



00376  
2EJ

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

PATRONES DE SOBREVIVENCIA DE PLANTULAS  
DE *Neobuxbaumia tetetzo* ( Coulter ) Backeberg BAJO LA  
SOMBRA DE TRES ESPECIES DE ARBUSTOS  
NODRIZA EN UNA ZONA SEMIARIDA DE PUEBLA  
( MEXICO ).

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

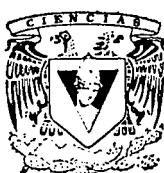
MAESTRIA EN CIENCIAS

( ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES )

P R E S E N T A :

ALEJANDRO FLORES MARTINEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET



MEXICO, D. F.

1995

FALLA DE ORIGEN



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



00376

2EJ

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

PATRONES DE SOBREVIVENCIA DE PLANTULAS  
DE *Neobuxbaumia tetetzo* ( Coulter ) Backeberg BAJO LA  
SOMBRA DE TRES ESPECIES DE ARBUSTOS  
NODRIZA EN UNA ZONA SEMIARIDA DE PUEBLA  
( MEXICO ).

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
MAESTRIA EN CIENCIAS  
( ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES )

P R E S E N T A :

ALEJANDRO FLORES MARTINEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET



MEXICO, D. F.

1995

FALLA DE ORIGEN

Este trabajo está dedicado en especial a mi familia. A mis padres y hermanos, por el invaluable apoyo que me han brindado en todos los niveles, especialmente el afectivo. A mis hijos, mis queridos y traviesos Alejandro e Iris Isabel, que a pesar de no brindarme precisamente el tiempo para terminar esta tesis, por los momentos de alegría y felicidad que me han dado, que lo compensan con creces. A Gladys, tanto por el profundo lazo de unión existente entre ambos, como por la paciencia y comprensión al aceptar pasar con mis hijos incontables tardes de soledad, debido al tiempo dedicado al trabajo, aunado al invertido en la elaboración de esta tesis; para tí, Gladys, una sincera gratitud.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar un sincero agradecimiento tanto al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, del Instituto Politécnico Nacional (CIIDIR-IPN-Oaxaca), por el apoyo económico y en tiempo brindado para realizar mis estudios de maestría en ciencias, como al Centro de Ecología de la UNAM, por su apoyo económico y logístico para la realización de esta tesis.

También quiero agradecer a todas aquellas personas que de alguna manera tuvieron algo que ver en la realización de esta tesis, considerando que en las siguientes líneas es posible que haya olvidado a alguien debido a algún bloqueo de memoria momentáneo.

Quiero agradecer muy especialmente a las personas clave tanto en la elección del tema de la tesis como en la dirección y asesoría: Dr. Alfonso Valiente Banuet y Dr. Exequiel Ezcurra. Al Dr. Valiente Banuet también le agradezco la ayuda tanto en el montaje del experimento como en las determinaciones taxonómicas de las especies en estudio. Al Dr. Ezcurra por sus continuas sugerencias durante el transcurso de la misma. Mención especial también para mis hermanos Gonzalo y Arturo, el primero culpable en parte por mi afición a la estadística y las matemáticas con enfoque ecológico, y el segundo por su muy particular forma de hacerme críticas constructivas.

A los miembros del comité tutorial, M. C. Irene Pisanty y Dr. Carlos Montaña, por la lectura crítica y las sugerencias constructivas que hicieron no solo cada semestre, sino también al documento final.

A los sinodales, Dr. Jorge Meave, Dr. Oscar Briones y Dr. Jorge López Portillo, por la revisión de la tesis y las muy valiosas sugerencias realizadas a la misma. Vuelvo a agradecer los comentarios de dos sinodales "no oficiales": Gonzalo y Arturo Flores.

A Santiago Arizaga y otros compañeros del Laboratorio de Ecología de Comunidades, a los que veía poco, pero nunca me faltó el apoyo y la amistad.

Finalmente, un agradecimiento muy especial a las personas que, sin necesidad de mencionarlas, saben que de verdad me han brindado su apoyo y comprensión.

## INDICE

### **Resumen**

<b>Introducción .....</b>	<b>1</b>
<b>Materiales y métodos .....</b>	<b>7</b>
a) Zona de estudio .....	7
b) Selección del sitio de estudio .....	8
c) Selección de especies nodrizas .....	9
d) Diseño experimental .....	9
e) Comparación de las curvas de sobrevivencia .....	12
<b>Resultados .....</b>	<b>16</b>
a) Germinación .....	17
b) Sobrevivencia de plántulas .....	19
c) Registros de temperatura .....	25
<b>Discusión y Conclusiones .....</b>	<b>26</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>35</b>

## INTRODUCCION.

En zonas áridas y semiáridas, la escasa precipitación, su impredecibilidad en el tiempo, los altos niveles de radiación solar y las elevadas temperaturas (Franco y Nobel, 1989; Inouye, 1991; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991) son determinantes en el establecimiento de las especies vegetales. Varias especies de cactáceas dependen de la protección proporcionada por el dosel de otras especies para el establecimiento y sobrevivencia de sus plántulas; las plantas que abrigan bajo su copa a otras plántulas son conocidas como "plantas nodrizas" (Turner *et al.*, 1966; Steenbergh & Lowe, 1969; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Flores-Martínez, 1994).

Las plantas nodrizas favorecen el establecimiento de un determinado conjunto de especies en la comunidad, al crear micrositios en donde se incrementa la probabilidad de sobrevivencia de plántulas de distintas especies en sus primeras etapas de vida (Larmuth y Harvey, 1978). El fenómeno del nodricismo es uno de los componentes principales de la dinámica de las poblaciones vegetales en las zonas áridas y semiáridas. Se ha sugerido que cuando la especie comensal tiene un tamaño y/o una longevidad compatibles con la especie nodrizas, con el tiempo esta interacción deja de ser del tipo comensalismo y se transforma en una de competencia, produciéndose como resultado la muerte, primero parcial (ramas), y luego total, del individuo de la especie nodrizas (Vandermeer, 1980; McAuliffe, 1984a, 1988; Fowler, 1986; Hutto *et al.*, 1986; Yeaton y Romero-Manzanares, 1986; Valiente-Banuet *et al.*, 1991a,b; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

## RESUMEN.

La importancia de la sombra para el establecimiento y la sobrevivencia de las plántulas de un gran número de especies de cactáceas, ha sido y es un tema de actualidad en la literatura ecológica de las zonas áridas y semiáridas.

En el presente estudio se analizó si la heterogeneidad ambiental dada o producida por los doseles de tres especies nodriza (*Mimosa luisana*, *Senna wislizeni* y *Caesalpinia melanadenia*) influye en la sobrevivencia de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* durante su primer año de vida. Además, se realizaron tratamientos de exclusión para investigar el efecto de la depredación en el establecimiento y la sobrevivencia de las plántulas de esta cactácea.

Se encontró que el patrón de sobrevivencia de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* fue similar bajo los diferentes doseles de las tres especies nodriza estudiadas, por lo que lo importante de esta relación en la fase de establecimiento de las plántulas fue la sombra, sin importar qué especie otorga la sombra ni las diferencias microambientales que pudiesen existir entre ellas. Asimismo, los resultados mostraron que la depredación determina el número inicial de plántulas emergidas, sin embargo, no se detectaron diferencias significativas en el número de plántulas bajo los distintos doseles. La duración de la humedad edáfica también fue importante en el número de semillas que germinaron.

Existen informes de ejemplos de la relación entre plantas nodrizas y cactáceas (Turner *et al.*, 1966; Yeaton, 1978; Yeaton y Romero-Manzanares, 1986; Hutto *et al.*, 1986; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1991a,b). Se ha propuesto que dicho fenómeno está dado, entre otras causas, porque:

a) Las copas de las plantas nodrizas proveen de sombra, con su correspondiente efecto en: 1) la disminución del riesgo de deshidratación (al reducir la tasa de transpiración), 2) la disminución del estrés por calor en las plántulas al reducir las elevadas temperaturas debido a la disminución de la radiación solar, y 3) ocasionar una conservación más prolongada de la humedad atmosférica y edáfica (Turner *et al.*, 1966; Steenbergh y Lowe, 1969; Larmuth y Harvey, 1978; Fowler, 1986; McAuliffe, 1988; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1991a).

