

1112EJ.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ABUNDANCIA Y PATRON DE DISTRIBUCION ESPACIAL DE *Mammillaria magnimamma* (HAWORTH) CACTACEAE EN LA RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL, MEXICO D. F.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE BIOL O G A P R E S E N T A : MARIA LUCRECIA TREJO NUÑEZ



TESIS CON FALLA DE ORIGEN

DIRECTOR DE TESIS: DRA. MARIA TERESA VALVERDE VALDES



1999.

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

2705



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Abundancia y patrón de distribución espacial de *Mammillaria magnimamma* (Haworth) Cactaceae en la Reserva del Pedregal de San Angel México, D.F.

realizado por María Lucrecia Trejo Nuñez

con número de cuenta 9150653-9 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Dra. María Teresa Valverde Valdés

*Ma. Teresa Valverde V.*

Propietario

M.C. Silvia Castillo Argüero

*Silvia Castillo Argüero*

Propietario

Dr. Oscar Luis Briones Villarreal

*OLB*

Suplente

M.C. Fernando Vite Gonzales

Suplente

Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders

*[Firma]*

Consejo Departamental de Biología

*Edna María Suárez Díaz*  
Dra. Edna María Suárez Díaz

DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGÍA

A ti por el tiempo que hemos  
compartido apoyándonos  
mutuamente.

Por la fortaleza, paciencia y  
comprensión.

Te Amo Margarito.

## AGRADECIMIENTOS

Al comité de sinodales la Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés, a la Mtra. Silvia Castillo Argüero, a Dr. Oscar Luis Briones Villareal, a Mtro. Fernando Vite Gonzalez y la Dra. Ma. del Consuelo Bonfil Sanders, por su revisión que ayudó a enriquecer la presente.

A Tere por su invaluable ayuda que apporto para realizar este trabajo. Gracias por enseñarme que en la vida todo tiene un orden.

A Marcela Ruedas, Elena Vilchis, Mariana Hernández, Pedro Mendoza, Teresa Valverde, Oswaldo Nuñez, Yvonne Vargas, Silvia Castillo, Rosalba Alfaro, Ligia Esparza por ayudarme a cumplir con el arduo trabajo de campo pero placentero, sobre todo por haberse espinado alguna parte de su esponjoso músculo, mil gracias.

A Yvonne Vargas por haberme ayudado en la parte estadística.

A Cintya Contreras, Sandra Quijas, Marcela Ruedas, Elena Vilchis, Ariel Arias, Mariana Hernández, Pedro Mendoza, Ligia Esparza, Oswaldo Nuñez, Irene Pisanty, Manuela Villavicencio, gracias por su amistad.

A mis padres la Sra. Ma. Concepción Nuñez Marmolejo y al Sr. Jose Isabel Trejo Arteaga, por el apoyo que me brindaron para realizar mis estudios, por su cariño y sus valiosos consejos de mi madre que ayudaron a que me desarrollara en esta vida.

A mis sobrinos queridos y traviosos Mariana Itzel Rivera Trejo, y Jorge Porras Trejo por los momentos de alegría y felicidad que me han dado. Los quiero mucho.

A mis hermanas Antonia, Ma. Isabel, Ma. de Lourdes por compartir su diario vivir, y a mi "medio" hermano Edgar Melquiades por los momentos de retroalimentación que hemos compartido.

A mis abuelos por regalarme la consanguinidad, en especial a Lucrecia Marmolejo por el apoyo y sus sabios consejos.

A todos mis tíos por enseñarme que la vida no es nada fácil.

A mis cuates de la generación Luz, Victor, Eva, Juana, Chayo, Alejandra, Marcia, Belen, Maru, Miguel, Fernando.

A todas y cada una de las personas que tuvieron que ver directa o indirectamente con este trabajo les agradezco profundamente.

## CONTENIDO

<b>Resumen</b>	<b>6</b>
<b>Capítulo 1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>7</b>
<b>1.1. Presentación del trabajo</b>	<b>7</b>
<b>1.2. Marco Teórico</b>	<b>10</b>
1.2.1. Factores que afectan los patrones de distribución y abundancia de las plantas.	10
1.2.2 Factores que afectan la distribución espacial y la abundancia en cactáceas.	23
1.3. Importancia del patrón de distribución espacial en las poblaciones.	27
<b>1.4 Objetivos e Hipótesis</b>	<b>29</b>
<b>OBJETIVOS PARTICULARES</b>	<b>30</b>
<b>Capítulo 2. Descripción de la especie y área de estudio.</b>	<b>30</b>
<b>2.1.1 Especie en estudio: <i>Mammillaria magnimamma</i> Haworth.</b>	<b>31</b>
2.1.2 Descripción morfológica	31
2.1.3. Aspectos ecológicos	33
2.2. Sitio de estudio: El Pedregal de San Ángel.	33
2.2. 1. Clima	35
2.2.2 Vegetación	37
2.2.3. Suelo	38
2.2.4. Las zonas de trabajo	38
<b>Capítulo 3. Metodología</b>	<b>41</b>
3.3.1 Abundancia y patrón de distribución de <i>Mammillaria magnimamma</i>	41
b) Análisis del patrón de distribución de <i>Mammillaria magnimamma</i>	44
	4

b.2) Métodos de transecto a manera de cinturón	47
II. Método de varianza local de dos términos (two-term local quadrat variance, TTLQV).	51
3.3.2 Efecto de la profundidad y nivel de exposición luminica sobre la distribución de <i>Mamillaria magnimamma</i>	53
<b>Capítulo 4. Resultados</b>	<b>55</b>
<b>A) Densidad y estructura de tamaños</b>	<b>55</b>
A1. Densidad	55
A2. Estructura de tamaños	55
B) Patrones de distribución espacial	57
D) Relación entre el tamaño de las plantas de <i>Mamillaria magnimamma</i> y los micrositios en los que se encuentran.	73
<b>Discusión</b>	<b>76</b>
<b>1. Densidad y estructura poblacional</b>	<b>76</b>
<b>2. Patrón de distribución espacial</b>	<b>78</b>
2.1. Comparación de los diferentes métodos de muestreo para detectar el tipo de patrones de distribución espacial.	81
2.2. Comparación entre zonas con diferente nivel de perturbación	82
<b>Conclusiones</b>	<b>84</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>85</b>



## Resumen

En el presente trabajo se evaluó la abundancia y el tipo de patrón de distribución espacial de *Mammillaria magnimamma* en una zona perturbada y en una zona conservada en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Con la información obtenida se generaron algunas hipótesis acerca de los factores que afectan la estructura espacial de sus poblaciones.

Se aplicaron diferentes técnicas para describir el patrón de distribución de la especie (*i.e.* índice de dispersión, BQV, TTLQV). Entre los resultados más sobresalientes tenemos que, en ambas zonas se observa un patrón agregado con una densidad de poblacional baja ( $0.06 \text{ planta/m}^2$ ). Por otra parte, el tamaño de las plantas (*i.e.* superficie acumulada) no está correlacionado con la profundidad del suelo ni con el nivel de exposición del micrositio que ocupan. No obstante, se observó que las plantas muestran cierta "preferencia" por micrositios con una profundidad del suelo de 1 a 5 cm y con un nivel de exposición lumínica de 30 a 50%.

# Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1. Presentación del trabajo

México es considerado como uno de los centros de mayor endemismo y diversidad de cactáceas, ya que de las más de 1500 especies que se han descrito para esta familia, 563 se distribuyen en nuestro país (Hunt 1992) y 78% de ellas son endémicas (Hernández y Godínez 1994). La alta diversidad de esta familia la convierte en objeto de gran interés biológico desde varios puntos de vista, desde el morfofisiológico hasta el taxonómico y evolutivo. A la fecha, la mayor parte de los trabajos realizados con especies de cactáceas se han concentrado principalmente en su distribución, taxonomía y fisiología, mientras que los estudios demográficos y poblacionales son muy escasos. El enfoque poblacional en el estudio de las cactáceas permite abordar problemas fundamentales sobre su biología, incluyendo fenómenos como su alto grado de endemismo, su distribución y/o abundancia limitadas, sus historias de vida particulares y sus adaptaciones a ambientes extremos, entre otras.

El presente estudio se realizó en la Reserva del Pedregal de San Ángel, una de las pocas zonas naturales que aun existen en la cuenca del Valle de México. La especie sujeto de estudio, *Mammillaria magnimamma*, es una de las pocas cactáceas que ha logrado colonizar este ecosistema. Como muchas otras especies de la familia, *Mammillaria magnimamma* tiene aparentemente poca capacidad de recuperación ante eventos de disturbio. En la zona de estudio estos eventos son muy frecuentes, ya que en las últimas

décadas se ha dado un aumento dramático de la población humana en la ciudad de México, lo cual ha reducido enormemente el área originalmente ocupada por este ecosistema; adicionalmente, la incidencia de incendios, tiraderos de basura, colectas ilegales, etc. ha ido en aumento. Esto ha ocasionado un desplazamiento de muchas especies y, en algunos casos, la extinción a nivel local de algunas poblaciones de plantas y animales nativos. Aunque algunas de estas perturbaciones (por ejemplo, los incendios) posiblemente han formado parte de la dinámica natural del ecosistema, el reciente aumento en su frecuencia puede ocasionar cambios drásticos en la flora, causando la desaparición de especies nativas y su sustitución por especies ruderales (Valiente-Banuet y de Luna 1994).

Tomando en cuenta lo anterior, se inició en el Laboratorio Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, a cargo de la Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés y la M. en C. Silvia Castillo Argüero, el proyecto titulado "Dinámica poblacional de *Mamillaria magnimamma* en el pedregal de San Ángel México, D.F.", en el cual se inserta el presente trabajo de tesis. El proyecto en general tiene dos objetivos básicos: por un lado, contribuir al conocimiento del comportamiento demográfico de las poblaciones de cactáceas y, por el otro, evaluar el estado de conservación de una zona de gran interés ecológico (i.e., El Pedregal de San Ángel) a través del análisis poblacional de una especie que es aparentemente vulnerable a la perturbación, en micrositios con diferentes grados de conservación. El proyecto incluye tres aspectos principales: 1) ecofisiología de la germinación y el crecimiento temprano, 2) demografía por edades y por tamaños, y 3) análisis de la abundancia y el patrón de distribución espacial. Esta tesis cubre esta tercer vertiente del proyecto mediante la descripción del patrón de distribución espacial de

*Mammillaria magnimamma* en dos sitios con diferente grado de perturbación, la abundancia de la especie a nivel local, y las características de los microambientes que esta ocupa en el ecosistema en estudio. Esto nos permitirá empezar a comprender cuales son los factores que determinan su abundancia y distribución en esta zona.

## 1.2. Marco Teórico

### 1.2.1. Factores que afectan los patrones de distribución y abundancia de las plantas.

La distribución espacial y la abundancia de las diferentes especies de plantas están dada por las condiciones bióticas y abióticas que imperan dentro de un ecosistema. Estas condiciones pueden determinar cambios en la abundancia a través del tiempo, así como la ocupación del espacio según diversos patrones de distribución. En términos generales, se han distinguido tres tipos de patrones de distribución espacial en organismos sésiles (Kershaw 1973, Pielou 1969, Greig-Smit 1952):

i) La distribución aleatoria se presenta cuando la probabilidad de que un organismo ocupe cualquier punto del espacio es siempre igual y podría ocurrir cuando la presencia de un individuo no influye sobre la presencia de otro (Kershaw 1957).

ii) La distribución regular, también denominada uniforme, homogénea o hiperdispersa, se produce cuando cada individuo muestra una tendencia a evitar a todos los demás individuos. El resultado es un patrón en el que la distancia entre todos los individuos tiende a ser semejante.

iii) La distribución agregada, denominada también contagiosa, agrupada o subdispersa, ocurre cuando los individuos parecen ser atraídos hacia determinadas partes del área o

cuando la presencia de un individuo en un punto del espacio atrae a los otros individuos hacia ese mismo punto. El patrón de distribución resultante consiste en cúmulos de individuos relativamente cercanos. Cuando se presenta una distribución agregada, existen dos parámetros que nos permiten describirla en detalle: *la escala espacial* a la que se presentan los cúmulos de agregación, y la *intensidad* de la agregación, que se refiere al nivel de apiñamiento de los individuos al interior de los cúmulos (Ludwig y Goodall 1978, Begon et al. 1986).

Con respecto al patrón de distribución espacial de las plantas, existe un sinnúmero de factores que pueden afectarlo y, de manera general, podemos afirmar que la mayoría de las veces es más de un factor el que lo afecta (Pielou 1969). A continuación se revisan, algunos de los factores bióticos y abióticos considerados en la literatura como los principales causales de los patrones de distribución espacial y abundancia observados en plantas.

**A) Competencia:** La competencia se define como la interacción entre dos organismos que comparten el requerimiento de uno o más recursos que se encuentran limitados (Hasell 1976). Esta puede darse por espacio, alimento o nutrientes, luz, agua, polinizadores, parejas etc. Una de sus características principales es que conduce a la reducción de la sobrevivencia, el crecimiento y/o la reproducción de los individuos competidores, es decir, en última instancia actúa sobre su adecuación (Begon et al. 1986). Otra característica de la competencia es que es densodependiente, es decir, que es más intensa a mayores densidades. Entre los procesos que dependen de la densidad, la competencia entre individuos de la misma especie es quizá muy importante; ésta ocurre

entre organismos que, por definición, tienen requerimientos similares (Flower 1986, Begon, Mortimer y Thompson 1986).

En el caso de las plantas, la intensidad de la competencia intraespecífica experimentada por un individuo no está determinada realmente por la densidad de la población como un todo (Harper 1977); cada individuo es afectado más bien por el nivel de aglomeramiento en el que se encuentra y por la intensidad de la inhibición por parte de sus vecinos inmediatos (Bengtsson et al. 1994). Así, las plantas no perciben la densidad promedio de la población, sino sólo el impacto de aquellos vecinos más cercanos (Harper 1977; Begon et al. 1986). El concepto de densidad es una abstracción aplicada a la población como un todo y es la forma más frecuente de expresar el nivel de aglomeración entre los individuos; sin embargo, para organismos sésiles ésta no suele ser la medida más conveniente cuando se habla del efecto de la competencia sobre un individuo en particular (Kershaw, 1957).

Como resultado de un proceso de competencia intraespecífica en plantas y en ausencia de otras variables, se esperarían dos tipos básicos de respuesta que tenderían a minimizar el efecto de la competencia: i) aquella en la que el producto final fuese la existencia de individuos de diferentes tamaños, habiendo una correlación positiva entre el tamaño de las plantas y la distancia entre ellas, y ii) aquella que desembocase en la muerte de individuos, en donde, con el tiempo, los patrones de distribución tenderían a cambiar de agregados a aleatorios, y de estos a regulares, proceso a través del cual la competencia se vería relajada (Kitamoro 1972).

En cuanto al primer tipo de respuesta, Pielou (1960) mostró que hay una correlación

positiva entre la distancia entre individuos y una medida indirecta de su tamaño (la suma de sus diámetros) en una población de *Pinus ponderosa*. En otro estudio similar encontré, para un rodañ mixto de *P. ponderosa* y *P. pseudotsugaziessi*, el mismo tipo de correlación, sólo que en éste no hace distinción entre vecino intra o interespecífico (Pielou 1961).

El paso de patrones de distribución agregados a aleatorios, o de agregados a uniformes, se ha detectado al estudiar poblaciones durante un tiempo más o menos prolongado. Hutchings (1978 y 1979) mostró que los vástagos de una herbácea clonal, *Mercurialis perennis*, comienzan a crecer en un patrón agregado, que va cambiando hacia uno aleatorio a lo largo de una temporada. Kitamoro (1972), por su parte, observó una tendencia semejante en otra herbácea, *Solidago altissima*. También ha documentado este cambio de patrón en un par de poblaciones de la herbácea *Ceanothus megacarpus* después de 12 y 16 años de crecimiento (Schlesinger y Gill 1978).

Pielou (1962) señala que la escasez de vecinos conespecíficos puede ser el resultado de altos niveles de competencia, mismos que han desembocado en la muerte de un cierto número de individuos; ella documenta este efecto en rodales combinados de *Pinus ponderosa* y *Pseudotsuga menziessi*, aunque no lo encontró en rodales monoespecíficos de *Pinus ponderosa* (Pielou 1961). Sin embargo, como se mencionó antes, en ambos casos existen indicios de competencia, evidenciada por la correlación entre el tamaño de los árboles y la distancia entre ellos.

En regiones áridas y semiáridas, el estudio de los patrones de distribución en plantas se ha utilizado precisamente para especular acerca del efecto y la intensidad de las



interacciones competitivas. Varios trabajos reportan patrones de distribución regulares en especies perennes, particularmente arbustos, lo cual se interpreta como una evidencia de la ocurrencia e importancia de la competencia en dichas regiones o ecosistemas (Greig-Smith y Chadwick 1965, Barbour 1969, King y Woodell 1973). Sin embargo, a pesar de que sí se han observado distribuciones aproximadamente regulares, la mayoría de las especies vegetales que se presentan en zonas áridas muestran distribuciones aleatorias y agregadas (Fowler 1986); la alta frecuencia de distribuciones agregadas en estos sistemas sugiere que pueden ser otros factores, y no la competencia, los que determinan en mayor medida el patrón de distribución. Esto coincide con las suposiciones de Grime (1977), quien sugiere que la competencia es un factor de poca importancia en ambientes improductivos o "estresantes". Sin embargo, es preciso mencionar que en muchos estudios en regiones áridas también se han encontrado correlaciones positivas entre el tamaño de las plantas y la distancia entre ellas sugiriendo la existencia de relaciones competitivas (Fowler 1986).

Aún cuando el solo análisis del patrón espacial no nos asegura que éste sea resultado exclusivo de la competencia, es razonable interpretar en este sentido una distribución regular como evidencia de la importancia de esta interacción. En sentido inverso, un patrón aleatorio o uno agregado no es evidencia suficiente para negar que exista competencia (Kershaw 1957).