Se ha hipotetizado que la dependencia respecto a la especie nodrizas se mantiene hasta que las plántulas alcanzan el tamaño en el cual ya pueden controlar la pérdida de agua por transpiración (Turner *et al.*, 1966; Hutto *et al.*, 1986), de ahí que esta protección sea crítica para la sobrevivencia de estas plántulas y, por ende, para el mantenimiento de su población.

b) Las plantas nodrizas funcionan como barreras protectoras contra depredadores de semillas y plántulas (Steenbergh y Lowe, 1969; McAuliffe, 1984b; Hutto *et al.*, 1986).

El efecto de las plantas nodrizas en la germinación lo determinaron, de manera experimental en el Valle de Tehuacán, Valiente-Banuet y Ezcurra (1991), que indicaron que la sombra

proporcionada por las plantas nodrizas y su relación con el balance hídrico de la plántula huésped fue de gran relevancia en la existencia de esta interacción. Los autores mencionan para el cactus *Neobuxbaumia tetetzo* que las condiciones para la germinación fueron más propicias bajo la sombra de las especies nodrizas que en las condiciones ambientales de los sitios desprovistos de vegetación, debido a la baja demanda de evaporación del aire y a la adecuada humedad del suelo. Steenbergh y Lowe (1969) encontraron resultados similares para el saguaro gigante (*Carnegiea gigantea*).

En el estudio del fenómeno del nodricismo, es necesario distinguir entre el efecto de las plantas nodrizas sobre la germinación del efecto sobre la sobrevivencia de las plántulas resultantes. Las diferencias de sobrevivencia de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* entre los espacios abiertos (sujetos a radiación solar directa) y los espacios sombreados por arbustos se analizaron en los experimentos de Valiente-Banuet y Ezcurra (1991), en los cuales sólo en los tratamientos a la sombra sobrevivieron algunas plántulas hasta los dos años de la siembra. Estos autores concluyeron que la radiación solar directa, con las elevadas temperaturas y evaporación resultantes, provocaron la mortalidad total de plántulas en los espacios abiertos. Turner *et al.* (1966) observaron patrones similares de comportamiento para plántulas de *Carnegiea gigantea* en espacios abiertos, donde la mortalidad fue de 100% a un año de iniciado el experimento, mientras que en los espacios sombreados fue de 65%. La interpretación de estos autores fue que la mortalidad de las plántulas es dependiente del efecto de

la radiación solar en la temperatura y humedad del ambiente, al estar sus tejidos muy cerca de la superficie del suelo y ser incapaces de refrescarse por transpiración durante el día por poseer metabolismo CAM. Cabe mencionar que aún con riego artificial las plántulas murieron, lo cual apoya la posibilidad de que las altas temperaturas hayan causado un daño celular y/o metabólico en los tejidos.

Jordan y Nobel (1979, en McAuliffe, 1988) encontraron que plántulas de *Agave deserti* murieron cuando se establecieron en espacios abiertos, aún cuando el agua fue abundante, y mencionaron que la exposición a ciertos elementos físicos, tales como la excesiva radiación solar y las temperaturas extremosas, pueden limitar el reclutamiento de algunas poblaciones.

Franco y Nobel (1989) concluyeron que las plantas nodrizas facilitan el establecimiento de plántulas de *Carnegiea gigantea* al disminuir la temperatura cerca de la superficie del suelo, la cual llegó en su sitio de estudio hasta 71°C en suelo abierto. De acuerdo a sus datos, bajo la copa de arbustos se recibió una radiación 77% menor que en espacios abiertos, así como disminuciones de temperatura de 18.7°C bajo la sombra de *Cercidium microphyllum* y de 13.5°C bajo la sombra de *Hilaria rigida*; de aquí se desprende que la magnitud de la reducción de la radiación fue dependiente de la planta nodrizra. Valiente-Banuet et al. (1991b) también encontraron diferencias de temperatura de 16°C entre los espacios abiertos y bajo la copa de los arbustos de *Mimosa luisana*, sugiriendo que la protección contra la radiación solar puede ser un

factor muy importante en el patrón de reclutamiento de *Neobuxbaumia tetetzo*.

A juzgar por los trabajos anteriores, es evidente que para el establecimiento y la sobrevivencia de varias especies de cactáceas en zonas áridas y semiáridas, es necesaria la presencia de árboles y/o arbustos perennes. En el Valle de Tehuacán (Puebla, México), la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* se establece principalmente bajo la copa de diferentes especies de arbustos, entre los que destacan *Mimosa luisana*, *Caesalpinia melanadenia*, *Cordia cylindrostachya*, *Prosopis laevigata* y *Cercidium praecox* (Valiente-Banuet et al., 1991a). Es posible señalar, de acuerdo con Valiente-Banuet et al. (1991a,b), que la dinámica poblacional de *Neobuxbaumia tetetzo* en sus primeros estadios de desarrollo se lleva a cabo bajo la sombra de diferentes especies de plantas nodrizas, las cuales generan en el sitio un ambiente de parches discontinuo y además heterogéneo, cuya calidad podría depender de la especie de arbusto bajo el cual ocurre el establecimiento de las plántulas. Es entonces razonable sugerir que el éxito en el establecimiento y la sobrevivencia de las cactáceas están relacionadas con el tipo de sombra generado por el dosel de las diferentes plantas nodrizas. El hecho de que *Neobuxbaumia tetetzo* en el Valle de Tehuacán se establezca a la sombra y sobreviva bajo el dosel de, por ejemplo, *Mimosa luisana*, no significa que la sobrevivencia de esta cactácea sea similar por debajo de otras especies nodrizas.

Para poner a prueba esta hipótesis, en este trabajo se describe la sobrevivencia durante el primer año de vida de cohortes de *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg al crecer bajo el dosel de tres especies de arbustos nodriza en una comunidad vegetal semiárida de Puebla. Uno de los objetivos principales del presente estudio es determinar el efecto que tienen las distintas calidades de ambiente que existen bajo la sombra de diferentes especies nodriza (considerando su distinto tamaño, arquitectura de la copa y morfología foliar), así como su influencia sobre la primera etapa del ciclo de vida de *Neobuxbaumia tetetzo*, a nivel del comportamiento de la sobrevivencia de las plántulas.

Un factor biótico que influye sobre el establecimiento de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* es la depredación, destacando entre sus depredadores granívoros en el Valle de Tehuacán las especies de aves *Toxostoma curvirostre*, *Columba livia*, *Zenaida asiatica*, *Z. macroaura*, *Columbina inca*, *C. passerina* y especies de hormigas del género *Pogonomyrmex* (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Existen estudios que mencionan que la depredación de semillas y plántulas disminuye bajo la copa de las especies nodriza (Steenbergh y Lowe, 1969; McAuliffe, 1984b; Hutto et al., 1986). Este estudio también tiene como objetivo examinar las posibles disminuciones de depredación asociadas a los distintos ambientes bajo los doseles de las especies nodriza, así como determinar si tales disminuciones tienen alguna influencia en el patrón de sobrevivencia de las plántulas bajo los presumiblemente diferentes doseles.

## MATERIALES Y METODOS.

### a) Zona de estudio.

El estudio se realizó en el Jardín Botánico y Vivero de Cactáceas "Helia Bravo Hollis" ( $18^{\circ} 20' N$ ,  $97^{\circ} 28' W$ ), enclavado en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Este valle se localiza en la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en la parte sureste del estado de Puebla y nor-noroeste del estado de Oaxaca, en la Región Xerofítica Mexicana, (Rzedowski, 1978). El Valle de Zapotitlán de las Salinas limita al este con las sierras de Atzingo y Miahuatépec, al norte con los cerros Chacateca y Pajarito, al oeste con el Cerro La Mesa y al sur con el cerro Corral de Piedra (Zavalá-Hurtado, 1982; Díaz, 1991).

El carácter semiárido de este valle se debe al hecho de ser una cuenca interior afectada por la sombra orográfica producida por la Sierra Madre Oriental (localmente conocida como Sierra de Zongolica), lo cual lo aisla de los vientos húmedos provenientes del Golfo de México, que manifiestan un calentamiento adiabático y desecamiento relativo del aire al descender por sus laderas. La precipitación total anual promedio es de 380 mm, con una temperatura media anual de  $21.4^{\circ}C$  (García, 1973). La fórmula climática reportada para la estación climatológica de "Zapotitlán Salinas" es  $BS_{hw}(w)(e)g$ , la cual corresponde a un clima seco o árido, que es el más seco de los BS, con cociente P/T menor de 22.9, semicálido con temperatura media anual entre  $18^{\circ}C$  y  $22^{\circ}C$  (la del mes más frío menor de  $18^{\circ}C$ ), con dos máximos de lluvia y un

porcentaje de lluvia invernal menor del 5% de la anual, oscilación anual de las temperaturas medias mensuales extremosa (entre 7°C y 14°C); el mes más caliente se presenta antes del solsticio de verano y de la temporada lluviosa y la marcha de temperaturas es de tipo ganges (García, 1973). La precipitación muestra marcadas diferencias interanuales (Zavala-Hurtado, 1982).

Los suelos son someros, pedregosos y pertenecen a los tipos litosol, cambisol cálcico y xerosol cálcico, y se derivaron principalmente de rocas sedimentarias calizas y evaporitas del Cretácico Inferior y Medio (Meyrán, 1973).

b) Selección del sitio de estudio.

En el cerro donde se encuentra el Jardín Botánico "Helia Bravo Hollis" se presenta un matorral crasicaulé o tetechera con *Neobuxbaumia tetetzo* como especie dominante. Esta comunidad vegetal presenta variantes de densidad y de conservación en las distintas pendientes del cerro. En la ladera este es menor la diversidad vegetal, con dominancia casi absoluta de *Mimosa luisana* en el estrato arbustivo. En la ladera norte se han hecho varios caminos para recorrer una parte del Jardín Botánico, por lo que el grado de perturbación es alto. En la ladera sur se presentan la mayor diversidad vegetal, el menor grado de perturbación, la mayor humedad y las tasas de crecimiento mas altas de *Neobuxbaumia tetetzo* (Díaz, 1991). Por estas razones, la ladera sur fue seleccionada para la realización de este estudio.

c) Selección de especies nodrizas.

Para determinar a las tres especies de arbustos dominantes se empleó el Método del Cuadrado (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Barbour *et al.*, 1980). El área de muestreo fué de forma rectangular, cuyas dimensiones fueron 30m X 20 m. Para el estrato arbóreo y arbustivo leñoso de determinó la abundancia de todas las especies y el valor de cobertura con base en la medición de los dos diámetros perpendiculares a las copas. La comparación de coberturas entre los arbustos se hizo con base en su suma total por arbusto. Las tres especies de arbustos con mayor cobertura total, *Mimosa luisana* Brand., *Senna wislizeni* (A. Gray) Irwin & Barneby y *Caesalpinia melanadenia* (Rose) Standley, fueron las seleccionadas para el experimento.

Se eligieron diez individuos de cada una de las especies seleccionadas, las cuales tuvieran el tamaño y forma predominante en esa ladera. Para cada arbusto se hizo una evaluación del la fenología del follaje.

d) Diseño experimental.

d.1) Montaje del experimento

Los frutos maduros de *Neobuxbaumia tetezo* se recolectaron en mayo de 1991. Después de secar los frutos al sol, las semillas extraídas de ellos fueron mezcladas para obtener muestras homogéneas en cada uno de los lotes de siembra. El porcentaje de germinación de estas semillas se determinó en el laboratorio mediante dos lotes de cien semillas colocadas en papel filtro

húmedo, para comparar este dato con el obtenido en campo, donde son diferentes las condiciones de germinación.

El experimento tuvo un diseño factorial (3 X 2), con tres niveles de especie nodriza y dos niveles de depredación, sin/con protección contra los depredadores de semillas y/o plántulas. La protección consistió en una cerca techada de malla de gallinero (contra roedores, aves y reptiles grandes), así como la aplicación de insecticida en polvo alrededor de la trampa (contra hormigas e insectos granívoros) en la siguiente frecuencia: cada semana durante los dos primeros meses, cada quince días durante los siguientes dos meses y cada mes hasta el término del experimento.

Las cajas de siembra colocadas en campo fueron de papel secante, de 30 cm por lado en la base y aproximadamente 3 cm de alto. El suelo con que se llenaron se obtuvo bajo la copa de cada uno de los arbustos en donde se ubicó su correspondiente caja de siembra. Bajo cada uno de los arbustos se colocaron dos cajas de siembra (una con protección y otra sin protección contra depredadores) con 200 semillas de *Neobuxbaumia tetetzo*; su ubicación fué al azar.

La siembra de las semillas se efectuó el 2 de junio de 1991, sin aplicación de riego inicial. Esta fecha se eligió en la consideración de que prácticamente ya no había frutos en los tatechos (se encontraban las semillas en el suelo), y no con base en el comienzo de las lluvias. De esta manera se simularon las condiciones naturales de esa ladera con mayor realismo (p. ej., cuando ya no había frutos sobre los tatechos en la ladera sur aún

había un elevado porcentaje de los mismos en la ladera este) y se evitó la posible caída de algunas semillas sobre los tratamientos ya establecidos.

Cabe mencionar que la caída de un cacto columnar sobre uno de los tratamientos bajo una planta de *Senna wislizeni* causó que el total de arbustos de esta especie sujetos a revisión se redujera a nueve, lo cual implicó que el total de semillas para esta especie fuera de 1800.

También se hicieron anotaciones sobre la posible influencia humana en el experimento (pastoreo, pisoteo y movimiento de las trampas por el ganado) y se llevó el registro de eventos climatológicos impredecibles (fuertes lluvias), debido a su posible efecto en el acarreo de semillas o plántulas fuera del área de revisión.

#### d.2) Temperatura bajo los doseles.

En los meses de mayo y julio de 1992 se registró con termómetros de vidrio, tanto en suelo seco como en suelo húmedo por la lluvia, la marcha de la temperatura cada tres horas en el transcurso de un día bajo la copa de las tres especies nodrizas: a 5 cm bajo la superficie del suelo, a ras del suelo y a 20 cm sobre el nivel del mismo, para determinar la existencia de diferencias en esta variable bajo dichas copas.

### d.3) Establecimiento de las plántulas.

En el campo se obtuvieron datos para dos variables: 1) el número de plántulas emergidas por tratamiento, que fué el total acumulado de plántulas que germinaron durante los días de revisión del experimento y 2) el número de plántulas vivas (sobrevivencia), que es el número total de plántulas sobrevivientes en cada fecha de revisión.

La toma de datos de campo fué semanal entre el 2 de junio y el 19 de julio, quincenal durante los siguientes dos meses, y de mensual a bimestral a partir de entonces.

### e) Comparación de las curvas de sobrevivencia.

Con el fin de comparar la sobrevivencia de las plántulas bajo las tres especies nodriza, se utilizó un modelo de regresión lineal múltiple similar al utilizado por Valiente-Banuet y Ezcurra (1991). La variable dependiente utilizada fué el logaritmo decimal del total de las plántulas sobrevivientes en un tiempo determinado. Las variables independientes fueron el tiempo en semanas ( $t$ ) y el cuadrado del tiempo en semanas ( $t^2$ ). Este modelo permitió observar el grado de variación de la tasa de mortalidad con el tiempo, así como determinar el tipo de curva de sobrevivencia al que se ajustan los datos, de acuerdo a la clasificación propuesta por Pearl (1928, en Begon y Mortimer, 1981).