**B) Herbivoría:** Los efectos de la herbivoría en las comunidades vegetales pueden ser muy diversos. Esta interacción afecta la riqueza y abundancia relativa de especies y

puede ser un importante factor causal de la distribución espacial de muchas plantas, sobre todo cuando ocurre durante los estadios tempranos de su desarrollo (Crawley 1983). Los efectos de la herbivoría dependen del nivel de daño que el herbívoro ocasione a la planta. Los herbívoros son capaces de consumir la planta completa, módulos completos o sólo parte de ellos; el daño que causen depende del tipo de estructuras que sean dañadas, así como de su edad y estado fisiológico (Dirzo 1984, Begon et al. 1986). Aunque algunos autores consideran que la herbivoría es uno de los factores que regulan el tamaño de las poblaciones de plantas, el impacto real que esta interacción tiene sobre la abundancia de muchas especies todavía no ha sido evaluado (Dirzo, 1984, Crawley, 1983).

El efecto de la herbivoría es más drástico cuando ocurre durante las etapas tempranas de desarrollo de plantas: semillas, plántulas y juveniles (Harper, 1977). El consumo de las semillas es una alternativa alimenticia importante para varios grupos de animales, especialmente en ecosistemas en los que: a) los frutos carnosos son escasos o inexistentes; b) las hojas presentan cutículas cerosas o grasosas; c) las plantas se encuentran protegidas por espinas, y/o d) muchas de las especies vegetales deben de proveer a sus descendientes de material nutritivo suficiente para soportar largos periodos de sequía, lo cual determina que sus semillas sean de gran tamaño. Estas condiciones son frecuentes en sistemas áridos. En estos sistemas, entonces, muchas poblaciones de plantas se encuentran sujetas a altos niveles de granivoría, que pueden limitar la abundancia de las plantas de manera importante.

El efecto de la herbivoría sobre el patrón de distribución y abundancia de las plantas es más evidente cuando el resultado es la muerte de la planta, lo cual es más probable

cuando ocurre durante el estadio de plántulas. Por ejemplo, en algunos bosques se ha demostrado que un incremento en la defoliación artificial de plántulas de dos especies del género *Shorea* redujo significativamente sus probabilidades de supervivencia (Becker 1983). En contraste con esta idea, Nuñez-Farfán y Dirzo (1984) observaron que la herbivoría no tuvo efectos drásticos sobre la supervivencia de las plántulas de *Heliocarpus appediculatus*, a excepción de aquellas ocasiones en las que su efecto se conjunta con el de otros factores, como condiciones lumínicas desfavorables y altas densidades.

Es común que los herbívoros actúen con mayor eficiencia en parches con altas densidades de las plantas de las que se alimentan; uno de los casos en los que esto ocurre es cuando las semillas son depositadas cerca de la planta progenitora y, por lo tanto, se incrementa la densidad de plántulas alrededor de la planta madre. La actividad de los herbívoros en estos micrositios ocasiona que aumente la distancia entre individuos de la misma especie conforme estos crecen, permitiendo así el establecimiento de otras especies en las zonas intermedias (Connell, 1971). En general, cuando la herbivoría ocurre en parches, el establecimiento de las plantas en esos parches se verá reducido. Este fenómeno conduce a efectos drásticos de la herbivoría sobre el patrón de distribución de las especies de plantas involucradas, modificando la intensidad de la agregación que se observa en estos parches (Krebs, 1989).

**C) Dispersión de semillas:** La dispersión juega un papel importante dentro de la dinámica de las poblaciones vegetales. Se han planteado diversas hipótesis que permiten evaluar la función de la dispersión de semillas y su valor adaptativo. Algunas de ellas

han sido resumidas por Howe y Smallwood (1982) y elaboradas por otros autores, quienes sugieren que la dispersión es importante porque: 1) favorece la colonización de nuevos hábitats (Howe y May 1977); 2) contribuye al incremento del flujo génico entre poblaciones de la misma especie (Loiselle, 1995); 3) permite el escape hacia micrositios en los que la competencia intraespecífica es menos intensa (Connell, 1971, Howe y Smallwood 1982); 4) favorece la posibilidad de escapar al ataque de depredadores de semillas y plántulas (Janzen, 1970); y 5) en los casos en los que esta sea "dirigida" por animales, permite que las semillas alcancen microhábitats apropiados para su germinación y establecimiento (Thompson, 1978, Howe y Smallwood 1982).

A escala mundial, se considera que la dispersión es un factor decisivo para explicar la presencia o ausencia de diversas especies en las diferentes regiones biogeográficas del mundo, y las barreras a la dispersión delimitan sus áreas de distribución en continentes e islas (Krebs, 1985, Odum, 1985). Por otro lado, a nivel local, los síndromes de dispersión de semillas pueden tener efectos importantes sobre el patrón de distribución espacial de las especies, pues los vectores de dispersión determinarán la manera en la que los propágulos se esparcen en el espacio. Por ejemplo, cuando las aves o mamíferos consumen frutos carnosos y las semillas son excretadas posteriormente por el animal, es común que esto dé como resultado un patrón de distribución agregado a partir del establecimiento de las plántulas. En *Prunella vulgaris*, una planta herbácea de bosques templados cuyas semillas son dispersadas por roedoras y hormigas, es común encontrar un gran establecimiento de plántulas cerca de los hormigueros y de las madrigueras de roedores (Richards, 1989). El efecto de la dispersión como factor causal de los patrones de distribución espacial de las plantas a este nivel ha sido muy poco estudiado.

**D) Factores Abióticos:** Al interior de cualquier comunidad hay variación microambiental que puede determinar que ciertos micrositios sean mas adecuados que otros para el establecimiento de tal o cual especie vegetal. Entre los factores abióticos que influyen en la distribución y abundancia de las plantas encontramos que los fundamentales son la temperatura, la humedad y la luz (Krebs, 1985). Otros autores señalan que el factor físico de mayor relevancia es el agua que, por sí sola o en conjunto con la temperatura, ejerce una gran influencia sobre la distribución y abundancia de los organismos terrestres (Nobel 1988).

La disponibilidad de agua es clave para el desarrollo de la vegetación; de hecho, el promedio anual de precipitación es uno de los determinantes de la diversidad vegetal en zonas desérticas y en otros tipos de ecosistemas y también es el uno de los principales factores que afectan el curso de los eventos fenológicos en plantas de zonas áridas. Muchos de los efectos que se atribuyen a la temperatura con respecto a la distribución de los organismos en la naturaleza, operan a través del equilibrio hídrico de las plantas.

La disponibilidad de agua puede tener un efecto directo sobre el desempeño de las plantas o puede afectarlas indirectamente. Por ejemplo, tanto el promedio anual de precipitación como la variación temporal y espacial de la precipitación puede alterar la conducta de los depredadores de semillas, afectando tanto la disponibilidad de las semillas como los patrones de depredación lo cual, a su vez, puede afectar los patrones de distribución de las plantas.

La disponibilidad del agua en el suelo se ha señalado como un factor crítico en el establecimiento y crecimiento de las plantas de zonas desérticas, debido a los bajos niveles de precipitación, los prolongados períodos de sequía y las altas demandas evaporativas de la atmósfera. Las diferencias microambientales en la topografía, la textura del suelo, etc. pueden determinar la calidad hídrica de un micrositio para el establecimiento de una plántula (Ehleringer, 1984).

Una vez que las plantas se establecen, la baja disponibilidad de agua de las zonas xerofíticas puede ser una gran limitante de la productividad. Por ejemplo, Nobel (1988) ha calculado que la productividad anual de *Agave deserti* y *Opuntia ficus*, cuando el agua no es limitante, es tres y seis veces más alta que sus valores promedio de 0.71 y 0.27 kg/m<sup>2</sup>/año, respectivamente; para *Agave fourcroydes*, cultivado en sitios relativamente húmedos, en la Península de Yucatán, la productividad anual es comparable a la de algunas cosechas agrícolas convencionales (de 1.0 kg/m<sup>2</sup>/año en promedio) (Nobel 1988).

En los desiertos las plantas pueden modificar el contenido hídrico del suelo disponible para otras plantas bajando el nivel del recurso al consumirlo (Ehleringer, 1984), o bien elevándolo al coleccionar agua de lluvia en su base (Glover y Gwynne 1962, Ramirez 1996), al aumentar la infiltración y disminuir la escorrentía (Elkins, 1986) y al transportar agua de las zonas profundas a las capas del suelo más superficiales (Caldwell y Richards 1989). Esto provoca que la presencia de ciertas plantas, en sí misma, tenga un efecto sobre las probabilidades de establecimiento y permanencia de otras plantas a causa de la variación que provocan en la disponibilidad de agua.

Con respecto a la temperatura, cada especie tolera intervalos de temperatura particulares, más allá de los cuales ocurre la muerte. Estos son producto de la historia evolutiva de cada especie, así como de su capacidad de aclimatación (plasticidad fenotípica) a las condiciones del medio.

En las zonas áridas es frecuente la ocurrencia de variaciones extremas de la temperatura, tanto entre la noche y el día, como entre las diversas estaciones, lo cual tiene efectos importantes sobre la vegetación. Los efectos negativos de la temperatura pueden concentrarse en cualquier etapa del ciclo de vida y limitar la abundancia y distribución de una especie a través de sus efectos sobre la supervivencia, la reproducción y/o el desarrollo de plantas jóvenes. La temperatura también actúa indirectamente a través de sus efectos sobre la capacidad competitiva de las plantas, su resistencia a enfermedades, o bien sobre la eficiencia de depredadores y parásitos (Krebs, 1985).

Otro factor de gran importancia para la distribución espacial de las plantas es la luz. Su importancia radica en que funciona como un estímulo para la periodicidad de sus ritmos diarios y estacionales y, además es un recurso indispensable para la fotosíntesis. Los efectos de la luz sobre los patrones de distribución espacial son mucho más conspicuos en comunidades arbóreas, en donde una buena parte de la radiación lumínica que incide sobre la superficie de la tierra es interceptada por la cubierta vegetal de los estratos más altos. Esto limita tanto la germinación como el establecimiento de muchas plantas sobre la superficie del suelo (Vazquez-Yanez y Orozco-Segovia, 1984). En el caso de los sistemas áridos y semiáridos, en donde la cubierta vegetal suele ser mas o menos escasa, la luz no parece jugar un papel tan importante. Su importancia radica, fundamentalmente, en la

interacción que existe entre los niveles de radiación, la temperatura y la humedad.

Las características del suelo, como su textura, pH, contenido de nutrientes, composición, etc., son importantes para las plantas y, por lo tanto, su distribución a nivel local suele verse afectada por ellas. El contenido de nutrientes del suelo tendrá un efecto directo sobre la tasa de crecimiento y reproducción de una planta, lo cual puede determinar, a su vez, sus probabilidades de persistencia en un microambiente dado. No sólo el tipo de suelo (arcilloso, limoso, etc), sino también su microtopografía, modifica, por ejemplo, la estructura y composición del banco de semillas que, a su vez, afecta los micrositios en los que se dará mayor establecimiento de una u otra especie (Price y Heinz 1984)

Davison (1977) anota que las lluvias intensas pero esporádicas, típicas de las zonas áridas, generan un cuantioso arrastre de semillas; estas se detienen en pequeños bordos formados por irregularidades del terreno o la presencia de ramas y otros objetos grandes. En estos lugares se forman verdaderos almacenes de semillas que funcionan como núcleos de establecimiento a partir de los cuales se desarrolla la vegetación (Montaña et al. 1993)



## 1.2.2 Factores que afectan la distribución espacial y la abundancia en cactáceas.

Las cactáceas son una familia de plantas de aparición relativamente reciente, cuyos ancestros fueron aparentemente plantas mesófilas. A la fecha, la familia Cactaceae cuenta con aproximadamente 110 géneros y alrededor de 2000 especies reconocidas (Arias, 1993), todas nativas del Continente Americano. En México se encuentran 563 especies, de las cuales 78% son endémicas de nuestro país. Muchas de estas especies tienen una distribución geográfica muy restringida, limitada a ambientes particulares en los que es común que formen poblaciones pequeñas y de baja densidad (Hunt, 1992).

La mayoría de las especies de cactus se distribuyen principalmente en zonas áridas y semiáridas, que en México abarcan cerca del 70% del territorio del país (Rzedowski, 1978). En este tipo de regiones la escasa precipitación, los altos niveles de radiación solar y las elevadas temperaturas, limitan fuertemente el establecimiento de las especies vegetales. Así, muchas especies de cactáceas dependen de la protección proporcionada por el dosel de otras especies para el establecimiento y la sobrevivencia de sus plántulas. La presencia de una planta establecida determina que, bajo su sombra, las condiciones de radiación solar, y por lo tanto de evaporación, se vean amortiguadas, creando así un ambiente relativamente propicio para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas. Este fenómeno es conocido en ecología con el nombre de "nodricismo" (Nobel, 1984, Valiente-Banuet, 1991), en donde la planta establecida que "proteje" a las plántulas de otras especies de las condiciones de alta insolación se conoce como planta nodriza. Este fenómeno, como es de esperarse, muy comúnmente da lugar a patrones de

distribución espacial de tipo agregado alrededor de puntos de establecimiento o núcleos de desarrollo de la vegetación.

Se ha señalado que la disponibilidad de agua, así como la temperatura y la radiación, son los factores más importantes en el establecimiento y crecimiento de las plantas de las comunidades de zonas áridas y semiáridas (Noy-Meir 1973; Ehleringer 1985, Nobel 1988). Sin embargo, otros autores han demostrado que existen procesos biológicos, tales como la existencia de interacciones competitivas intensas por debajo de la superficie del suelo (Flower 1986), y el nodricismo (Franco y Nobel 1989; Valente-Banuet 1991) que pueden ser importantes en determinar los patrones de distribución en cactáceas.

Las plantas nodrizas, al favorecer el establecimiento de un determinado conjunto de especies de la comunidad bajo su dosel, constituyen uno de los componentes principales de la dinámica de las comunidades vegetales en las zonas áridas y semiáridas. Se ha sugerido que cuando la especie comensal, al ir creciendo, alcanza un tamaño equivalente al de la especie nodriza, puede llegar a darse una interacción competitiva intensa, produciéndose como resultado la muerte, primero parcial (ramas) y luego total, de la nodriza y de los otros individuos comensales que no hayan crecido lo suficientemente rápido (Flower 1986; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Este fenómeno muestra que, en teoría, podría observarse el paso de distribuciones agregadas a aleatorias y de estas a regulares, como se esperaría en ambientes en los que las interacciones competitivas son intensas (Hutchings 1978 y 1979).

Valiente-Banuet y Ezcurra (1991) sugieren que el principal efecto de una planta nodriza

que ellos estudiaron (*Mimosa luisana*) es que su sombra genera un balance hídrico positivo para las plántulas huésped de *Neobuxbaumia tetetzo*, dado por la baja evaporación del agua y una mayor humedad edáfica. Estos autores encontraron diferencias de temperatura hasta de 16°C entre los espacios abiertos y bajo la copa de los arbustos, lo cual explica también las diferencias en la disponibilidad de agua. Steenberg y Lowe (1969) y Franco y Nobel (1989) encontraron resultados similares para el saguaro, *Carnegiea gigantea*, concluyendo que la planta nodriza facilita el establecimiento de plántulas de esta especie al disminuir la temperatura cerca del suelo. Por su parte, Turner et al. (1966) observaron que la radiación solar directa, que da lugar a elevadas temperaturas y altas tasas de evaporación, provoca la muerte de un 100% de las plántulas de *Carnegiea gigantea* en espacios abiertos, mientras que en lugares sombreados la mortalidad se reduce al 65%. Se han encontrado resultados similares en *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza 1998; Vilchis, en preparación)

Un aspecto que ha sido escasamente documentado hasta últimas fechas alrededor del establecimiento de especies a la sombra de plantas nodrizas, es aquel que tiene que ver con los vectores de dispersión que permiten la llegada de las semillas a estos micrositios, i.e. bajo la copa de árboles y arbustos. La llegada de las semillas a sitios seguros para su germinación y establecimiento es fundamental para el mantenimiento de las poblaciones de plantas de zonas desérticas.

Otro factor que puede determinar en gran medida las probabilidades de establecimiento de algunas especies de cactáceas y, por lo tanto, puede afectar su patrón de distribución espacial, es el tipo de suelo. Se ha visto que algunas especies de cactáceas columnares

se encuentran asociadas a tipos particulares de suelo, y otras especies a otros, generando patrones de distribución directamente asociados a las características del suelo en términos de su capacidad para proveer humedad (Alcántara y Valiente-Banuet, 1997). En particular para *Mammillaria magnimamma*, en la zona alta del derrame del Xitle, se ha observado que el patrón de agregación que se presenta está asociado al tamaño de las superficies planas de basalto de la zona (Díaz, 1997).

Un factor de gran importancia, que no determina directamente los patrones de distribución a nivel local, pero que sí limita el área de distribución de las especies a un nivel regional, es la temperatura mínima anual. Las cactáceas, al estar compuestas en su mayor parte de agua, son muy susceptibles a las temperaturas por debajo del nivel de congelación. Así, es común encontrar que, a lo largo de gradientes altitudinales, por ejemplo, ciertas especies disminuyen abruptamente su abundancia al cruzar cierto límite de altitud, que frecuentemente corresponde con el punto en el que se empiezan a presentar heladas en algunas temporadas del año. Lo mismo ocurre en laderas que, por su orientación, presentan heladas más frecuentes y por lo tanto menor abundancia de cactáceas (Parker 1987 y 1988).

### 1.3. Importancia del patrón de distribución espacial en las poblaciones.

Las poblaciones de plantas en la naturaleza se encuentran cambiando continuamente, sobre todo a causa de los nacimientos, muertes, inmigraciones y emigraciones de individuos. Este recambio constante, genera una dinámica poblacional que se traduce en el aumento o decremento del tamaño de la población conforme pasa el tiempo. En este

proceso las plantas van ocupando o desocupando ciertos microsítios en el hábitat y van generando variación en los patrones de ocupación espacial; como se vio en la sección anterior, estos patrones son el resultado de una gran cantidad de fenómenos que afectan los procesos de dispersión, establecimiento y sobrevivencia de los individuos de una especie. Por esto, el estudio de los patrones de distribución de las plantas en la naturaleza es un área importante de la ecología, pues nos permite formular hipótesis sobre los mecanismos biológicos que contribuyen al ordenamiento espacial de los individuos en su ambiente.

El estudio de los patrones de distribución espacial en poblaciones de plantas ha sido un área de gran interés en ecología vegetal desde hace mucho tiempo. Una de las razones que ha llevado a los ecólogos a describir y analizar estos patrones de distribución es que muchas veces nos permiten comprender el tipo de factores que determinan la presencia o ausencia de determinadas especies en áreas o ecosistemas particulares (Greig-Smith 1979; Kershaw 1957).