Si la tasa de mortalidad es constante (curva tipo II), el coeficiente  $a$  (ordenada al origen del modelo) sería el logaritmo del número inicial de plántulas ( $n_0$ ) al tiempo inicial ( $t_0$ ) y el

el coeficiente b (pendiente de la curva) sería la tasa de mortalidad; así:

Despejando la constante de la ecuación (1), obtenemos:

que, calculando el logaritmo natural y rearreglando, queda:

$$\ln n_t = \ln n_0 - bt \dots \dots \dots (3)$$

Si:

entonces podemos sustituir en (3), quedando:

la cual, al calcular el antilogaritmo, queda:

Si usamos logaritmo base diez:

$$n_t = \exp_{10} (\underline{a}' - \underline{b}' t) \dots \dots \dots (7)$$

donde  $a'$  y  $b'$  tienen el mismo significado que el descrito con anterioridad, pero refiriéndose al logaritmo base diez.

Si la tasa de mortalidad variase con el tiempo, y si los coeficientes  $a$  y  $b$  tienen el significado antes mencionado, se requiere añadir un coeficiente  $c$ , cuyo signo determina si la mortalidad disminuye con el tiempo ( $c>0$ , curva de sobrevida tipo III) o aumenta ( $c<0$ , curva de sobrevida tipo I); además, el valor del coeficiente  $c$  nos diría el grado de curvatura de la línea de sobrevida, es decir, nos describiría el comportamiento de la tasa de mortalidad y la intensidad con que dicha mortalidad cambia con el tiempo. La ecuación (8) muestra la introducción del

coeficiente c:

Despejando la constante de la ecuación (8) tenemos:

$$\left(\frac{1}{n}\right) \left(\frac{dn}{dt}\right) = -b + ct \dots\dots\dots(9)$$

que, calculando el logaritmo natural queda:

$$\ln n_1 = \ln n_0 - \frac{b}{c}t + \frac{c}{2}t^2 \dots\dots\dots(10)$$

Como en el caso anterior, si:

podemos sustituir en (10) para obtener:

la cual, al calcular el antilogaritmo queda:

$$n_t = \exp(\underline{a} - \underline{b}t + \underline{c}t^2) \dots \dots \dots (13)$$

Si usamos logaritmo en base 10:

$$n_t = \exp_{\parallel} (\underline{a}' - \underline{b}'t + \underline{c}'t^2) \dots \dots (14)$$

donde  $a'$ ,  $b'$  y  $c'$  tienen el mismo significado que se describió con anterioridad.

Se hicieron dos análisis de la sobrevivencia de las plántulas. En el primer caso, el dato del tamaño de muestra inicial ( $n_0$ ) fue el número total de semillas sembradas, es decir, 2000 para *Mimosa luisana* y *Caesalpinia melanadenia*, y 1800 para *Senna wislizeni*. En el segundo se utilizaron los datos de las plántulas obtenidos a partir de la quinta semana del experimento como  $n_0$ , ya que en esta fecha se tenía el mayor número de plántulas vivas y ya no se presentó más emergencia de plántulas.

La comparación entre los valores de los coeficientes a', b' y c' en los distintos tratamientos se hizo considerando gráficamente

sus intervalos de confianza al 95 %.

El programa de computación empleado para calcular los valores de los coeficientes de la regresión múltiple y los intervalos de confianza al 95% fue Statgraphics versión 2.1.

## RESULTADOS.

Con base en los valores de cobertura total de la copa de los arbustos ( $126.95\text{ m}^2$ ) del área de muestreo , se eligieron como arbustos nodrizas a las especies *Mimosa luisana*, *Senna wislizeni* y *Caesalpinia melanadenia*, cuyos valores de cobertura fueron  $45.27\text{ m}^2$ ,  $45.8\text{ m}^2$  y  $12.62\text{ m}^2$ , respectivamente. El Cuadro 1 presenta las estimaciones del porcentaje de permanencia del follaje para estas especies en las distintas épocas del año.

CUADRO 1. Estimaciones del porcentaje de permanencia del follaje para las tres especies nodrizas en distintas épocas del año.

Especie nodrizas	meses					
	jul-oct 91	nov 91	dic 91	ene 92	feb 92	mar 92
<i>Mimosa luisana</i>	100	100	40-50	0-15	0-5	40-70
<i>Senna wislizeni</i>	100	100	5-10	0	0	1-15
<i>Caesalpinia melanadenia</i>	100	95	5-10	0-5	0	5-95

Cabe mencionar que a fines de enero y principios de febrero de 1992 (tiempo normalmente de secas) se presentó una precipitación abundante durante cinco días; el grado de recuperación del follaje de algunos individuos de *Caesalpinia melanadenia* fue muy alto, con

una variabilidad muy marcada entre individuos, mientras que en *Senna wislizeni* la recuperación del follaje fue mínima y *Mimosa luisana* lo presentó en grado intermedio.

#### Germinación.

Se observó un diferente tiempo inicial de emergencia de las plántulas entre los tratamientos con y sin protección contra la depredación, ya que en los primeros ocurrió entre la primera y segunda semanas, mientras que en los últimos la emergencia se presentó entre la tercera y la cuarta semanas (Fig. 1).

El porcentaje de germinación en el laboratorio fue de 93%, mientras que en el campo los porcentajes de germinación fluctuaron entre 13 y 15% en los tratamientos con protección de los depredadores, y entre 1.1 y 1.7% en los tratamientos sin protección (porcentaje calculado con base en el número de semillas sembradas; Fig. 1 y Cuadro 2).

CUADRO 2. Porcentaje de plántulas emergidas en los distintos tratamientos

Especie nodriza	semillas sembradas	tratamientos	
		con protección	sin protección
		( % )	( % )
<i>Mimosa luisana</i>	2000	15.6	1.7
<i>Senna wislizeni</i>	1800	14.2	1.7
<i>Caesalpinia melanadenia</i>	2000	13.4	1.1

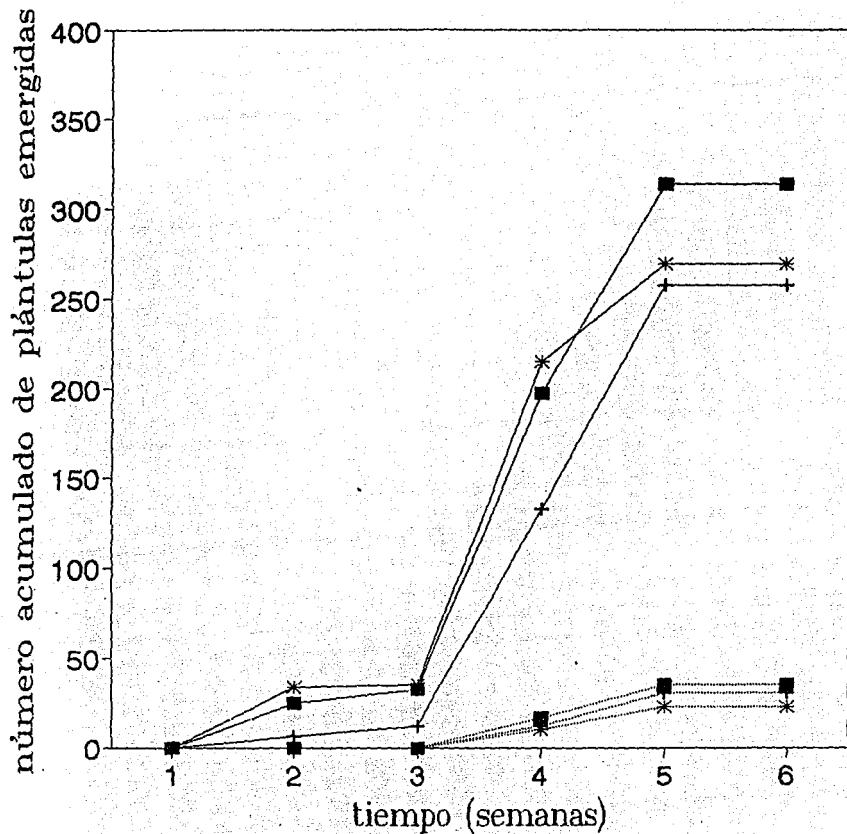


Fig. 1. Número total acumulado de plántulas emergidas de *Neobuxbaumia tetetzo* durante las primeras seis semanas de estudio, bajo las copas de *Mimosa luisana* (—), *Senna wislizeni* (- -) y *Caesalpinia melanadenia* (- \*-) en los tratamientos con y sin protección contra la depredación (líneas continuas y punteadas, respectivamente)

En los tratamientos con y sin exclusión y en las tres especies nodriza, el número máximo de plántulas emergidas se presentó en la quinta semana, con excepción del tratamiento con protección contra depredadores en *Caesalpinia melanadenia*, en el que correspondió a la cuarta semana (Fig. 2). Después de la quinta semana ya no se observó emergencia de plántulas.

El efecto de la depredación fue similar en todos los tratamientos sin protección contra la depredación (Cuadro 2), lo cual indica que esta actividad no se presentó en forma preferencial bajo el dosel de ninguna de las tres especies nodriza.

En la Figura 2a se observa un pequeño pico de plántulas vivas en la segunda semana, presentándose después un periodo de amplia mortalidad entre la segunda y cuarta semana.

#### Sobrevivencia de plántulas.

A partir de la quinta semana la posibilidad de sobrevivencia de las plántulas fue muy baja (Fig. 2). La mortalidad más alta ocurrió durante las primeras trece semanas de vida (Fig. 3).

Al final del experimento, en los tratamientos sin protección contra la depredación se tuvo el mayor número de plántulas establecidas bajo el dosel de *Mimosa luisana* (seis individuos, Fig. 2b), mientras que bajo el dosel de *Senna wislizeni* se presentó el menor número de plántulas (dos individuos); es notorio que es pequeña la diferencia, considerando los porcentajes de plántulas sobrevivientes en relación al número de semillas sembradas.

En el caso de los tratamientos con protección, las diferencias

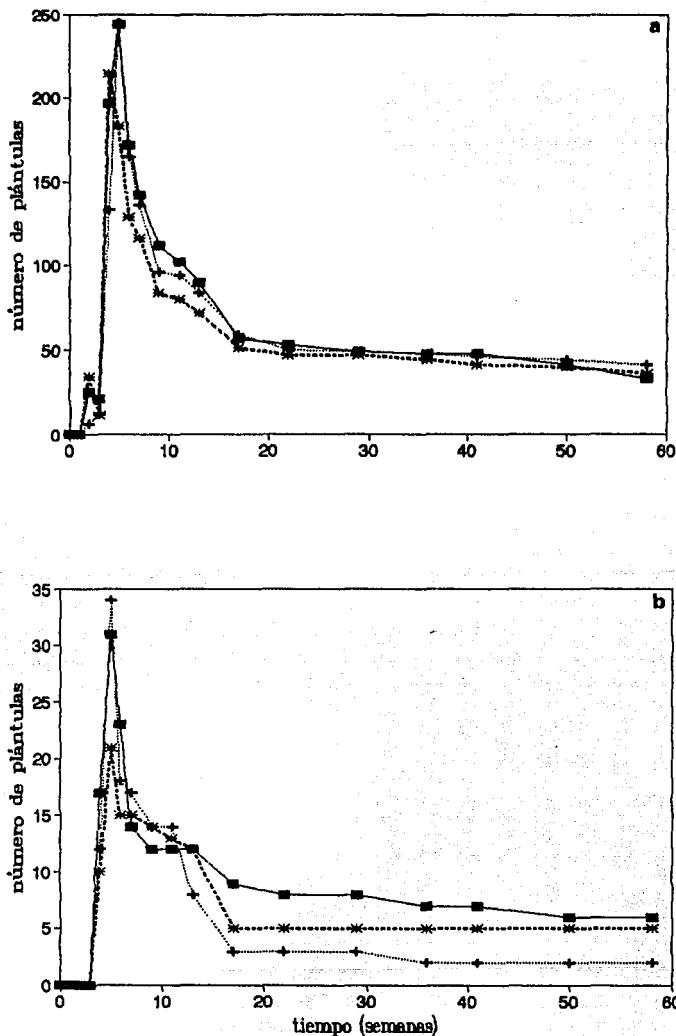


Fig. 2. Plántulas vivas bajo el dosel de *Mimosa luisana* (■), *Senna wislizeni* (+) y *Caesalpinia melanadenia* (★) en tratamientos con protección (a) y sin protección (b) contra la depredación.

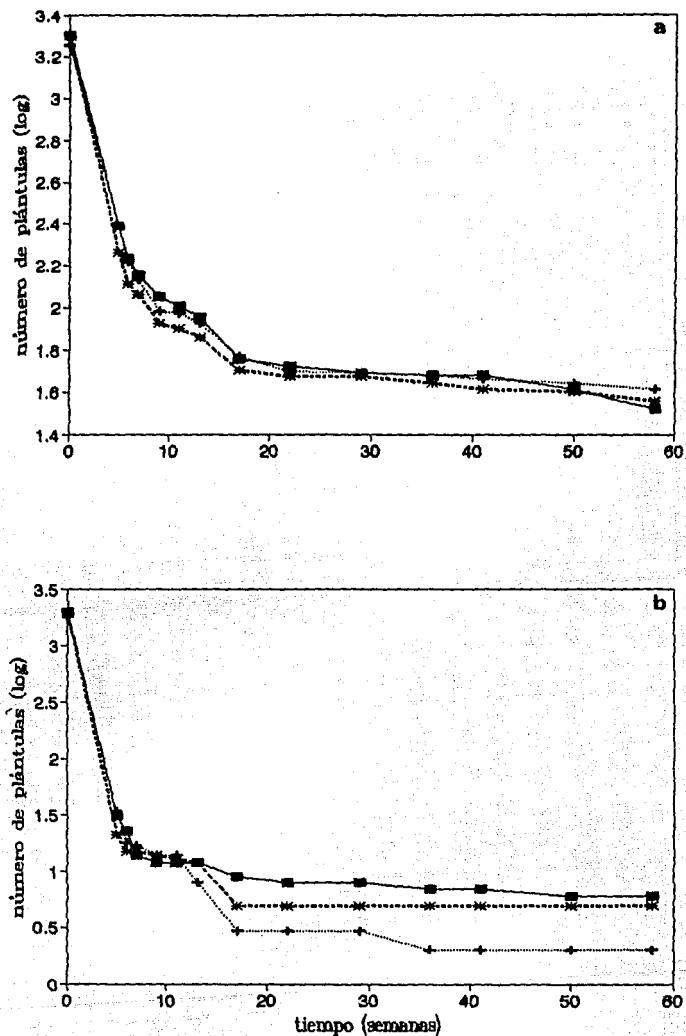


Fig. 3. Sobrevivencia de cohortes de *Neobuxbaumia tetetzo* bajo los doceles de *Mimosa luisana* (■), *Senna wislizeni* (+) y *Caesalpinia melanadenia* (\*) en los tratamientos con protección (a) y sin protección (b) contra la depredación. El dato inicial (semana 0) es el número de semillas sembradas.

de plántulas sobrevivientes entre doseles al año de iniciado el experimento son aún más pequeñas (Fig. 3a).

En el análisis donde  $n_0$  es el número de semillas sembradas, el antilogaritmo de los valores del coeficiente  $a$ , que fluctúan entre 2.39 y 2.27 en los tratamientos con protección y entre 1.71 y 1.47 en los tratamientos sin protección, no reflejan valores cercanos a los reales del  $n_0$ . En el caso del segundo análisis, los antilogaritmos de los valores del coeficiente  $a$ , que están entre 2.14 y 2.03 en los tratamientos con protección y entre 1.27 y 1.17 en los tratamientos sin protección, reflejan valores más cercanos a su  $n_0$ .