Se han desarrollado una variedad de métodos que nos permiten detectar el tipo de patrón de distribución de una especie (Krebs 1989). Muchos de estos métodos están basados en la idea de que, a partir de un muestreo realizado con una unidad de área pequeña, podemos calcular la varianza del número de individuos por unidad de muestra a diversos tamaños de unidad muestral, dados por el agrupamiento de los datos de unidades contiguas en el espacio (Greig-Smith 1952, Ludwig y Reynolds 1988).

Estas metodologías son capaces de detectar varios aspectos del patrón de distribución de

una especie, tales como la existencia de agregación a escalas específicas y la intensidad con la que ocurre dicha agregación (Ludwig y Goodall 1978). En la sección de Metodología se describirán algunos de los métodos mas comúnmente utilizados para describir estos patrones, y que son los que se aplicaron en el presente estudio.

## 1.4 Objetivos e Hipótesis

**OBJETIVO GENERAL:** Describir la abundancia a nivel local y el patrón de distribución espacial de *Mammillaria magnimamma* en dos zonas, una perturbada y otra conservada, en la Reserva del Pedregal de San Ángel, con el objeto de generar hipótesis acerca de los factores que afectan la estructura espacial de sus poblaciones.

### OBJETIVOS PARTICULARES

1. Investigar las particularidades de diferentes métodos complementarios en análisis del patrón de distribución de *Mammillaria magnimamma* con la finalidad de evaluar las diferencias entre sitios de estudio con diferente grado de perturbación.
2. Analizar la distribución de los individuos de *Mammillaria magnimamma* en diferentes microambientes (en términos de la profundidad de suelo y del nivel de exposición lumínica) del sitio de estudio, con el objeto de detectar si existe diferencia en la distribución relacionados con la magnitud de dichas variables ambientales.

**HIPÓTESIS:** Si las perturbaciones antropogénicas de las que ha sido objeto la zona de estudio han tenido algún tipo de efecto sobre las poblaciones de *Mammillaria magnimamma*, se espera que éste se vea reflejado en la existencia de diferentes patrones de distribución y abundancia de *Mammillaria magnimamma* en sitios con diferente grado de perturbación.

## Capítulo 2. Descripción de la especie y área de estudio.

2.1.1 Especie en estudio: *Mammillaria magnimamma* Haworth.

2.1.2 Descripción morfológica

Los individuos de *Mammillaria magnimamma* presentan un tallo compacto o reducido por el acortamiento de los entre nudos, dando así una forma globosa, presentándose a veces en forma cespitosa (Fig. 1). El ápice se encuentra más o menos hundido y mide de 8 a 20 cm de diámetro. La planta es de color verde grisáceo oscuro por la presencia de clorofila en su tallo, conteniendo jugo lechoso en el interior. Presenta raíces desarrolladas, así como también adventicias. Las areolas son de romboides a circulares en su forma y pueden ser floríferas y espiníferas. Las areolas espiníferas o vegetativas producen 3 a 6 espinas centrales y en ocasiones 1 a 3 radiales poco desarrolladas, así como pelos, cerdas y lana. Las areolas floríferas producen flores, cerdas, lana o pelo. Las flores miden de 20 a 25 mm de longitud y diámetro y son de color rosado purpúreo. Los frutos producidos son bayas carnosas popularmente llamadas "chilitos", que pueden ser dehiscentes o indehiscentes, midiendo de 20 a 35 mm de longitud y de color rojo carmín. Las semillas son oblongas y miden 1.6 mm de longitud por 0.7 mm de espesor, con una testa rugosa de color café. Esta especie es sumamente variable tanto por lo que respecta a su espinación como a su flor, pues puede haber ejemplares con flores amarillentas y ejemplares con flores rosadas o purpurinas (Bravo y Sánchez 1991).





Figura 1. *Mammillaria magnimamma* Haworth

### 2.1.3. Aspectos ecológicos

La distribución geográfica de *Mammillaria magnimamma* se limita a la Altiplanicie mexicana, en los estados del centro, desde Zacatecas y San Luis Potosí en el norte, hasta México, Tlaxcala y el D.F. hacia el sur, y desde Tamaulipas, Puebla y Veracruz en el este, hasta el noreste de Michoacán y sudeste de Jalisco en el poniente. Es relativamente abundante en los estados de México e Hidalgo. Crece principalmente en altitudes entre los 1700 y los 2600 m.s.n.m, en terrenos planos o en laderas de lomas y cerros con poca pendiente, en pastizales y suelos rocosos (Rzedowski 1954; Bravo-Hollis 1978).

En nuestro grupo de trabajo hemos estado haciendo observaciones desde 1996 hasta la fecha y hemos observado que, al igual que muchas otras especies de la familia Cactaceae, presenta una tasa de crecimiento poblacional e individual relativamente lenta (Quijas, en preparación; Lopez-Villavicencio, en preparación). También hemos observado que, en el pedregal, la floración se presenta de febrero a mayo y la fructificación de mayo a agosto. En el aspecto ecofisiológico se ha encontrado que las semillas son fotoblasticas, muestran alta viabilidad (82%) y las plántulas son de lento crecimiento (Ruedas, en preparación).

### 2.2. Sitio de estudio: El Pedregal de San Ángel.

El sitio donde se hizo este estudio fue la Reserva del Pedregal de San Ángel, que se encuentra ubicada en la porción SW de la cuenca hidrográfica denominada Valle de México. La Reserva del Pedregal de San Ángel abarca la porción norte del derrame de lava del volcán Xitle, ocurrido hace unos 2000 años. Este derrame colindaba al sur con el Macizo Central del Ajusco, su límite oeste estaba dado por la Sierra de las cruces y en sus bordes norte y este se situaban, desde mediados de este siglo, zonas urbanas

correspondientes a la Ciudad de México (Carrillo 1995). En la actualidad quedan pocas áreas que representen el tipo de vegetación que originalmente colonizó este derrame de lava. Una de ellas es la Reserva mencionada, que actualmente está totalmente rodeada de zonas urbanas y cuenta con una superficie de 172 hectáreas con 133 metros cuadrados (Gaceta UNAM 1997).

La lava que arrojó el volcán Xitle destruyó completamente la vegetación circundante. Al enfriarse, se solidificó formando un sustrato de superficie irregular donde empezaron a distinguirse unidades microtopográficas contrastantes. Estas fueron creadas por las diferencias en las pendientes, los accidentes del relieve original y las diferencias en el tiempo de enfriamiento de las capas de magma, para darnos así diferentes tipos de microambientes como grietas, hondonadas, hoyos, planicies, pendientes y promotorios, que dan lugar a una superficie de gran heterogeneidad topográfica (Carrillo 1995). La variabilidad topográfica favorece, a su vez, características microclimáticas igualmente cambiantes que han permitido el establecimiento de una flora muy diversa. Estos son algunos de los factores abióticos que han contribuido al enriquecimiento florístico de la localidad al ofrecer a las especies vegetales una gama de condiciones microambientales susceptibles de ser aprovechadas.

El derrame de lava del Xitle tiene la forma de un riñón, con dos porciones ensanchadas que corresponden al lóbulo norte y al lóbulo sur. En el lóbulo norte se ubica la Reserva del Pedregal de San Ángel, que se distingue por su desnivel relativamente pequeño (2250-2350msnm). Por el contrario, el lóbulo sur presenta altitudes entre los 2350 y 3100m (Rzedowski, 1954).

## 2.2. 1. Clima

El clima de la reserva del Pedregal de San Ángel corresponde a un Cwbg (templado con lluvias en verano), de acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1983). El promedio de precipitación anual en esta zona es de alrededor de 800 mm; la distribución de la precipitación es muy desigual, dividiéndose el año en una temporada lluviosa (de junio a octubre) y otra seca (de noviembre a mayo) (Rzedowski 1954). La temperatura media mensual varía entre 14° y 17 °C (Fig. 2).

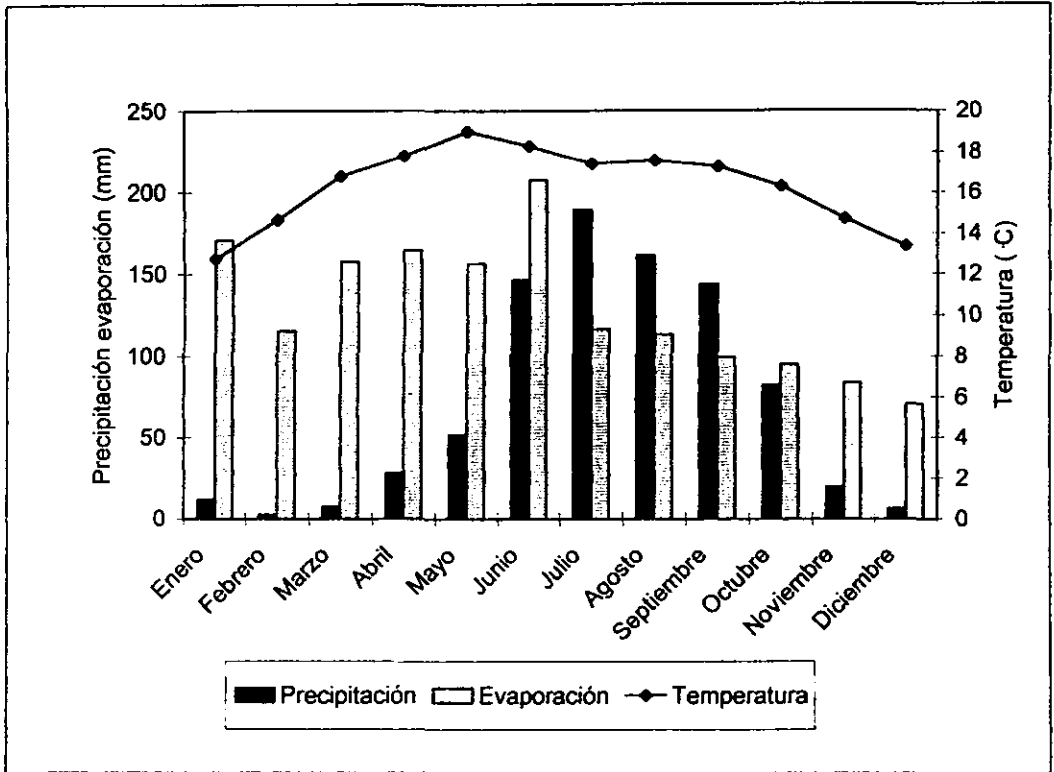


Figura 2 Climograma del Pedregal de San Ángel. Se presentan los datos de tres años (1995-1998). Datos tomados de la estación climatológica del Colegio de Geografía de la UNAM.

### 2.2.2 Vegetación

La vegetación del Pedregal de San Ángel fue clasificada por Rzedowski (1954) como un matorral xerófilo. Este tipo de vegetación se presenta en condiciones de aridez y, en este caso, ésta es producto de la escasez de suelo y a la composición basáltica del sustrato.

La especie dominante y típica del estrato arbustivo de esta zona es *Senecio praecox*. Existen otros elementos frecuentes, tanto arbustivos como semiarbóreos, como *Buddleia cordata*, *Wiggandia urens*, *Agave ferox*, *Dodonaea viscosa*, *Esysenhardtia polystachya*, *Opuntia tomentosa* y *Verbesina virgata*, que se ubican preferentemente en sitios con buena cantidad de suelo, tales como hoyos y grietas.

En el estrato herbáceo tienen un papel preponderante varias especies de gramíneas que se establecen en sitios expuestos a la radiación solar, alcanzando su mayor densidad en las capas del suelo delgado sobre la superficie de la lava, aunque pueden colonizar otros microambientes poco profundos y sombríos. Algunas de estas especies son *Mulhenbergia robusta*, *Panicum bulbosum* y *Setaria geniculata*. Otros componentes importantes del estrato herbáceo son *Asclepias linaria*, *Bowardia ternifolia*, *Salvia mexicana*, *Priva mexicana*, *Plumbago pulchella*, *Stevia salicifolia* y *Dahlia coccinea*.

Entre las hierbas trepadoras importantes, tanto en número de individuos como de cobertura, se encuentran: *Cissus scycooides*, *Cynanchum kunthii* y *Cologamia biloba*. A su vez, *Tillandia recurvata* es la epífita más característica de la zona. Existen dos especies endémicas de este sitio: *Bletia urbana* (Orchidaceae) y *Mammillaria sanangelensis* (Cactaceae); esta última se encuentra prácticamente extinta.

### 2.2.3. Suelo

El mayor factor limitante para el establecimiento de la vegetación en el Pedregal de San Ángel es la escasez de suelo. Este afecta de dos maneras el establecimiento de vegetación: mecánicamente, a causa de la falta de superficie de soporte y fisiológicamente por la poca disposición de nutrientes y humedad edáfica. Los suelos de esta zona son de origen eólico y orgánico y su espesor no sobrepasa generalmente unos pocos centímetros. En general todos los suelos sobre sustratos de lava son arenoso-limosos, moderadamente ácidos, poseen gran cantidad de materia orgánica, de potasio y calcio y son pobres en nitrógeno y fósforo aprovechables (Rzedowsky 1954).

### 2.2.4. Las zonas de trabajo

En la reserva del pedregal se seleccionaron dos sitios con características diferentes en cuanto a la estructura de la vegetación y el nivel de perturbación, con el objeto de poder utilizar un enfoque comparativo en cuanto al análisis elaborado en este estudio bajo dos condiciones ambientales contrastantes. La primera zona se localiza cerca de Av. de los Insurgentes del lado oeste de la misma; se caracteriza por tener accidentes topográficos poco pronunciados y una vegetación predominantemente de herbáceas, caracterizada principalmente por *Muhlenbergia robusta* (Cano 1993). El estrato arbóreo está ausente o poco desarrollado y la especie arbustiva más abundante es *Verbesina virgata*. El área presenta suelo poco profundo y con baja acumulación, además de poca humedad y alta radiación solar a nivel del suelo. Este sitio presenta evidencias recientes de perturbación por fuego (el lugar se quemó en marzo de 1996 y posteriormente en marzo de 1998). Además, la estructura y fisionomía de la vegetación hacen pensar que ha sido un sitio

sujeto a alta incidencia de perturbaciones. Dadas sus características, desde este momento me referiré a esta zona como "sitio perturbado" (Fig. 3).

El segundo sitio se localiza en la parte posterior del Jardín Botánico exterior, también del lado oeste de Av. de los Insurgentes pero a mayor distancia de la misma; éste presenta una topografía más accidentada que el sitio perturbado, con una mayor incidencia de grietas y hondonadas. Se caracteriza por un estrato arbóreo más o menos bien desarrollado, donde la especie más abundante es *Buddleia cordata*. En este sitio se presenta un suelo más desarrollado y con mayor nivel de acumulación, lo cual le confiere una mayor capacidad de retención de humedad; también presenta una menor radiación solar a nivel del suelo en comparación con el sitio perturbado, dada por la mayor cobertura vegetal. Este sitio en el periodo de estudio no sufrió evidencia de perturbación por fuego. Según estas características, aquí será llamado "sitio conservado" (Fig. 3).



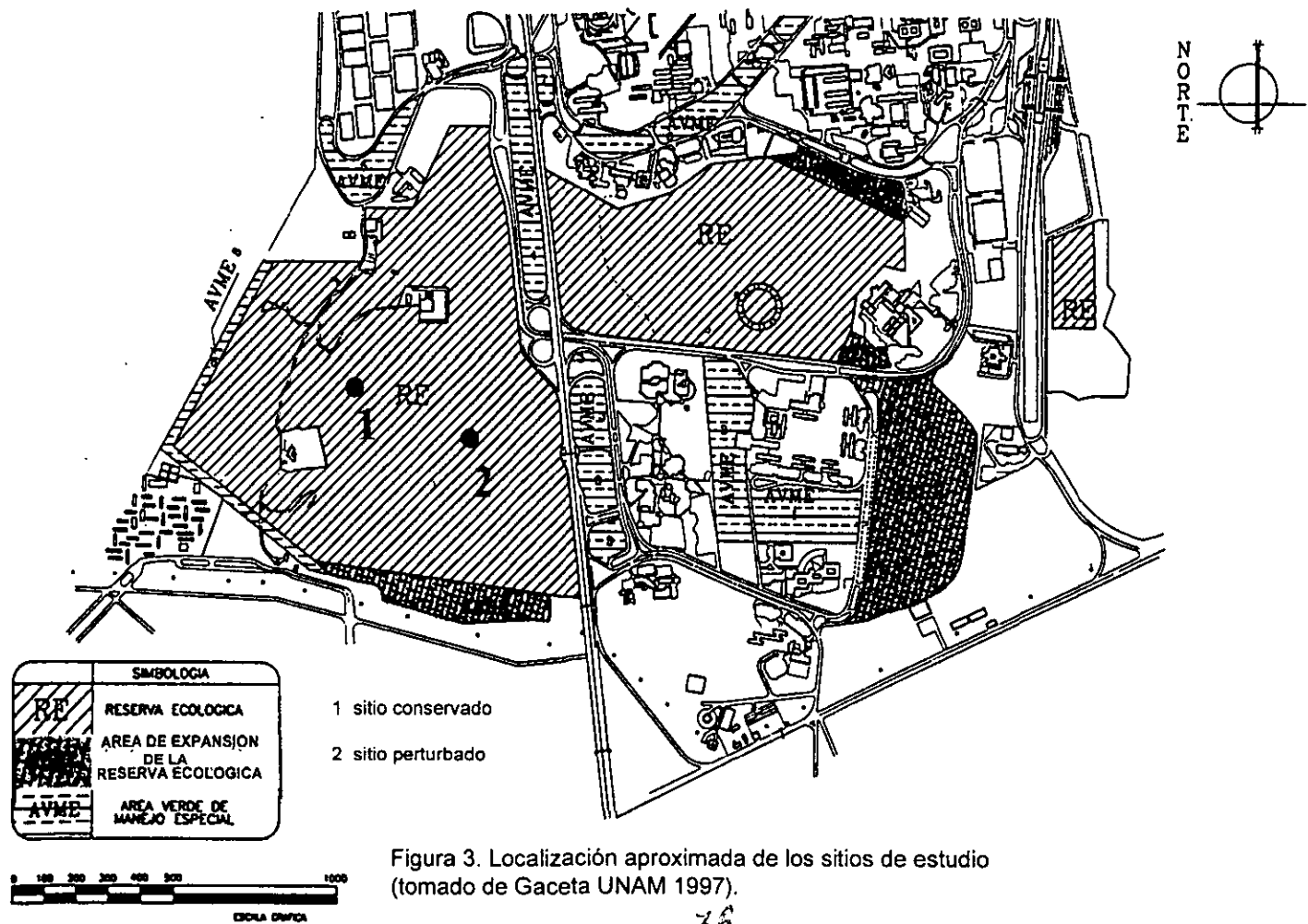


Figura 3. Localización aproximada de los sitios de estudio (tomado de Gaceta UNAM 1997).

## Capítulo 3. Metodología

### 3.3.1 Abundancia y patrón de distribución de *Mammillaria magnimamma*

#### a) Muestreo en el campo

Estudiamos el patrón de distribución de *Mammillaria magnimamma* especie en los dos sitios anteriormente descritos de la reserva del Pedregal: el sitio conservado y el perturbado. La idea fue establecer una comparación respecto del patrón de distribución de esta especie en ambas zonas a fin de conocer el estado actual de sus poblaciones y encontrar evidencias del posible efecto que causan las perturbaciones sobre su abundancia y distribución. En la presente investigación se abordaron cuatro aspectos metodológicos: a) el patrón de distribución, b) la abundancia a nivel local, c) correlaciones entre el tamaño de las plantas y la profundidad del suelo y el nivel de exposición lumínica del micrositio que ocupan y d) la frecuencia de ocupación de micrositios con diferentes profundidades de suelo y niveles de exposición lumínica. Los incisos c) y d) se realizaron con la idea de explorar la función de algunas variables ambientales como posibles factores causales de la distribución espacial observada. El trabajo de campo que se llevó a cabo para cubrir estos aspectos abarcó de enero a mayo de 1997.

En cada uno de los dos sitios se tendieron cinco transectos contiguos en dirección Norte-Sur. Cada transecto fue de 100 metros de longitud por 10 metros de ancho. Se localizaron todas las plantas de *Mammillaria magnimamma* en el área cubierta por estos transectos y de cada planta se tomaron los siguientes datos:

a) Coordenadas de localización con respecto a la distancia perpendicular al transecto y la distancia desde el origen del transecto. Estos datos permitieron generar un mapa que representó un área total de 100x 50m (1/2 ha) mostrando la localización de todos los individuos muestreados en cada sitio.

b) Para cada planta se contó el número de cabezas presentes (i. e, tallos) y el diámetro de cada cabeza, medido con la ayuda de una regla.

c) Se midió la profundidad del suelo en el punto donde se encontraba cada individuo con la ayuda de una aguja metálica de 25 cm de longitud. La aguja se enterró en la base de cada planta, evitando provocar daño a sus raíces, hasta encontrar suelo de tipo basáltico y se tomó nota de la profundidad a la que llegó.

d) El nivel de exposición lumínica sobre cada individuo se midió con un densitómetro esférico. El densitómetro es un espejo cóncavo, montado sobre una superficie horizontal con un nivel, que está dividido en 24 cuadros. Para medir el nivel de exposición, el densitómetro se coloca en posición horizontal (con ayuda del nivel) y cada cuadro se subdivide de forma imaginaria en cuatro puntos. Posteriormente, se cuentan el número de puntos cubiertos por la vegetación y se multiplica por un factor de corrección, que en este caso es 1.04, para obtener el porcentaje de cobertura del área por encima del punto muestreado (Fig. 4).

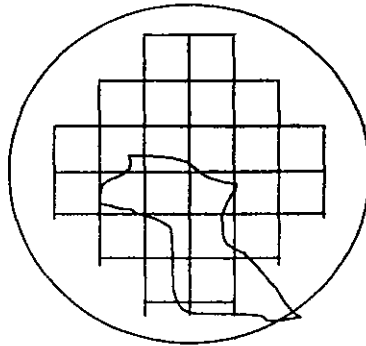


Fig. 4 Ejemplo de la manera en la que se utiliza el densitómetro esférico. Los cuadros representan la cuadrícula grabada sobre el espejo cóncavo. La silueta sobrepuesta representa el reflejo de la vegetación en el espejo. En este caso la cobertura es de  $26 \times 1.04 = 28\%$ .

Adicionalmente, se realizó una línea de Canfield de 100 m en cada sitio, a lo largo de la cual se midieron, cada metro, la profundidad del suelo y el nivel de exposición lumínica, a fin de hacer una estimación de la frecuencia con la que se presentan micrositios con características lumínicas y edáficas particulares. Esto representaría el tipo de micrositios (y la frecuencia con la que se presentan) que están disponibles para ser colonizados por las plantas de *Mammillaria magnimamma* en cada zona, lo cual se comparó con el tipo de micrositios en los que las plantas muestreadas se encuentran, a fin de determinar si éstas se presentan preferencialmente en micrositios con características edáficas y lumínicas particulares, o bien si ocupan los micrositios disponibles con misma frecuencia con la que estos se presentan en el ambiente.

## b) Análisis del patrón de distribución de *Mammillaria magnimamma*

### b.1) Índice de dispersión.

El índice de dispersión es utilizado en ecología para medir el grado de agregación que presentan los individuos de una población en las unidades de muestra elegidas y se calcula dividiendo la varianza del número de individuos por unidad muestral entre la media (también conocido como la varianza relativa). Si este índice es igual a la unidad, entonces podemos concluir que la especie tiene un patrón de distribución aleatorio, ya que cada punto del espacio tiene igual probabilidad de estar ocupado por un individuo. Esto parte de la suposición de que si se toman muestras de tamaño uniforme, ubicadas al azar en una área, la distribución del número de individuos por unidad muestral conforma una serie de Poisson, siendo este modelo matemático el que satisface mejor las condiciones o las características de un arreglo espacial al azar (Kershaw 1973). Por otro lado, cuando los individuos se hallan agrupados en un patrón agregado, el índice de dispersión es mayor a uno, es decir, la varianza de número de individuos por unidad de muestreo excede a la media. La varianza alta se debe a que los individuos se concentran en cantidades grandes en pocas unidades muestrales (Krebs 1989). Por último, cuando el patrón de distribución es regular, se observan índices de dispersión con valores menores de uno, en donde la varianza es menor que la media.

El índice de dispersión no puede usarse como criterio único para detectar el patrón de distribución de una especie, ya que su valor puede ser cercano a uno cuando el patrón es agregado o uniforme. Es decir, el patrón aleatorio permite obtener una varianza relativa

igual a la unidad, pero no siempre que la varianza relativa es cercana a uno se puede concluir que el patrón es aleatorio de manera inequívoca (Kershaw, 1964). Una manera de abordar esta dificultad es utilizando pruebas estadísticas que permitan detectar si el índice obtenido es o no significativamente distinto de la unidad.

Otro problema del índice de dispersión tal como se ha explicado en esta sección, es que los resultados de este tipo de análisis son sensibles al tamaño de la unidad de muestreo utilizada, es decir, que para cierto patrón de distribución, diferentes tamaños de cuadro pueden dar lugar a índices de dispersión más o menos cercanos a uno, dependiendo de la escala espacial a la que se presente la agregación (en el caso de patrones agregados) (Kershaw 1973). Una solución a este problema es calcular el índice de dispersión utilizando varios tamaños de unidad muestral para tener una cierta idea de la escala espacial a la que se presentan diferentes tipos de patrones de distribución (Greig-Smith 1952; Ludwig y Goodall 1978). Sin embargo, como se calcula la media y la varianza del número de individuos por unidad muestral a diferentes tamaños de cuadro utilizando siempre los mismos datos, no es posible aplicar una prueba estadística que permita definir en qué tamaños de cuadro se observa un índice de dispersión *significativamente diferente* de la unidad. Algunos métodos modernos se han diseñado precisamente para ofrecer una solución a este problema (por ejemplo, el método PQV – Ludwig y Goodall 1978; Ludwig y Reynolds 1978).

### b.1.1) Análisis.

El índice de dispersión ( I ) se calcula de la siguiente manera:

$$I = S/X$$

En donde S es la varianza y X es la media del número de individuos por unidad de muestreo. Para calcular este índice se utilizaron los mapas de distribución de los individuos de *Mammillaria magnimamma* en cada sitio muestreado, sobreponiéndoles diferente tamaño de cuadrícula y contando el número de individuos en los cuadros resultantes. Los diferentes tamaño de cuadro fueron calculados en potencias de dos (1,2,4,8,16,32,64, 128m<sup>2</sup>) según lo recomendado por Greig-Smith (1952).

Después de obtener la media y la varianza del número de individuos por cuadro para cada tamaño de cuadro, sé gráfico la varianza calculada contra el tamaño de cuadro para observar qué tanto fluctuaba la varianza a diferentes tamaños de cuadro.

### b.2) Métodos de transecto a manera de cinturón

Existen métodos estadísticos relativamente modernos que se han diseñado para analizar de manera detallada el patrón de distribución de organismos sésiles. Muchos de ellos parten de la base de que el muestreo se realiza a lo largo de transectos a manera de cinturón, subdivididos en unidades muéstrales de tamaño pequeño, como se muestra a continuación:

1	2	3	4	5	6	7	8
---	---	---	---	---	---	---	---

A partir de estos muestreos se calcula la varianza del número de individuos por cuadro. Posteriormente se procede a agrupar cuadros contiguos de forma que se vayan generando cuadros de mayor tamaño a partir de los cuales se obtiene una nueva varianza. La manera particular en la que se agrupan los cuadros contiguos y, consecuentemente, la forma de calcular la varianza, varía según el método de análisis que se elija. En la Tabla 1 se describen sólo los dos métodos que se utilizaron en este trabajo, que se escogieron por ser de los más accesibles, completos y de más fácil interpretación.

Tabla 1. Detalle de la forma en la que se agrupan los cuadros contiguos a lo largo de un transecto a manera de cinturón en los métodos BQV y TTLQV (Tomado de Ludwig y Reynolds 1978).

Método	Tamaño del bloque	Cuadro
BQV	1	(1)(2)(3)(4)(5)(6)(7)(8)
	2	(1,2)(3,4)(5,6)(7,8)
	4	(1,2,3,4) (5,6,7,8)
TTLQV	1	(1)(2)(3)(4)(5)(6)(7)(8)
	2	(1,2)(3,4)(5,6)(7,8)
	3	(1,2,3) (4,5,6)
	4	(1,2,3,4) (5,6,7,8)



## I. Método de la varianza por cuadros agrupados (Blocked-Quadrat Variance, BQV):

El método BQV fue utilizado primeramente por Greig-Smith (1952) y en posteriores estudios por Kershaw (1973). Este método utiliza cambios en el tamaño de cuadro combinando cuadros adyacentes, y para tamaños de cuadro mayores va combinando los nuevos cuadros adyacentes formados a partir del proceso de agrupamiento anterior (Tabla 1). De aquí se calcula la varianza del número de individuos por cuadro, primero en agrupamientos de dos, luego de cuatro, de ocho, de 16, etc. Según lo anterior, los tamaños del bloque que se pueden utilizar en el método BQV están dados por el incremento del área en potencias de dos (i.e.,  $2^1=2$ ,  $2^2=4$ ,  $2^3=8$ ,  $2^4=16$ , etc.). De esta forma, una de las limitantes de este sistema es precisamente el hecho de que sólo se pueden utilizar ciertos tamaños de bloque, perdiendo información de lo que sucede a tamaños intermedios. Como se verá mas adelante, esta limitante se supera en el método TTLQV.

Si los individuos tienen un patrón aleatorio, la varianza calculada es igual a uno para todos los tamaños de bloque. Si el patrón es agregado, la varianza aumenta al aumentar el tamaño de cuadro hasta alcanzar un máximo cuando el tamaño de la unidad muestral es igual al tamaño de los manchones de agregación de individuos. Así, si se gráfica esta varianza relativa en función de los tamaños del bloque, es posible detectar las distintas escalas de agregación porque aparece un pico o valor máximo de la varianza cada vez que el tamaño de bloque coincide con el tamaño promedio de los manchones. El valor de la varianza a este tamaño de unidad muestral (i.e., la agudeza del "pico" en la varianza) nos indica la intensidad de la agregación. A su vez, los manchones pueden estar distribuidas

de manera agregada, uniforme o aleatoria, lo cual puede detectarse a través de otros picos en los valores de la varianza relativa a tamaños de bloque mayores. El cálculo de la varianza para diferentes tamaños de bloque se detalla en la Tabla 2.

#### Análisis.

Para este análisis se utilizó un paquete estadístico desarrollado por Ludwing y Reynolds (1978) éste consiste en ubicar, en la zona de estudio, transectos a manera de cinturón formando una retícula de cuadros pequeños de igual tamaño y en contar el número de individuos en cada cuadrado para calcular la varianza del número de individuos por cuadro. Luego el programa combina los datos provenientes de cuadrados contiguos a lo largo de una escala cuadrática, esto es, primero de dos, luego de cuatro, de ocho, de 16, etc. y en cada caso se calcula la varianza del número de individuos por cuadro para cada tamaño de cuadro resultante. (Ver tablas 1 y 2). En este caso se partió de un tamaño de bloque inicial de  $10 \times 10$  m ( $100\text{m}^2$ ), por lo que los tamaños de bloque subsecuentes fueron de  $20\text{m}^2$ ,  $40\text{m}^2$ ,  $80\text{m}^2$ ,  $160\text{m}^2$ ,  $320\text{m}^2$ , etc. Al graficar la varianza relativa en función de los tamaños del bloque, es posible detectar las distintas escalas de agregación porque aparece un pico o valor máximo de la varianza cada vez que el tamaño de bloque coincide con el tamaño promedio de los manchones. A su vez, los manchones pueden estar distribuidas de manera agregada, uniforme o aleatoria, lo cual puede detectarse a través de la aparición de nuevos picos de la varianza relativa a tamaños de bloque mayores.

El patrón agregado puede ser tal que los manchones de individuos de la especie considerada alternen con áreas en las cuales dicha especie está ausente, o que los manchones de alta densidad alternen con otros de densidad menor. En el primer caso, la

intensidad del patrón es alta y en el segundo es baja. En la gráfica de varianza relativa en función del tamaño del bloque, la altura de los picos da una medida de la intensidad: cuanto más alto es el pico, mayor es la intensidad de agregación.

## II. Método de varianza local de dos términos (two-term local quadrat variance, TTLQV).

El método TTLQV fue desarrollado por Hill (1973) y nos describe los dos componentes principales del patrón: por un lado la escala espacial a la que ocurre la agregación y por otro lado la intensidad de agregación. En este método es posible calcular la varianza del número de individuos por cuadro para  $N/10$  tamaños de cuadro, donde  $N$  es el número total de cuadros del tamaño más pequeño. El modo en el que seorean los cuadros va dando lugar a tamaños de cuadro que van incrementando de manera lineal (Tabla 1). Así, al graficar la varianza relativa en función del tamaño de cuadro, obtenemos un mayor detalle de la forma en la que esta varianza va cambiando a diferentes tamaños de cuadro.

Al igual que en el método anterior, en éste se pueden observar picos de la varianza en aquellos tamaños de cuadro que correspondan con la escala espacial a la que ocurre la agregación. Si la varianza forma picos altos, esto indica que existe una alta intensidad de agregación. Si los picos son bajos y ocurren a tamaños del bloque grandes, la intensidad de la agregación es baja y se puede pensar que los cúmulos no están bien definidos. La manera en la que se calcula la varianza en este método se detalla en la Tabla 2.

Tabla 2. Cálculo de las varianzas para los métodos de análisis espacial BQV y TTLQV para los primeros dos tamaños de bloque. Tomado de Hill 1973.

Tamaño de bloque	Método	Varianza calculada
1	BQV	$2/n[1/2(x_1-x_2)^2+1/2(x_3-x_4)^2+1/2(x_5-x_6)^2+\dots+1/2(x_{n-1}-x_n)^2]$
	TTLQV	$1/n+m-1[1/2(x_1-x_2)^2+1/2(x_2-x_3)^2+1/2(x_3-x_4)^2+\dots+1/2(x_{n+m-1}-x_{n+m})^2]$
2	BQV	$4/n[1/4(x_1+x_2-x_3-x_4)^2+1/4(x_5+x_6-x_7-x_8)^2+\dots+1/4(x_{n-3}+x_{n-2}-x_{n-1}-x_n)^2]$
	TTLQV	$1/n+m-3*[1/4(x_1+x_2-x_3-x_4)^2+1/4(x_2+x_3-x_4-x_5)^2+1/4(x_3+x_4-x_5-x_6)^2 \dots 1/4(x_{n+m-3}+x_{n+m-2}-x_{n+m-1}-x_{n+m})^2]$

Una de las desventajas de los dos métodos detallados con anterioridad es que no brindan la posibilidad de establecer la significancia estadística de los picos en la varianza, es decir, cuándo estos picos se pueden considerar significativos y cuándo son solamente producto del "ruido". Para abordar esta dificultad se han desarrollado métodos de remuestreo (tipo Montecarlo) para generar límites de confianza de la varianza por encima o por debajo de los cuales se puede tener la seguridad de que los picos o valles en la varianza son significativos (Díaz Solís 1997).

## Análisis:

El análisis del patrón de distribución por medio de este método también fue realizado con el programa desarrollado por Ludwig y Reynolds. Este método, al igual que el BQV, parte de la base de que el muestreo se realizó a manera de transectos divididos en cuadros contiguos que representan las unidades muestrales, y también se sobreponen diferentes tamaños de cuadrícula para después calcular las varianzas para los tamaños de bloque. Los tamaños de cuadro estudiados fueron 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 110, 120, 130, 140, 150, 160, 170, 180, 190 y 200m<sup>2</sup>, de tal forma que el resultado es un cálculo de varianza para tamaños de cuadros que van incrementando en una escala lineal. La unidad muestral que utilizamos fue de 10m<sup>2</sup> (en cuadros de 10 x1).

### 3.3.2 Efecto de la profundidad y nivel de exposición lumínica sobre la distribución de *Mamillaria magnimamma*

Con los datos de campo sobre profundidad de suelo y exposición lumínica obtenidos para cada una de las plantas, se realizaron histogramas de frecuencias cuantificando qué proporción de las plantas muestreadas se encontraba en micrositios con diferentes características de profundidad de suelo y de exposición lumínica. Estos histogramas se compararon con histogramas de frecuencias equivalentes realizados con los datos de profundidad de suelo y exposición lumínica obtenidos sobre la línea de Canfield.