La comparación gráfica de los coeficientes  $a$  (logaritmo del número inicial de plántulas),  $b$  (tasa de mortalidad) y  $c$  (comportamiento de la tasa de mortalidad con el tiempo) resultantes de los ajustes del modelo, se presentan en las Figuras 4 y 5. En el número inicial de plántulas (coeficiente  $a$ ), en el primer análisis de sobrevivencia no existió una diferencia significativa entre los tratamientos con y sin protección contra depredadores (Fig. 4a), mientras que en el segundo análisis existió una clara diferencia, teniéndose valores significativamente mayores en los tratamientos de exclusión de depredadores (Fig. 5a). No se observaron diferencias significativas entre el número de plántulas emergidas bajo los doseles de las distintas especies nodrizas (Figs. 4a y 5a).

En el análisis de sobrevivencia considerando  $n_0$  como el número de semillas sembradas, los valores de los coeficientes  $b$  y  $c$  no mostraron diferencias significativas incluso entre los tratamientos

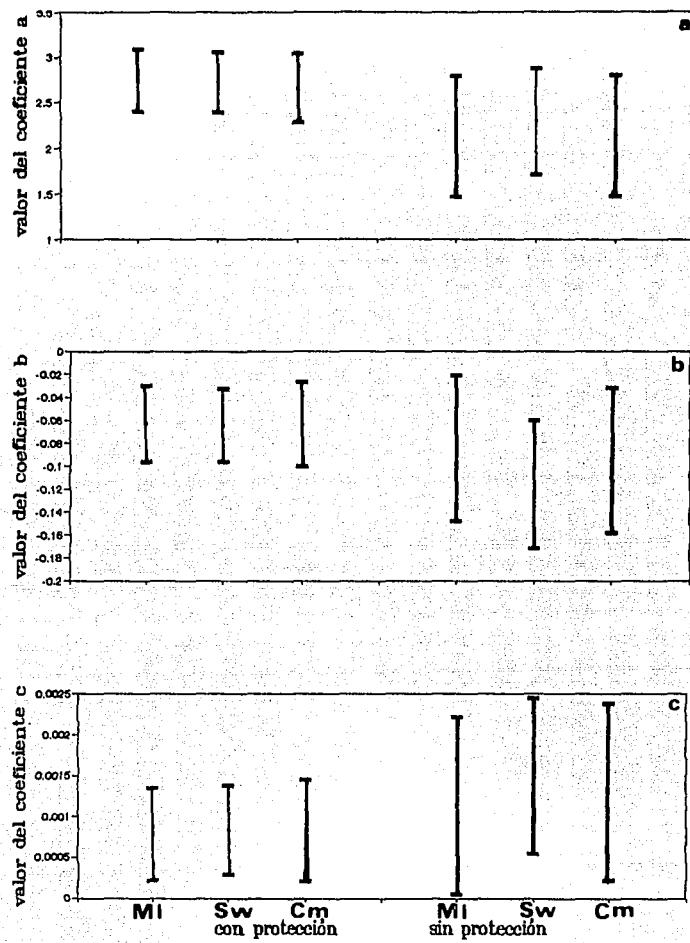


Fig. 4. Valor estimado de los coeficientes del número inicial de plántulas emergidas (a), de la tasa de mortalidad (b) y del comportamiento de la tasa de mortalidad con el tiempo (c) en los tratamientos con y sin protección bajo los doceles de *Mimosa luisana* (M1), *Senna wislizeni* (Sw) y *Caesalpinia melanadenia* (Cm), cuando  $n_0$  es el número de semillas sembradas. Las líneas representan intervalos de confianza del 95%.

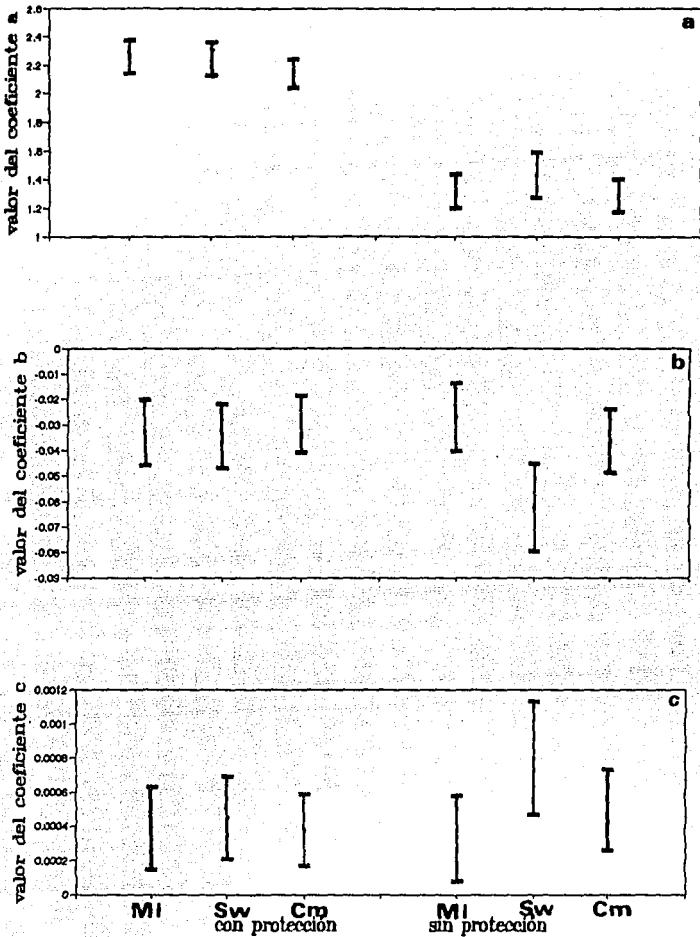


Fig. 5. Valor estimado de los coeficientes del número inicial de plántulas emergidas (a), de la tasa de mortalidad (b) y del comportamiento de la tasa de mortalidad con el tiempo (c) en los tratamientos con y sin protección bajo los doceles de *Mimosa luisana* (MI), *Senna wislizeni* (Sw) y *Caesalpinia melanadenia* (Cm) cuando  $n$  es el número de plántulas sobrevivientes a la quinta semana del experimento. Las líneas representan intervalos de confianza del 95%.

con y sin protección (Figs. 4b y 4c).

En el segundo análisis tampoco existieron diferencias entre los tratamientos con y sin protección (Figs. 5b, 5c), con excepción del tratamiento bajo la nodriza *Senna wislizeni* sin protección, que presenta un valor de pendiente negativa más elevado, lo cual implica un nivel de mortalidad mayor.

Los coeficientes cuadráticos ( $\beta$ ) fueron positivos y significativamente diferentes de cero, lo que implica que las curvas de sobrevida son del tipo III, en donde la mortalidad en las primeras semanas es muy alta y posteriormente tiende a disminuir con el tiempo.

#### Registros de temperatura.

En el Cuadro 3 se muestran los valores de la temperatura del aire y del suelo por debajo de la copa de las tres especies nodrizas. Los cambios de temperatura en el transcurso del día son similares en los tres casos considerados, presentándose la mayor fluctuación de la misma bajo el dosel de *Caesalpinia melanadenia*, tanto en suelo húmedo como seco.