Las diferencias entre ambas distribuciones de frecuencias (observada vs esperadas si las plantas ocuparan los micrositios disponibles) fueron analizadas a través de una prueba de G, que es una alternativa mucho más robusta que la  $X^2$  para comparar distribuciones (Zar 1996).

La G se calcula como:

$$G = 4.60517 [\sum f_i \log f_i - \sum f_i \log f_i'], \quad \text{para } K-1 \text{ grados de libertad,}$$

en donde  $f_i$  es la  $i$ -ésima frecuencia observada,  $f_i'$  es la  $i$ -ésima frecuencia calculada y  $K$  es el número de estadios o categorías en el histograma de frecuencias.

Por último, con los datos del tamaño de plantas consistente en la suma de diámetros de todas las cabezas de cada individuo muestreado se realizaron regresiones lineales con respecto a las condiciones de luz y de suelo en las que se encontraban. Esto se hizo con el objeto de analizar si el tamaño de las plantas (y presumiblemente su velocidad de crecimiento) se encuentra asociado a las condiciones microambientales.

## Capítulo 4. Resultados

### A) Densidad y estructura de tamaños

#### A1. Densidad

La densidad de individuos de *Mammillaria magnimamma* resultó ser de  $0.0662 \pm 4.86 \times 10^{-4}$  para la zona conservada y de  $0.0638 \pm 4.87 \times 10^{-5}$  para la zona perturbada. Una prueba de t muestra que no existen diferencias significativas entre las zonas ( $t=-0.2185$ ,  $p>0.05$ ). En números redondos, la densidad en ambas zonas fue de 0.06 individuos/m<sup>2</sup>, o lo que es lo mismo 600 plantas por hectárea.

#### A2. Estructura de tamaños

La estructura de tamaños de la zona conservada presenta una alta frecuencia de individuos de más de 90 cm de diámetro acumulado. En contraste, en la zona perturbada los individuos que se presentaron con mayor frecuencia fueron los de las categorías de 10 a 40 cm de diámetro acumulado (Fig. 5). La prueba de G que se usó para comprar ambas estructuras poblacionales mostró que difieren significativamente entre ellas ( $G=101.754$ ,  $gl=9$ ,  $p<0.001$ ). Estas diferencias se encuentran en las categorías que van de 20 a 30cm y en los individuos mayores de 90, según un análisis de comparación de proporciones realizado con la ayuda del programa Glimm (Crawley 1993).

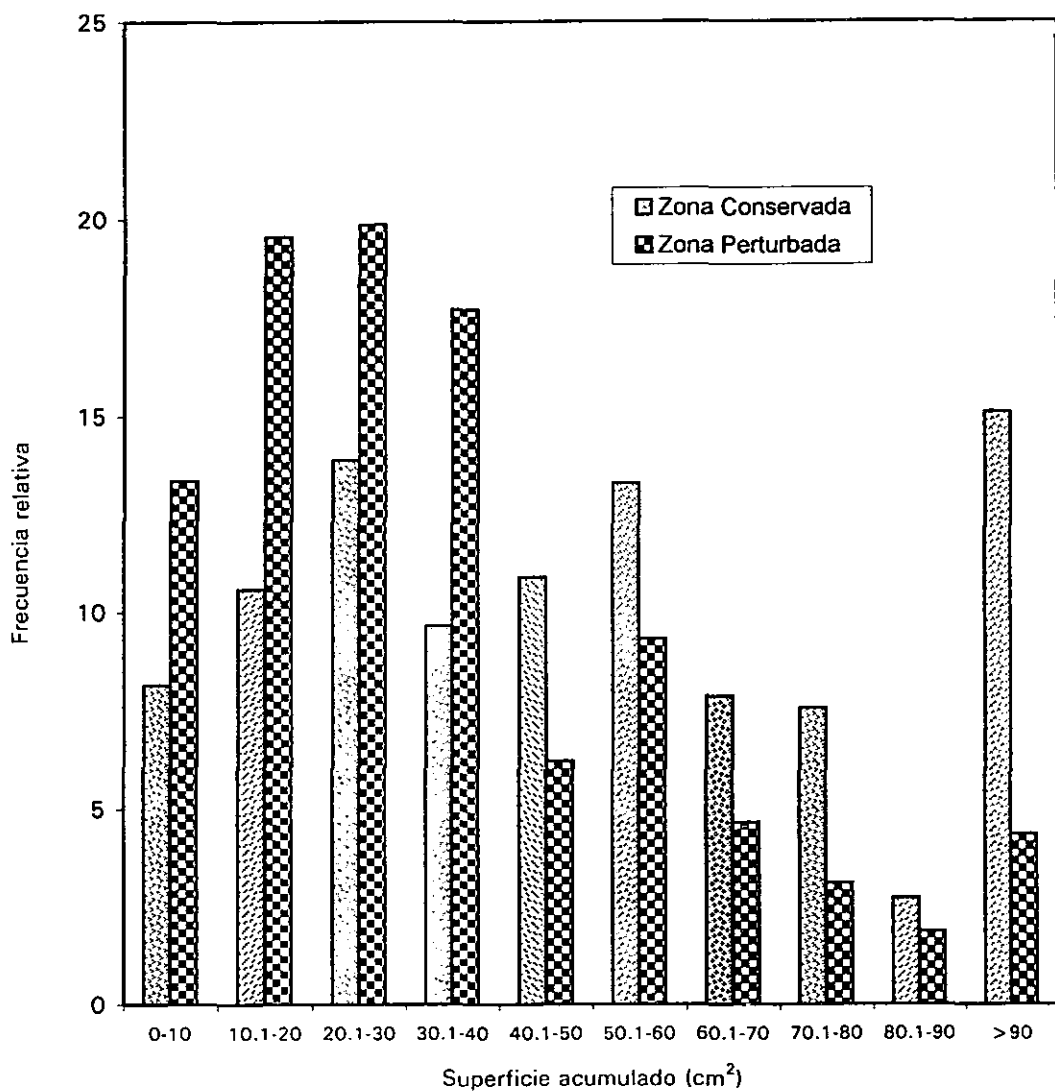


Figura 5. Estructura de tamaños (superficie acumulada) de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de san Ángel.



## B) Patrones de distribución espacial

En las Figuras 6a y 6b se muestran los mapas de distribución de los individuos de *Mammillaria magnimmama* sobre los cuales se hicieron los análisis del patrón de distribución que se presentan en las siguientes secciones. Hasta donde se alcanza a percibir en estos mapas, existen pequeñas zonas de agregación; sin embargo, es difícil determinar, a simple vista, si en efecto se trata de una distribución agregada e identificar la escala espacial a la que se presenta la agregación.

### B1. Índice de dispersión

De acuerdo con los resultados de este análisis, la zona conservada presenta un pico de agregación a un tamaño de cuadro de  $64 \text{ m}^2$  en tres de los transectos, mientras que los otros dos transectos presentan una mayor acumulación de individuos a los  $32 \text{ m}^2$  (Fig. 7a). Para la zona perturbada se observa un pico de agregación a los  $64 \text{ m}^2$ ; otros dos transectos muestran un pico a los  $32 \text{ m}^2$  y el último transecto presenta un pico a los  $8 \text{ m}^2$  (Fig. 7b). Por último, el promedio de los cinco transectos se presenta en la Fig. 8, en la que se observa un ligero aumento en la varianza entre los  $32 \text{ m}^2$  y  $64 \text{ m}^2$  en la zona conservada, mientras que para la zona perturbada no se observa pico alguno debido a la variabilidad de los datos.

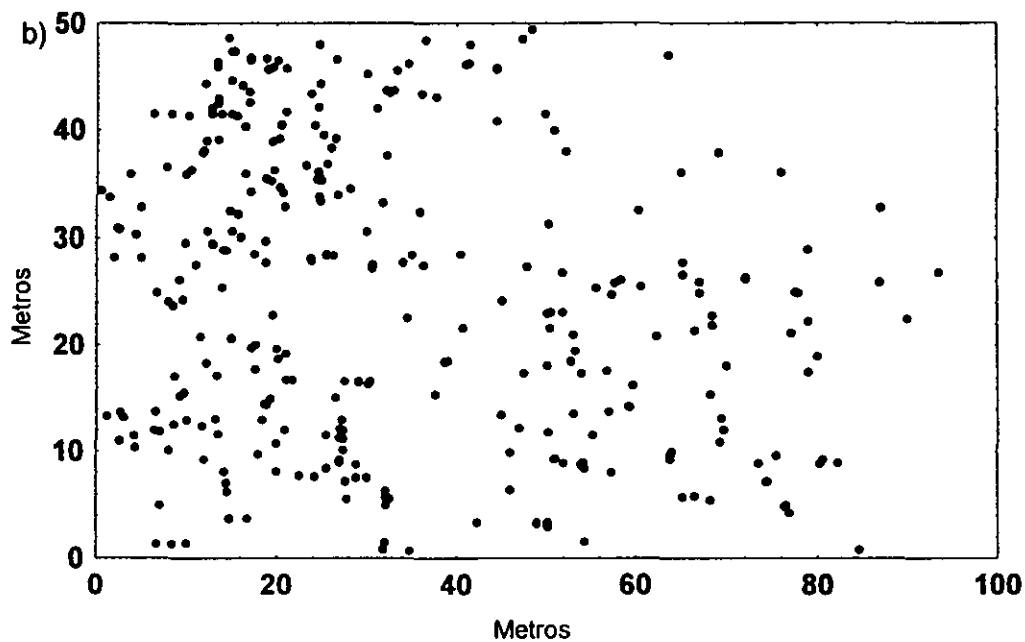
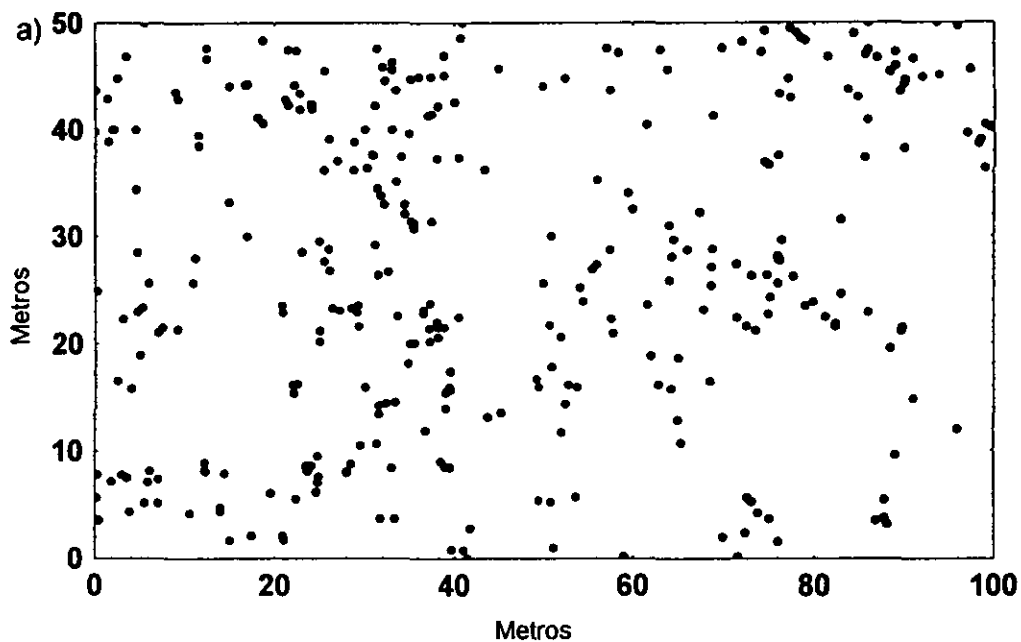


Figura 6. Mapa de localización de individuos de *Mammillaria magnimamma* en una a) zona conservada b) zona perturbada de la reserva del Pedregal de San Ángel

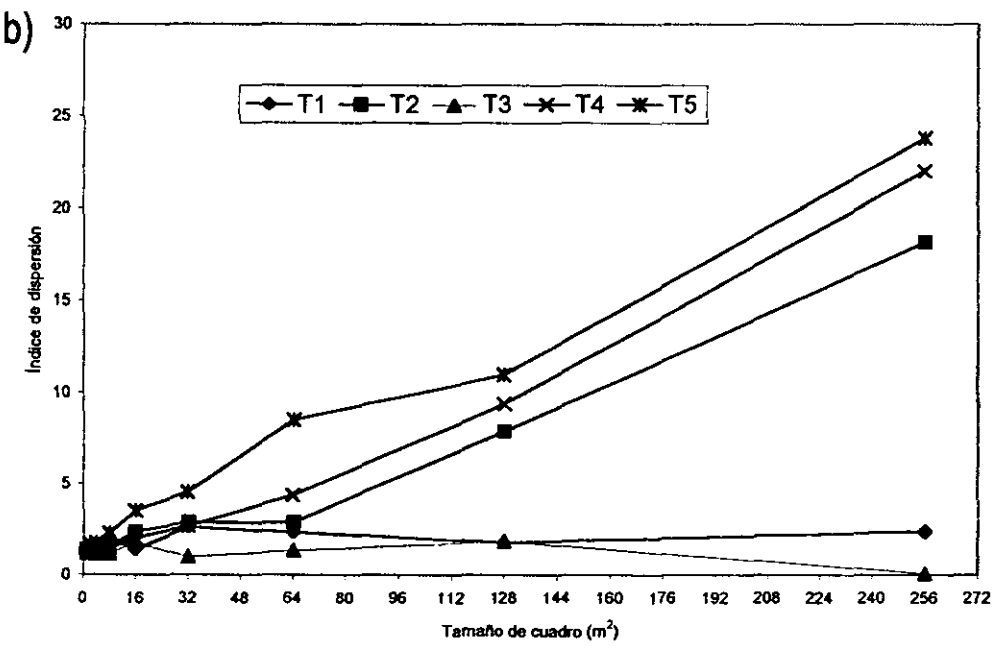
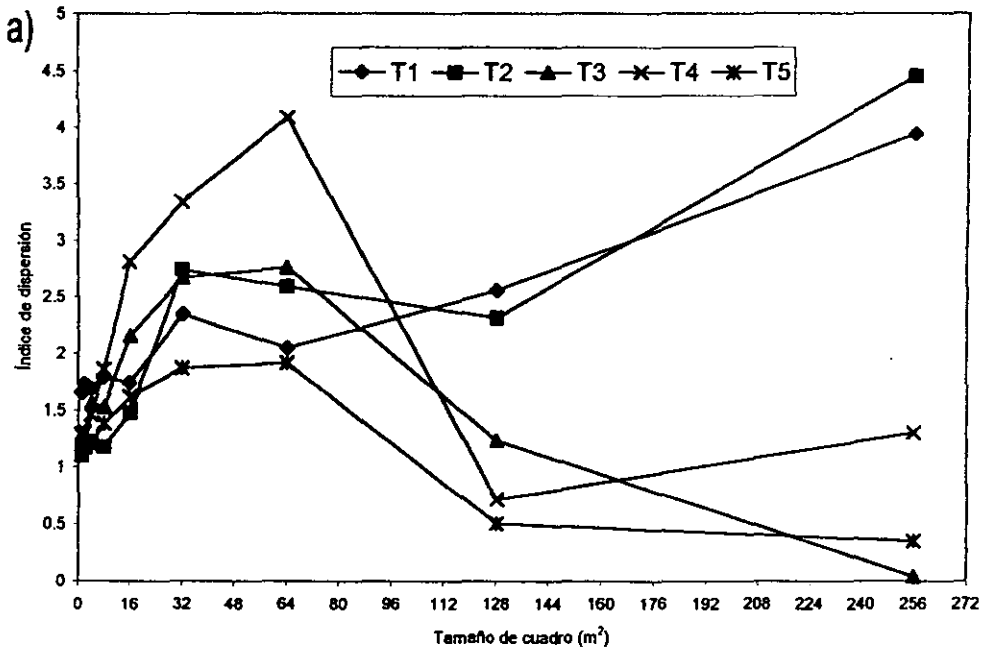


Figura 7. Índice de dispersión en función del tamaño de cuadro a) zona conservada y b) zona perturbada. Cada línea representa un transecto.

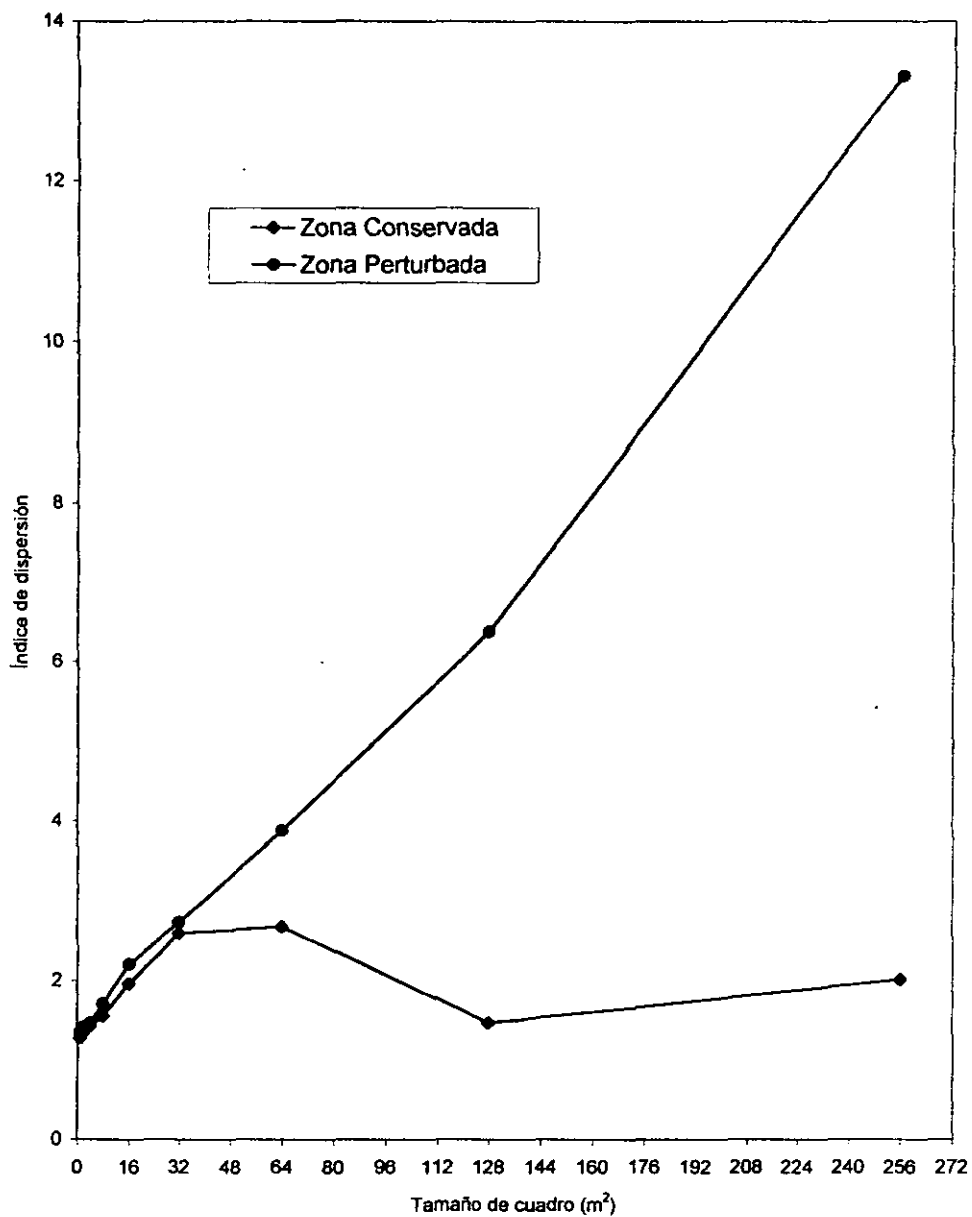


Figura 8. Índice de dispersión en función al tamaño de cuadro de ambas zonas. Cada línea representa una zona.