CUADRO 3. Marchas diurnas de temperaturas.

		tiempo (hora local)(h.)				
Especie nodriza	sitio de toma de datos	06:00	09:00	12:00	15:00	18:00
temperatura en suelo húmedo (°C) (julio)						
<i>Mimosa</i> <i>luisana</i>	SUB	20	21.5	25	30	27
	SUP	19	22.5	28	33	25.5
	AER	18	23	27	30	26
<i>Senna</i> <i>wislizeni</i>	SUB	20.5	21	26	27	27
	SUP	18.5	23	28	31.5	25.5
	AER	18.5	21.5	26.5	28	25.5
<i>Caesalpinia</i> <i>melanadenia</i>	SUB	20	21	26	30	29
	SUP	18.5	22.5	28	34	27
	AER	18	22	28.5	32	26.5
temperatura en suelo seco (°C) (mayo)						
<i>Mimosa</i> <i>luisana</i>	SUB	24	25	29	30	30
	SUP	22	25	32	33	29
	AER	21	25	32	34	28.5
<i>Senna</i> <i>wislizeni</i>	SUB	24	25	29	33	30
	SUP	20.5	25	33	36	30
	AER	20.5	25	33	35	29
<i>Caesalpinia</i> <i>melanadenia</i>	SUB	23	24	31	35	31.5
	SUP	21	24	35	37	30
	AER	21	23.5	34	37	29

SUB = subterráneo (5 cm bajo el suelo)

SUP = superficial

AER = aéreo (20 cm sobre el suelo)

## DISCUSION Y CONCLUSIONES.

El distinto tiempo de emergencia de las plántulas entre los tratamientos con y sin protección contra depredadores no es atribuible a que unas germinan después que las otras, pues las muestras de semillas fueron similares para los dos tipos de tratamientos. Esta diferencia puede deberse a que las mediciones en campo se realizaron cada semana, pudiendo existir el mismo ritmo de germinación pero diferente grado de pérdida de plántulas en cada tratamiento (de hecho, la depredación fue mucho mayor en los tratamientos sin protección), aspecto no perceptible en los días intermedios entre las fechas de observación.

La diferencia registrada en la proporción de semillas que germinaron en el campo (entre 13 y 15%) en los tratamientos con protección contra los depredadores y en el laboratorio (93%) pudo deberse a la influencia de los factores climáticos, puesto que para algunas semillas de *Neobuxbaumia tetetzo* es posible que la humedad resultante de las primeras lluvias no fuese suficiente para inducir la germinación. En el estudio de Valiente-Banuet y Ezcurra (1991) la germinación ocurrió durante los primeros siete días pero en suelo húmedo. Este hecho apoya la idea de que la precipitación puede explicar las diferencias observadas en la germinación de semillas entre el campo y el laboratorio.

Steenbergh y Lowe (1969) encontraron que la germinación de *Carnegia gigantea* está estrechamente relacionada con la cantidad y distribución temporal de la lluvia, y que la emergencia de plántulas no ocurrió sino hasta después de que se presentaron al

menos dos períodos de precipitación, extendiéndose la fase de germinación durante más de 2 meses. En el presente experimento, el período de germinación duró casi cinco semanas debido a que hubo largos períodos de suelo seco en ese tiempo. La primera lluvia en el sitio experimental se presentó a fines de la semana 1, y la emergencia de las plántulas comenzó en la semana 2. Otro factor que pudo haber influido en la diferencia entre estos porcentajes de germinación es la pérdida de plántulas no percibidas entre las observaciones, como se mencionó con anterioridad.

La depredación de las semillas de *Neobuxbaumia tetetzo* determinó que fuese diferente el número de plántulas emergidas entre los tratamientos con protección contra los depredadores respecto a los tratamientos sin protección contra éstos (13 - 15% vs. 1.1 - 1.7%). Estos datos concuerdan con lo encontrado por Valiente-Banuet y Ezcurra (1991) para *Neobuxbaumia tetetzo* creciendo bajo el dosel de *Mimosa luisana* en la misma ladera donde se realizó este estudio, aunque ellos obtuvieron un mayor porcentaje de plántulas emergidas en el tratamiento con protección (33.7% contra 15.6% de este estudio) y un porcentaje muy similar en los tratamientos sin protección (1.5 % contra 1.7% de este estudio). Como la depredación no determinó diferencias entre las curvas de sobrevivencia de los tratamientos con y sin protección, y tampoco se presentó en forma diferencial bajo los doceles de las especies nodriza, podemos concluir que la depredación no depende de la heterogeneidad ambiental generada por la copa de las tres especies nodriza.

Turner et al. (1969) observaron que la depredación causó la mortalidad del 100% de las plántulas de *Carnegiea gigantea* en un año, lo cual difiere de lo que ocurrió con *Neobuxbaumia tetetzo* en el presente estudio. McAuliffe (1986) concluyó que la depredación de *Carnegiea gigantea* fué diferente bajo los doseles de distintas especies nodrizas y que este factor fué muy importante bajo dichos doseles. En el presente trabajo no existieron diferencias significativas en la depredación de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* bajo los distintos doseles, y si bien la depredación fue muy alta a nivel de semillas y plántulas de menos de cinco semanas de vida, la misma perdió importancia a partir de la semana 5, considerando la similitud en las curvas de sobrevivencia entre los tratamientos con protección y sin protección contra la depredación en el segundo análisis de sobrevivencia.

Cabe mencionar que Steenbergh y Lowe (1969) observaron una alta depredación de semillas de *Carnegiea gigantea*, especie de la cual sólo germinó el 0.29% debido básicamente a la depredación y a la insuficiente humedad edáfica.

Considerando la sobrevivencia de las plántulas durante el año del experimento, la posible causa que provocó la mayor mortalidad fueron los períodos de suelo seco en los meses de junio y julio de 1991. Durante este tiempo fue común observar plántulas deshidratadas cuando el periodo de suelo sin humedad se prolongó por varios días. Esto también puede explicar la elevada mortalidad entre las semanas 2 y 4 del experimento. Así, es previsible que en caso de no existir la sombra proporcionada por el dosel de las

especies nodriza la mortalidad de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* hubiera sido mayor. Díaz (1991) también observó una alta mortalidad durante las primeras 6-7 semanas de vida de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo*, teniéndose después un período de estabilidad.

La mortalidad de las plántulas durante el primer año de vida fue casi de 100% en los tratamientos con y sin protección, lo cual coincide con lo encontrado por diversos autores (Turner et al., 1969; Steenbergh y Lowe, 1969; Díaz, 1991; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991, entre otros). Steenbergh y Lowe (1969) indicaron que durante la fase temprana del establecimiento de las plántulas de *Carnegiea gigantea*, cualquier factor que modifique su reducido microambiente (1-2 cm bajo y sobre el suelo) tendrá grandes efectos en la sobrevivencia de las plántulas. En un experimento realizado por dichos autores, la sequía fue responsable del 79.8% de las muertes de plántulas, siendo así el factor ambiental de mortalidad más importante.

Al comparar los dos tipos de análisis, cuando  $n_0$  es el número de plántulas a la quinta semana se presenta un análisis más real del proceso de sobrevivencia, ya que este modelo no tiene que simular la pérdida de cerca del 90% y 99% de individuos en los tratamientos con y sin protección contra depredadores, respectivamente, en el intervalo de las primeras cinco semanas, lo que sí hace el otro análisis y por lo mismo está más relacionado con el proceso de germinación.

El patrón de sobrevivencia de las plántulas fue similar bajo el dosel de las distintas especies nodrizas, independientemente del tipo de tratamiento, ya que los valores de los coeficientes  $b$  y  $c$  de las curvas de sobrevivencia no difieren significativamente. Al comparar los datos del presente estudio con los de Valiente-Banuet y Ezcurra (1991) bajo el dosel de *Mimosa luisana*, se observa que en ambos experimentos se obtuvieron valores del coeficiente  $b$  (tasa de mortalidad) muy similares en el tratamiento con protección a los depredadores (-0.0329 vs. -0.0399), lo cual no ocurrió con el coeficiente  $c$  (0.00039 vs. 0.000082), mientras que en el tratamiento sin protección la diferencia fué notoria en la tasa de mortalidad inicial (-0.0271 vs. -0.1276) y de poca magnitud en el coeficiente  $c$  (0.000113 vs. 0.00033) (el primer valor de estas parejas de datos corresponde a los del segundo análisis del presente estudio y el segundo al encontrado por Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Mientras estos autores encontraron diferentes comportamientos en la sobrevivencia de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* entre los tratamientos con protección y sin protección, en este estudio se observaron comportamientos similares.