## B2. Método de la varianza por cuadros agrupados (Blocked Quadrat Variance, BQV)

De acuerdo con los resultados del método BQV para la zona conservada (Fig. 9a), se presenta un pico en la varianza relativa a un tamaño de cuadro de  $80 \text{ m}^2$  en cuatro de los cinco transectos analizados, lo cual representa que existe agregación a esa escala espacial. Nótese que en dos de estos transectos el pico es bastante pronunciado, mientras que en los otros dos apenas si se logra distinguir. En el quinto transecto se observa un pico en la varianza a un tamaño de cuadro de  $40 \text{ m}^2$ , seguido de una marcada disminución; por último la varianza aumenta mucho en el tamaño de cuadro mayor, lo cual podría sugerir que existe agregación a una escala espacial superior, aunque el presente análisis no permita analizarlo. Los valores de la varianza relativa a diferente tamaño de cuadro para la zona perturbada muestran la presencia de un pico a un tamaño de cuadro de  $80 \text{ m}^2$  en tres de los transectos estudiados, mientras que en los otros dos transectos los picos más conspicuos se presentan en áreas de  $20 \text{ m}^2$  (Fig. 9b). La agudeza de los picos no es muy grande, a excepción de un solo transecto, y en general esta zona mostró una agregación menos intensa que la zona conservada. Esto mismo se aprecia claramente en la Fig. 10, en donde se muestra un promedio de los cinco transectos de cada zona, siendo evidente que en la zona conservada el pico de agregación es más agudo que en la perturbada.

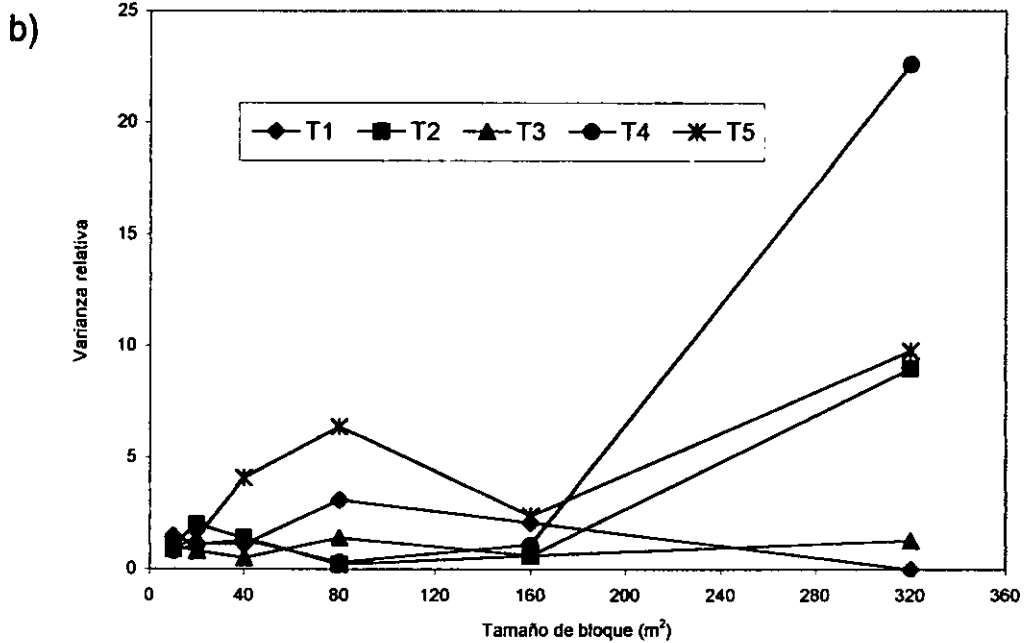
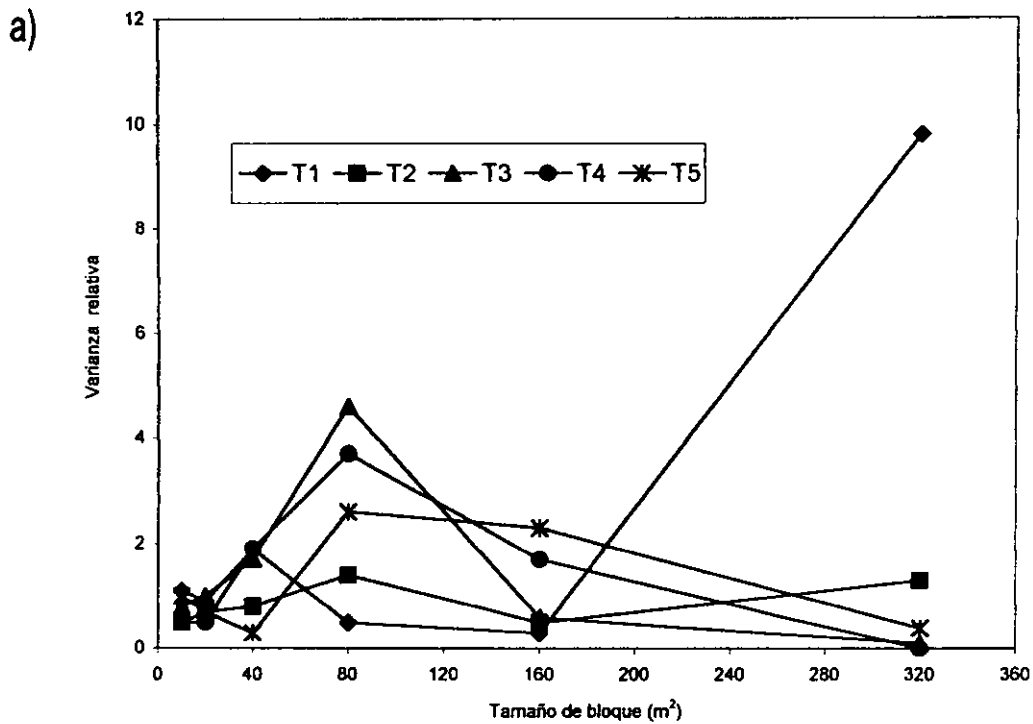


Figura 9. Varianza relativa en función del tamaño de cuadro muestral según el método BQV para a) zona conservada y b) zona perturbada. Cada línea representa un transecto.

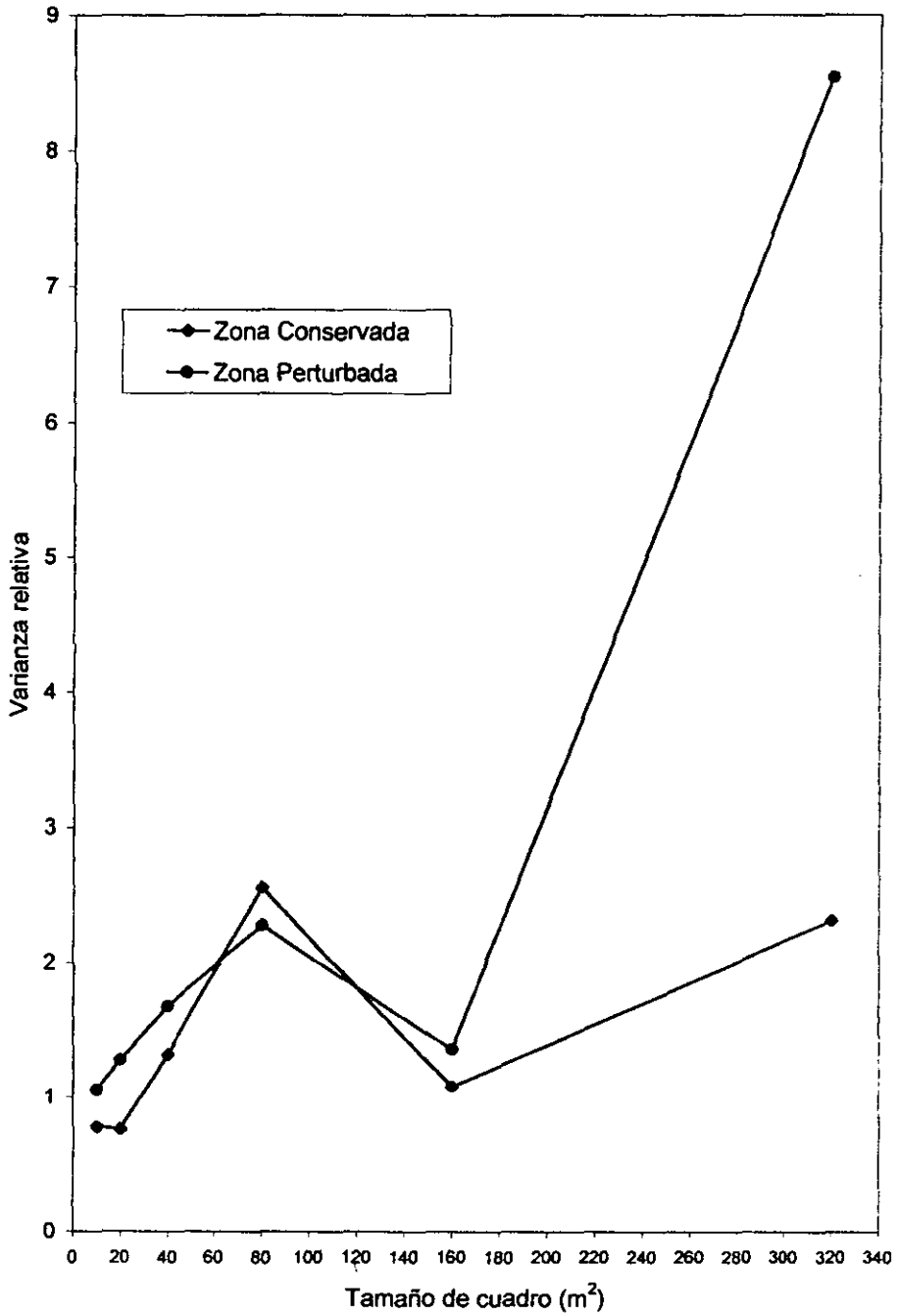


Figura 10. Varianza relativa en función del tamaño del cuadro muestral según el método BQV. Cada línea representa una zona

Además, puede apreciarse que a tamaños de cuadro mayores la varianza aumenta mucho; esto puede ser producto de que existe agregación a una escala superior o, más probablemente, a que el número de cuadros muestrales a partir del cual se calculó esta varianza fue muy reducido, dando lugar a resultados poco concluyentes.

### B3. Método de la varianza local de dos términos (Two-Term Local Quadrat Variance, TTLQV).

En el análisis de TTLQV, a diferencia de los dos anteriores, se tiene un cálculo de varianza para tamaños de cuadro en incrementos lineales. En la gráfica de la zona conservada (Fig. 11a) se puede observar que únicamente en dos transectos existen picos tenues en la varianza, uno a una escala espacial de  $60 \text{ m}^2$  y el otro a una escala de  $160 \text{ m}^2$ . En los otros tres transectos en términos generales la varianza relativa se incrementa conforme aumenta el área del cuadro muestral, lo cual podría indicar que, según este método de análisis, no se presenta un patrón de agregación claro en ninguno de ellos

En la zona perturbada uno de los transectos presentó un pico poco pronunciado en la varianza relativa a un tamaño de cuadro de  $40 \text{ m}^2$ . Además, en otro transecto se presenta un aumento en la varianza relativa alrededor de los  $100 \text{ m}^2$ , y un cuarto transecto mostró un pico pequeño en los  $20 \text{ m}^2$ . El quinto transecto no mostró pico alguno, lo cual indica que el método de análisis no detectó ningún patrón de agregación en dicho transecto (Fig. 11b).



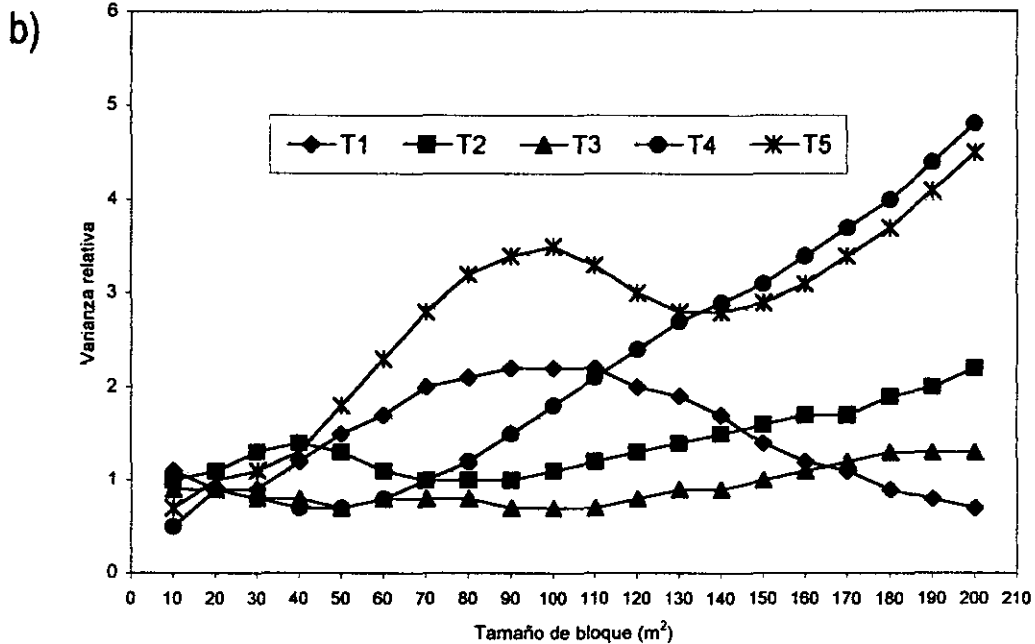
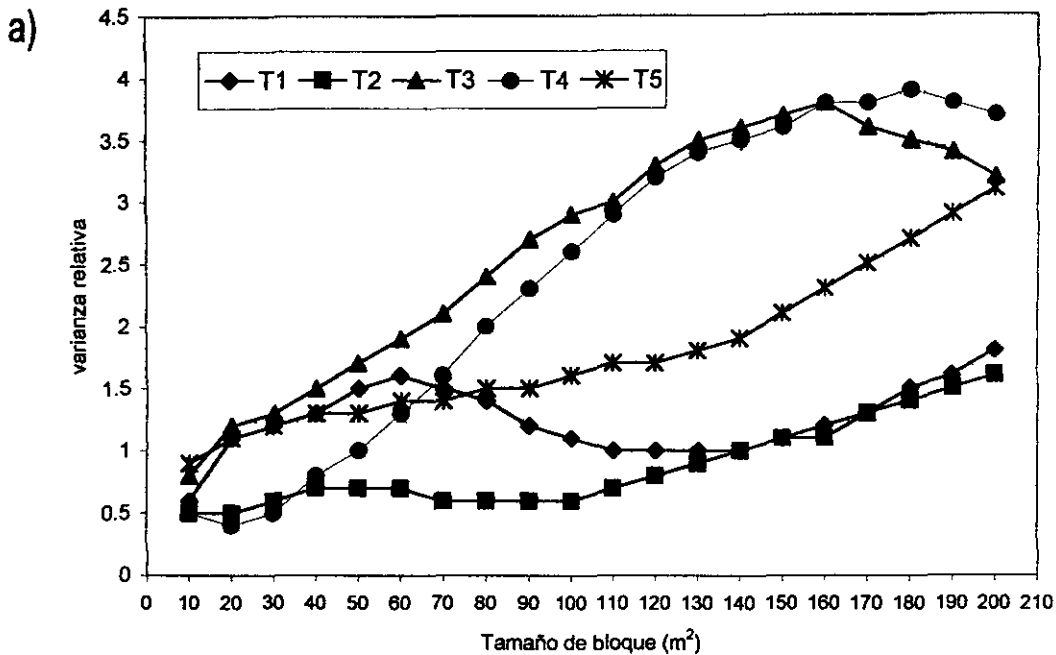


Figura 11. Varianza relativa en función del tamaño del cuadro muestral según el método TTLQV a) zona conservada y b) zona perturbada. Cada línea representa un transecto.

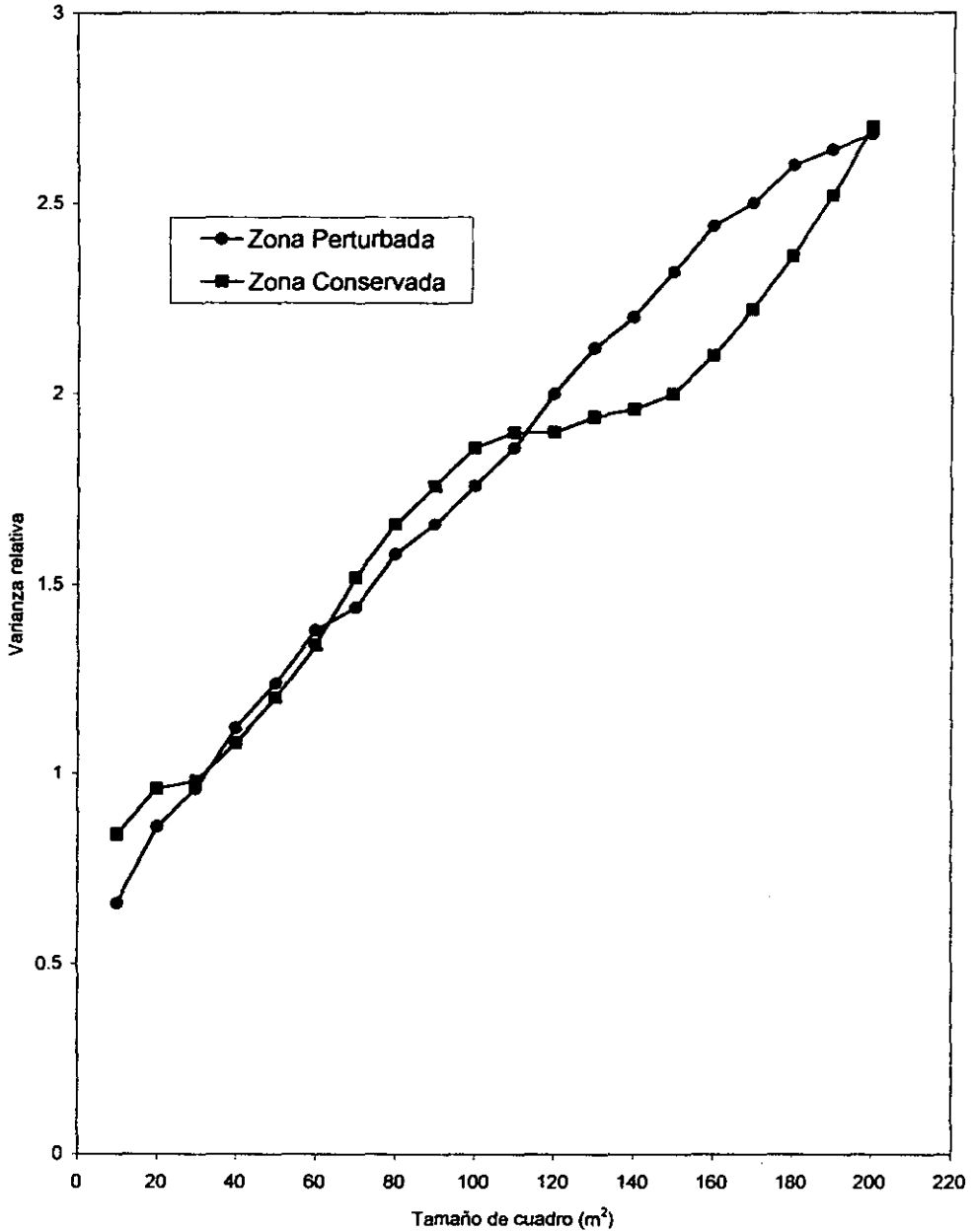


Fig. 12. Varianza relativa en función del tamaño de cuadro muestral según el método TTLQV en ambas zonas. Cada línea representa una zona.

La gran variabilidad que se encontró entre los transectos de cada sitio dio lugar a un comportamiento promedio en el que no se muestra un patrón de agregación particularmente claro en ninguno de los casos. La única excepción fue un pequeño pico que se presentó a los 120 m<sup>2</sup> en la zona conservada; este pico es muy tenue, lo cual nos habla de una intensidad de agregación relativamente baja (Fig. 12).

C) Distribución de *Mammillaria magnimamma* en microsítios con diferentes características edáficas y lumínicas.

#### C1. Nivel de exposición lumínica

En la Fig. 13a se presentan dos histogramas de frecuencias de categorías de exposición lumínica (en porcentajes): uno de ellos representa la distribución de microsítios presentes en la zona conservada (obtenidos a partir de una línea de Canfield) y el otro representa la distribución de frecuencias del tipo de microambientes ocupados por las plantas de *Mammillaria magnimamma*. Se realizaron dos pruebas, una prueba de Kolmogorov-Sminoff y otra de G, para saber si existían diferencias significativas entre ambas distribuciones las cuales confirmaron que las distribuciones son significativamente diferentes (KS,  $p < 0.001$ ;  $G=74.18$ ,  $gl=9$ ,  $p < 0.001$ ).

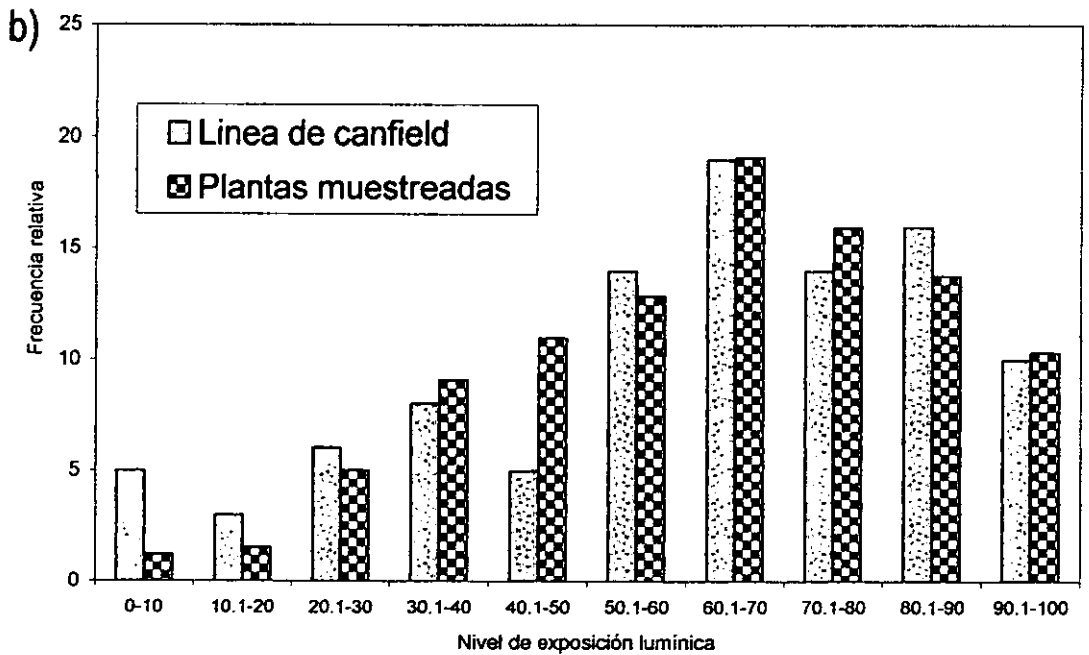
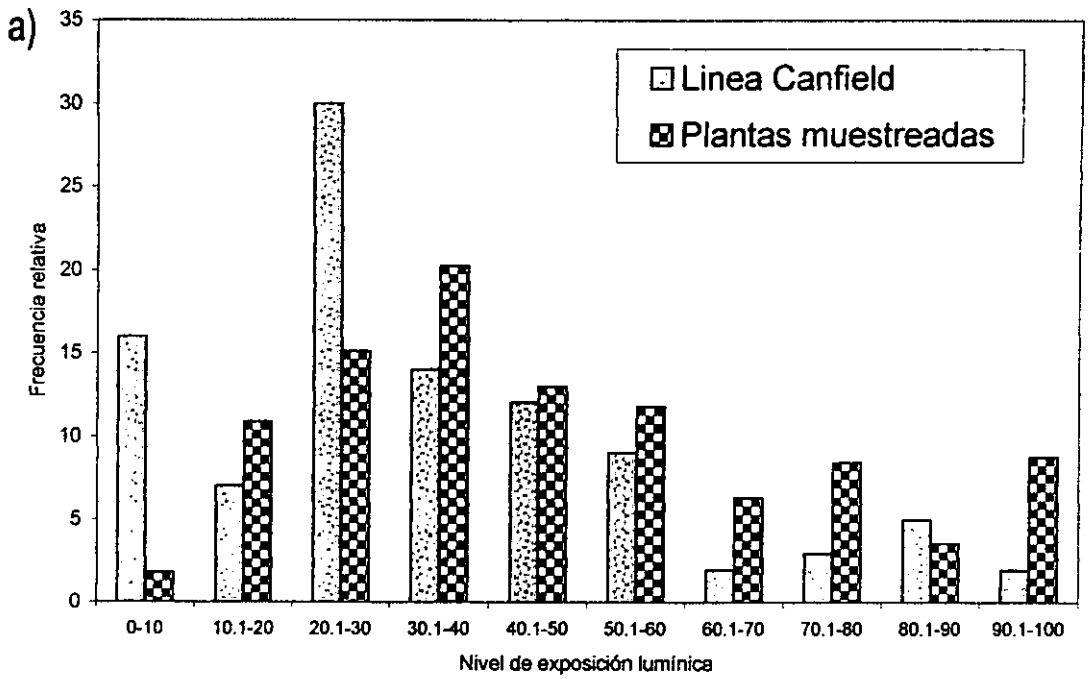


Figura 13. Histograma de frecuencia del nivel de exposición a) zona conservada y b) zona perturbada.

En el caso de la zona perturbada, los microambientes más frecuentes según los resultados de la línea de Canfield fueron aquellos con un nivel de exposición de 50 y 90%. Las plantas de *Mammillaria magnimamma* ocuparon estos ambientes aproximadamente en la misma proporción en la que están disponibles en el medio. Sin embargo, los microambientes con 40-50% de nivel de exposición lumínica se encontraron ocupados por plantas de *Mammillaria magnimamma* con una frecuencia mayor de la que se esperaría si no hubiera preferencias (Fig. 13b). De nuevo, tanto la prueba de Kolmogorov-Smirnoff como la de G indicaron que ambas distribuciones fueron significativamente distintas (KS  $p > 0.10$ ;  $G = 22.59$ , g.l. = 9,  $p < 0.01$ ).

## C2. Profundidad del suelo

El mismo tipo de análisis se realizó en términos de la profundidad del suelo, comparando los microambientes ocupados por las plantas de *Mammillaria magnimamma* contra los sitios disponibles en cada zona según los resultados de las líneas de Canfield. Para la zona conservada observamos que una proporción alta de los micrositios disponibles fue roca prácticamente descubierta (0-1cm de profundidad). Sin embargo, los individuos de *Mammillaria magnimamma* tendieron a ocupar preferentemente micrositios con profundidades de suelo de 1.1 a 10 cm (Fig. 14a). Las pruebas de Kolmogorov-Smirnoff y de G para comparar estas distribuciones detectaron diferencias significativas entre ellas (KS,  $p < 0.001$ ;  $G = 46.1$ , g.l. = 6,  $p < 0.001$ ).

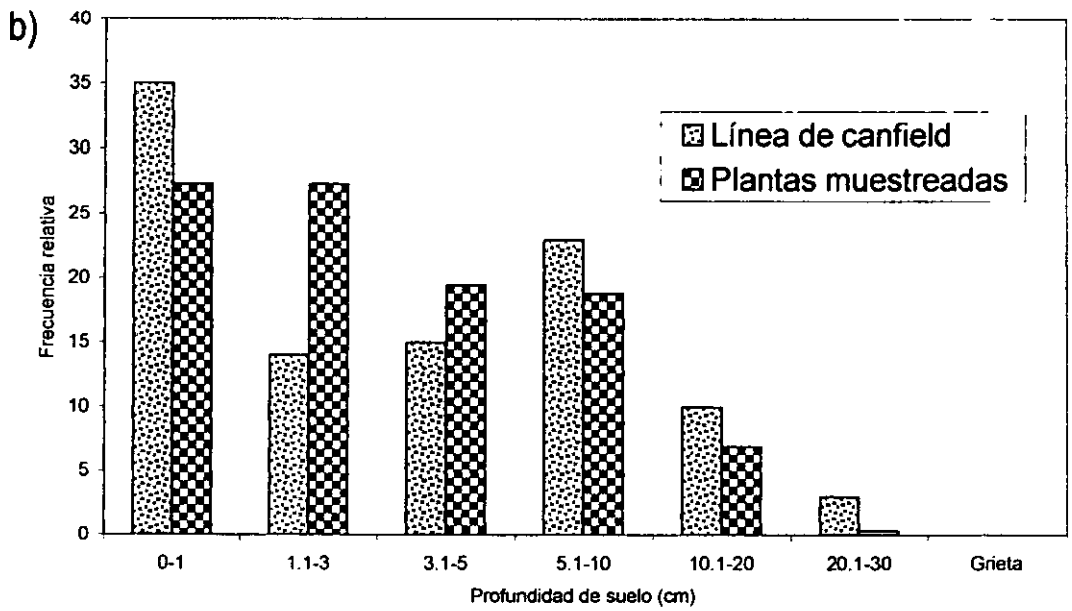
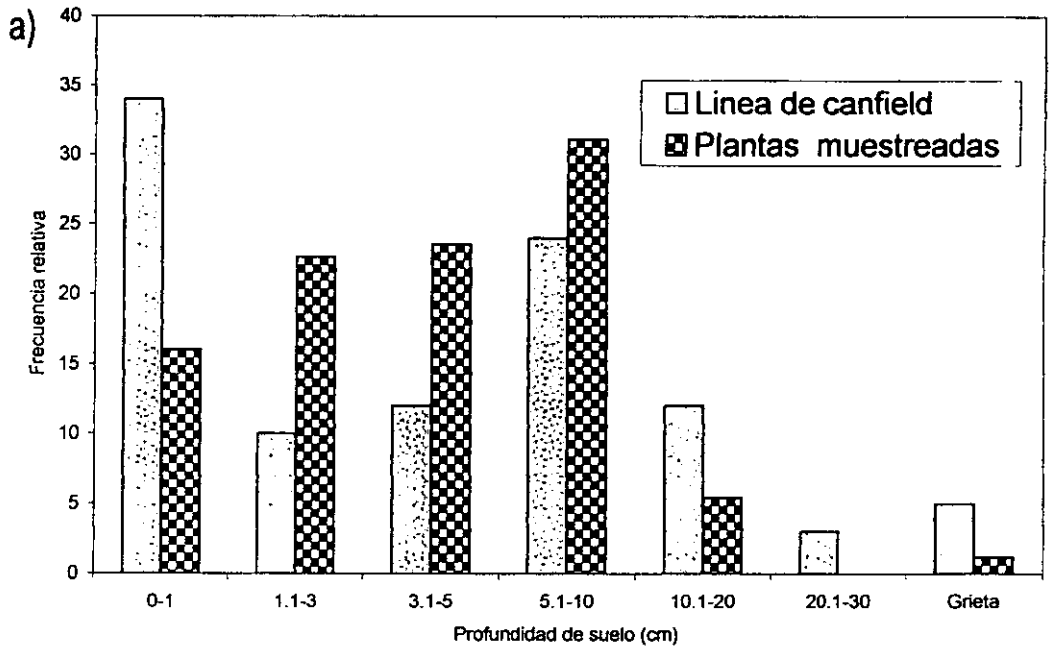


Figura 14. Histograma de frecuencia de la profundidad del suelo a) zona conservada y b) zona perturbada

El análisis equivalente para la zona perturbada se muestra en la Fig. 14b. En esta gráfica se observa que la frecuencia de micrositios de roca descubierta es ligeramente mayor que en la zona conservada y que, de nuevo, los individuos de *M. magnimamma* parecen evitar esos micrositios. En esta zona las plantas se presentan con mayor frecuencia de la esperada en micrositios con una profundidad de suelo de 1 a 5 cm. La diferencia entre ambas distribuciones fue significativa (KS  $p < 0.01$ ; G= 21.4, g.l= 6,  $p < 0.005$ ).

#### **D) Relación entre el tamaño de las plantas de *Mammillaria magnimamma* y los micrositios en los que se encuentran.**

##### **D1. Nivel de exposición**

Las plantas de *Mammillaria magnimamma* en la zona conservada se encontraron a lo largo de un amplio intervalo de niveles de exposición lumínica (Fig. 15a). Este factor parece no tener un efecto importante sobre la tasa de crecimiento de las plantas en esta zona, existiendo plantas de todos los tamaños en todos los niveles de exposición muestreados; la correlación entre el nivel de exposición y el tamaño de las plantas (diámetro acumulado) no fue significativa ( $R^2=0.0011$ ,  $p=0.55$ ). En la zona perturbada, la correlación entre estas variables sí fue significativa ( $R^2= 0.0136$ ,  $p=0.037$ ) lo que indica que hay una tendencia a que los individuos de mayor tamaño se encuentren en condiciones de mayor nivel de exposición; sin embargo, la gran dispersión de los datos alrededor de la línea de regresión, reflejada en un valor muy bajo de  $R^2$ , indica una gran variabilidad en el tamaño de los individuos que se encuentran en condiciones similares de nivel de exposición (Fig. 15b).