La aparente diferencia en el patrón de sobrevivencia bajo los doseles de las distintas especies nodrizas (bajo el dosel de *Senna wislizeni* en el tratamiento sin protección) puede atribuirse al bajo número de individuos en los tratamientos sin protección, lo cual magnifica en el modelo matemático la influencia de cualquier individuo que llegase a morir, más aún considerando que a partir de

la semana 17 este tratamiento ya tenía sólo tres plántulas. Por lo tanto, este dato no parece ser suficiente para concluir que bajo condiciones naturales (con depredación), la probabilidad de establecimiento de plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* bajo el dosel de *Senna wislizeni* es menor que bajo la copa de las otras dos especies nodrizas.

Las diferencias de temperatura bajo los doceles de las distintas especies nodrizas (que fueron de poca magnitud) no influyeron en el establecimiento y sobrevivencia diferenciales de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* (de hecho, en todos los tratamientos sin protección se tuvieron plántulas vivas al año de siembra), reafirmando la conclusión de que la heterogeneidad ambiental bajo estas especies no se reflejó en diferencias en las curvas de sobrevivencia de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo*, por lo menos para el primer año de establecimiento.

El número de plántulas sobrevivientes al año parece depender de variaciones interanuales en el clima. En el presente trabajo se obtuvo una sobrevivencia de 1.6% y de 0.2% en los tratamientos con y sin protección contra la depredación, respectivamente, para los tratamientos bajo la sombra de *Mimosa luisana*, mientras que Valiente-Banuet y Ezcurra (1991) obtuvieron una sobrevivencia al año del experimento de 0.37% en los tratamientos con protección y de 0 % en los que no tuvieron protección. Considerando que ambos estudios se realizaron en la misma zona, estos datos indican que existen diferencias interanuales en el porcentaje de plántulas sobrevivientes. Una posible explicación de estas diferencias puede

ser la modificación del patrón usual de cobertura de las especies nodrizas durante enero-marzo de 1992, que al proporcionar mayor tiempo y amplitud de sombra, determinó que hubiera una mayor sobrevivencia de las plántulas ya establecidas respecto al experimento de los autores antes mencionados.

Del presente estudio puede concluirse que para *Neobuxbaumia tetetzo* no se presentó una emergencia y sobrevivencia de plántulas diferencial bajo los doceles de las distintas especies nodrizas, y que si bien la depredación fue un factor muy importante en el número inicial de plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* con posibilidad de establecerse, ésta no fue diferente bajo los distintos arbustos. Esto no implica que un mayor aporte de sombra, de humedad edáfica y ambiental, o de diferencias de depredación no pudiesen ser importantes, sino que estas diferencias entre las distintas especies nodrizas estudiadas, no se apreciaron en diferentes curvas de sobrevivencia entre los tratamientos. Así, al parecer, a *N. tetetzo* no le afectaría la desaparición de alguna especie nodrizas de la zona durante su fase de establecimiento, si hay otra especie de nodrizas, pues las condiciones microambientales bajo el dozel son suficientes para el reclutamiento de nuevos individuos de *Neobuxbaumia tetetzo*.

Los resultados del presente estudio hacen surgir hipótesis relacionadas con la asociación de una planta nodrizas con otra planta huésped. Se ha propuesto que con el paso del tiempo la especie nodrizas es reemplazada por la especie beneficiada (Vandermeer, 1980; McAuliffe, 1984a). Inclusive, lo anterior se ha

propuesto para *Neobuxbaumia tetetzo* en el sitio donde se realizó el presente estudio (Valiente-Banuet et al., 1991b). Dado que en este estudio se demostró que las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* se establecen y sobreviven en forma similar bajo los doceles de las distintas especies nodrizas, para determinar si la mortalidad y reemplazo de las últimas también son similares, es necesario estudiar la influencia de *N. tetetzo* en el crecimiento, sobrevivencia y fecundidad de cada uno de los arbustos utilizados en el presente trabajo; de esta manera se obtendrían datos que prueben la factibilidad de que los comportamientos demográficos de las especies nodrizas dependan de su habilidad biológica de recolonización, puesto que no existe preferencia de *Neobuxbaumia tetetzo* por algun arbusto en particular que le facilite su establecimiento.

Los factores que controlan la sobrevivencia temprana de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* son de gran importancia para un adecuado conocimiento de la dinámica poblacional de esta cactácea, así como para un buen manejo de este ecosistema, ya que esta especie es uno de los elementos vegetales mas importantes. De hecho, una consecuencia de la falta de especificidad es que se facilite la simulación demográfica con modelos matemáticos de la población de *Neobuxbaumia tetetzo* en Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

LITERATURA CITADA.

Barbour, M. G.; J. H. Burk y D. Pitts W. 1980. Terrestrial plant Ecology. The Benjamin/Cummings Publishing Company Inc. California. USA. 604 pp.

Begon, M. y M. Mortimer. 1981. Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants. Blackwell Scientific Publications. London, Great Britain. 200 pp.

Díaz, M. P. G. 1991. Efectos dependientes de la densidad en una cactácea columnar (*Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg) del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis (Biología) Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F.

Flores-Martínez, A. 1994. Papel de *Mimosa luisana* en la estructura de la comunidad y su relación con *Neobuxbaumia tetetzo* en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis (Doctor en Ecología). Centro de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 104 pp.

Fowler, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. Annual Review of Ecology and Systematics, 17: 89-110.

Franco, A.C. y P.S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. Journal of Ecology, 77. 870-886.

García, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climático de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 246 pp.

Hutto, R. L., J.R. McAuliffe & L. Hogan. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). The Southwestern Naturalist, 31: 469-476.

Inouye, R. S. 1991. Population biology of desert annuals. The Ecology of Desert Communities. Ed. G. A. Polis. University of Arizona Press. USA.: 25-54.

Larmuth, J. y H. J. Harvey. 1978. Aspects in the occurrence of desert plants. Journal of Arid Environments, 1: 129-133

McAuliffe, J.R. 1984a. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran desert: competitive effects of sahuaros. Oecologia, 64: 319-321.

McAuliffe, J.R. 1984b. Prey refugia and the distributions of two Sonoran desert cacti. Oecologia, 65: 82-85.

McAuliffe, J. R. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonora desert tree, *Cercidium microphyllum*. Ecology, 67: 276-280.

McAuliffe, J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. The American Naturalist, 131: 459-490.

Meyrán, G. J. 1973. Guía Botánica de Cactáceas y otras Suculentas del Valle de Tehuacán. Sociedad Mexicana de Cactología. México D. F. 50 pp.

Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley & Sons. 548 pp.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. 432 pp.

Steenbergh, W.F. y Ch. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. Ecology, 50: 825-834.

Turner, R.M., S. M. Alcorn, G. Olin y J. O. Bouth .1966.The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. Botanical Gazette, 127: 95-102.

Turner, R. M., S. M. Alcorn y G. Olin. 1969. Mortality of trasplanted saguaro seedlings. Ecology, 50: 835-844.

Valiente-Banuet, A. 1991. Dinámica del establecimiento de cactáceas: Patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodrizas en desiertos. Tesis (Doctor en Ecología). Centro de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Valiente-Banuet, A., F. Vite & J. A. Zavala-Hurtado. 1991a. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. Journal of Vegetation Science, 2: 11-14.

Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Nuñez, G. Barnard y E. Vázquez. 1991b. Spatial relationships between cacti and nurse shrub in a semi-arid environment in central Mexico. 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 Tehuacan Valley, Mexico. Journal of Ecology, 79: 961-971.

Vandermeer, J. 1980. Saguars and nurse trees: a new hypothesis to account for population fluctuations. The Southwestern Naturalist, 25: 357-360.

Yeaton, R. I. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan Desert. Journal of Ecology, 66: 651-656.

Yeaton, R.I. & A. Romero-Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association, southern Chihuahuan Desert, Mexico. Journal of Ecology, 74: 211-217.

Zavalta-Hurtado, J. A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Clasificación de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de especies. Biotica, 7: 99-117.