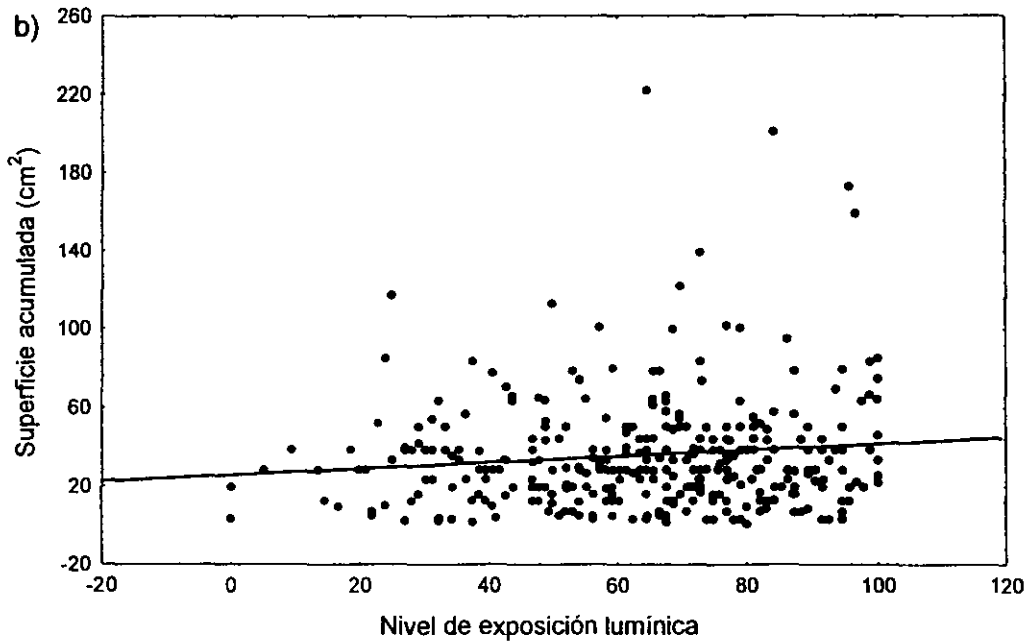
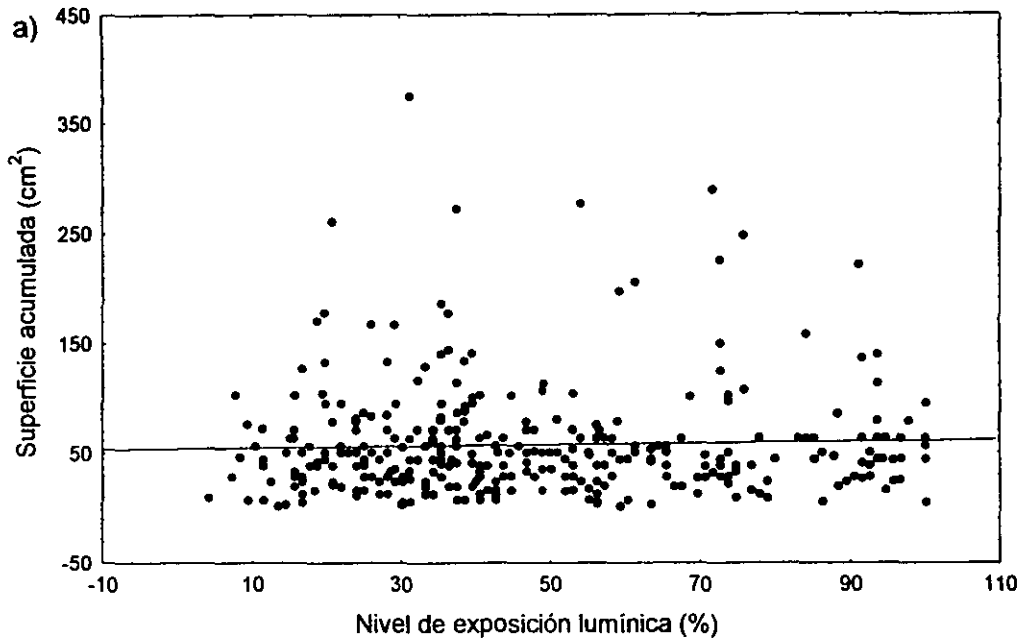


Figura 15. Tamaño de la planta (superficie acumulada) de *Mammillaria magnimamma* con relación al nivel de exposición a) zona conservada b) zona perturbada.



## D2. Profundidad del suelo

Según los resultados de las figuras 16a y 16b, se encontraron plantas de todos tamaños tanto en suelos someros como profundos. En la zona conservada se observó una correlación positiva significativa entre la profundidad del suelo y el tamaño de las plantas ( $R^2 = 0.0136$ ,  $p = 0.034$ ) (Fig. 16a), aunque con un valor de  $R^2$  extremadamente bajo. Para la zona perturbada (Fig. 16b) se encontró que la correlación entre ambas variables no fue significativa ( $R^2 = 0.000001$ ,  $p = 0.98$ ), lo cual sugiere que la tasa de crecimiento de las plantas no se ve afectada por la profundidad del suelo.

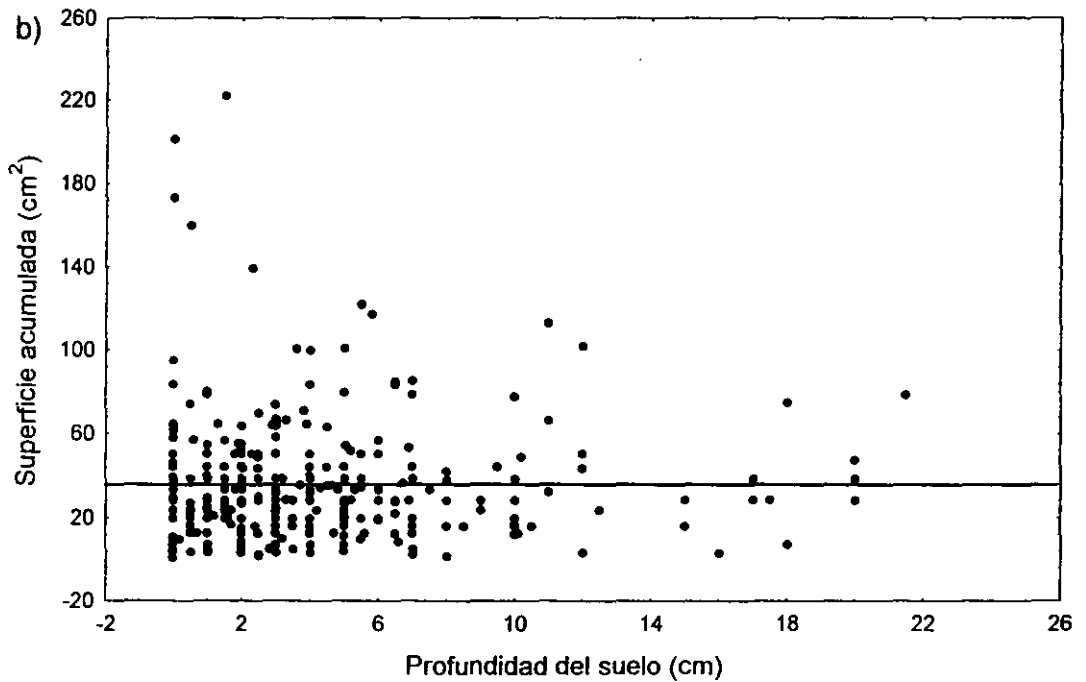
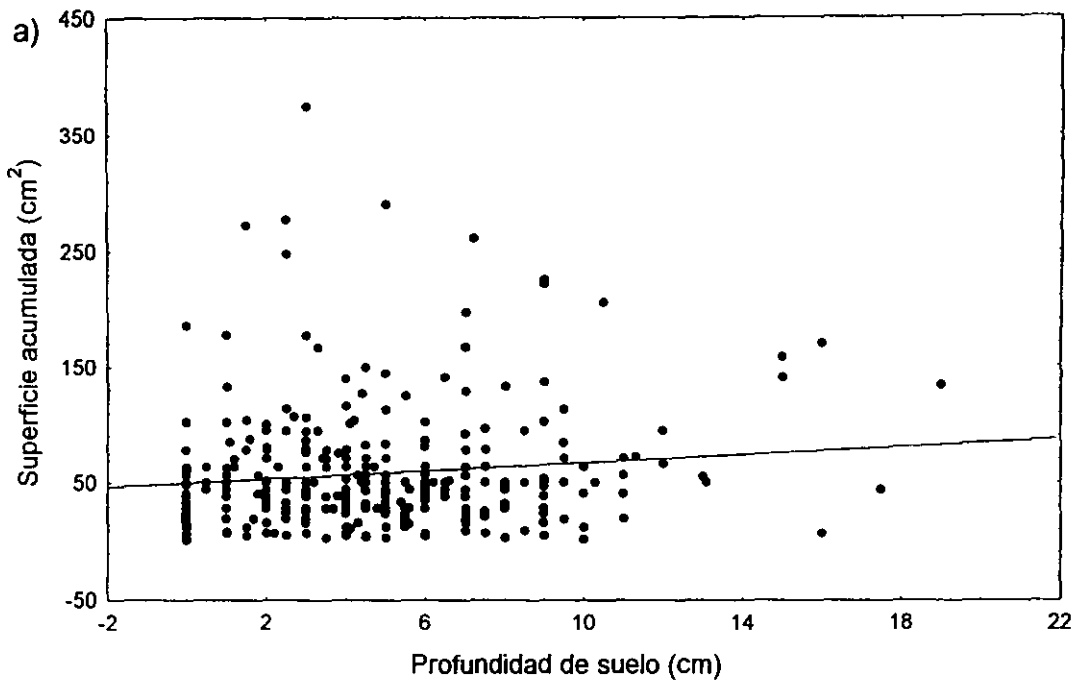


Figura 16. Tamaño de la planta (superficie acumulada) de *Mammillaria magnimamma* con relación a la profundidad del suelo a) zona conservada y b) zona perturbada.

# Discusión

## 1. Densidad y estructura poblacional

La densidad de los individuos de *Mammillaria magnimamma* fue equivalente en ambos sitios de trabajo. Este resultado sugiere que existe un número igual de "sitios seguros" (sensu Harper 1977), para la germinación, establecimiento y crecimiento de los individuos, en las zonas conservada y perturbada. Al parecer, las probabilidades de formación de microambientes favorables para la germinación y establecimiento de esta especie no se han visto afectadas por los disturbios que han prevalecido en la zona perturbada (p. ej. los incendios frecuentes). Sin embargo, existen otras presiones, como la extracción ilegal de plantas (obs. pers) y la reducción generalizada del área que ha sufrido este ecosistema, que probablemente esté afectando por igual a ambas zonas de trabajo y que es posible que sean responsables de la disminución en el tamaño poblacional de esta especie que se ha detectado en las últimas décadas (Rzedowski, comunicación personal). Para evaluar el efecto que han tenido estas perturbaciones sobre la abundancia de *Mammillaria magnimamma* sería necesario realizar monitoreos periódicos a través del tiempo con el objeto de verificar si existe una tendencia a la disminución del tamaño poblacional de esta especie.

Las diferencias que se observaron con respecto a las estructuras poblacionales entre sitios, caracterizadas por una mayor frecuencia de organismos pequeños en la zona perturbada que en la conservada, podrían estar relacionadas, en efecto, con los cambios producidos por la alta frecuencia de disturbios en la zona perturbada. Después de un

evento de perturbación, los distintos estadios del ciclo de vida de los organismos se ven afectados diferencialmente, lo cual puede dar lugar a modificaciones en la estructura poblacional, reflejo de los cambios en el establecimiento, la sobrevivencia y el crecimiento de las plantas de diferentes estadios (Parker, 1988).

Las diferencias observadas entre las estructuras poblacionales de ambas zonas podrían deberse a que ambas poblaciones se hayan establecido en diferente momento y que la población de la zona conservada sea mas vieja que la de la zona perturbada; si, como se ha observado, el tamaño de las plantas es proporcional a su edad (Quijas, en preparación), entonces se puede concluir que la zona conservada tiene un mayor número de individuos viejos, quizá gracias a su estado relativamente mejor conservado. Otras posibles causas podrían ser diferencias en el éxito en la germinación y establecimiento de las plantas entre zonas, y así como diferencias en la mortalidad de adultos, quizá a causa de la extracción de individuos con fines de comercialización y ornato.

## 2. Patrón de distribución espacial

Según los resultados de este trabajo, el patrón de distribución espacial de *Mammillaria magnimamma*, tanto en la zona perturbada como en la zona conservada muestra tendencias a la agregación. Es importante notar, sin embargo, que se encontraron diferencias en el patrón de distribución tanto entre los cinco transectos muestreados en cada zona, como entre las dos zonas de trabajo, y que estas diferencias dependieron del método de análisis que se utilizó. Estos dos últimos aspectos (diferencias entre zonas y entre métodos) se retomarán más adelante.

El patrón agregado que se obtuvo en muchos casos mostró indicios de una agregación de baja intensidad, con picos poco pronunciados en la varianza relativa (o en el índice de dispersión, según el caso). La escala espacial a la que se dio esta agregación de manera más conspicua correspondió a tamaños de cuadro que variaron entre los 30 y los 80 m<sup>2</sup>. En general la agregación fue más clara en la zona conservada que en la perturbada, pero la gran variación obtenida a este respecto dificulta la identificación de tendencias claras con respecto al patrón de distribución de esta especie.

En los casos en los que se detecta claramente una distribución agregada, este patrón podría deberse a la existencia de sitios favorables para el establecimiento de la especie los cuales se distribuyen a manera de parche o mosaico. Esto podría estar determinado en términos de la gran heterogeneidad ambiental existente en la zona; dicha heterogeneidad esta dada por la variabilidad del sustrato, el microclima y la estructura de la vegetación, factores que parecen ser claves en el mantenimiento de la dinámica de este ecosistema (Carrillo 1995). Por ejemplo, Díaz-Solis (1997) encontró que el patrón de agregación de *Mammillaria magnimamma* y *Mammillaria discolor* en la zona del Ájusco medio se encuentra asociado al tamaño de las planchas de lava presentes en el sitio; en este trabajo se encontró que *Mammillaria magnimamma* muestra una cierta preferencia por micrositios de suelo relativamente somero, por lo que es de suponerse que también se presente asociada a micrositios topográficos de esta naturaleza, y que la forma del sustrato sea una variable que afecte de manera importante el patrón de distribución de esta especie.

Otro factor que puede estar jugando un papel determinante en la distribución espacial de *Mammillaria magnimamma* es la tendencia que muestran muchas cactáceas hacia la

asociación con especies arbustivas y arbóreas, y que se ha denominado nodricismo (Nobel 1988; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). En las cactáceas, la sobrevivencia de las plántulas es pues en dicha fase se presentan tasas de crecimiento muy bajas (Ruedas, en preparación) y muestran un metabolismo tipo C3 (Altesor 1993), por lo que son muy vulnerables a los efectos adversos del microclima. De hecho, en otros estudios demográficos que se están realizando con *Mammillaria magnimamma*, se ha visto que la mortalidad de plántulas es diferente entre ambas zonas de trabajo: para la zona conservada se ha encontrado un porcentaje mortalidad de plántulas del 92% y para la zona perturbada es de del 98% (López-Villavicencio en prep; Quijas, en prep.). Esto hace que la presencia de plantas nodrizas que provean de sombra a las plántulas sea fundamental (Steenberg y Lowe 1969). En el caso de la especie que nos ocupa, se observó que, tanto en la zona conservada como en la perturbada, tiene la tendencia a ocupar micrositos más bien sombreados (Figs. 13a y 13b). Además, Panti (1995) observó que *Mammillaria magnimamma* se encuentra frecuentemente asociada a *Senecio praecox*; existe entonces, la posibilidad de que, en efecto, esta y otras especies de mayor talla estén fungiendo como nodrizas de *Mammillaria magnimamma* y que, por lo tanto, su distribución se encuentre fuertemente afectada por la presencia de estas nodrizas.

Como se ha mencionado, la competencia intraespecífica parece ser uno de los factores que pueden afectar los patrones de distribución de las especies de plantas de manera más importante (Pielou, 1960). Sin embargo, Grime (1977) menciona que la competencia es un factor poco importante en ambientes que presentan altas deficiencias de recursos (hídricos y/o nutritivos). En el caso de *Mammillaria magnimamma*, los individuos generalmente se encuentran relativamente distantes entre sí, y no parece haber interferencia entre sus

raíces o sus tallos, por lo que podría suponerse que la competencia juega un papel poco relevante en este caso. Sin embargo, es posible suponer que las semillas de esta especie germinen en grupos si es que, por ejemplo, son dispersadas por animales que consumen los frutos. En estos casos, la competencia entre plántulas recién establecidas podría llegar a ser significativa y podría dar como resultado un patrón de distribución que pasaría de agregado, en la etapa de plántula, a aleatorio en el estado adulto (Hutchings 1978 y 1979; Kitamoro 1972).

En muchas plantas la agregación espacial puede deberse a la propagación vegetativa a través de rizomas y estolones (Philips y MacMahon 1981), sin embargo no han sido reportados casos de este tipo de fenómenos en condiciones naturales para *Mammillaria magnimamma*, ni nosotros lo hemos observado.

## 2.1. Comparación de los diferentes métodos de muestreo para detectar el tipo de patrones de distribución espacial.

Los análisis de distribución espacial que se presentaron en el capítulo de resultados indicaron que, en general, *Mammillaria magnimamma* se distribuye de manera agregada. La escala espacial a la que se presenta esta agregación cambió dependiendo del método que se utilizó para el análisis. Según los resultados de los índices de dispersión (Fig. 7a y 7b), el patrón de agregación es poco intenso y el área de los cúmulos de agregación ocurre entre 32 y 64 m<sup>2</sup>. Por otro lado, el método de BQV muestra cúmulos de agregación a un tamaño de cuadro de 80 m<sup>2</sup> (Fig. 9a y 9b), mientras que el método TTLQV muestra un patrón de distribución poco claro, y, cuando presenta agregación, lo hace a escalas espaciales de alrededor de 120 m<sup>2</sup> (Fig. 11a y 11b).

Una ventaja que presenta el método TTLQV sobre los otros dos, es que puede analizar un intervalo mucho más grande (y continuo) de tamaños de cuadro, por lo que presenta una resolución de análisis más fina (Ludwing et al. 1978). Sin embargo, la interpretación de los resultados resulta más compleja por la misma razón. Por su parte, la escala con la que trabaja el método BQV hace que la agudeza de los picos, en este caso centrados alrededor de los 80 m<sup>2</sup>, sea más clara y los resultados sean más fáciles de interpretar. Por otro lado, la presencia de picos alrededor de los 64 m<sup>2</sup> en la gráfica realizada con el índice de dispersión (Kershaw 1973) y el hecho de que en el método BQV esta escala espacial particular no se analizó, sugiere que los picos que muestran las gráficas que presentan los resultados del método BQV podrían estar, en realidad, ligeramente más cargado hacia la izquierda (Ludwing, 1978). Así, tanto el método del índice de dispersión como el BQV sugieren que, en efecto, el patrón de distribución es agregado y los cúmulos de agregación se presentan a escalas espaciales de entre 32 y 80 m<sup>2</sup>. Esto coincide con lo encontrado por Díaz-Solis et al. (1997), cuyos resultados muestran que *Mammillaria magnimamma* presenta cúmulos de agregación en cuadros de 42 m<sup>2</sup> en el Ajusco medio.

Una desventaja de los tres métodos de análisis utilizados en este caso, fue la ausencia de pruebas estadísticas que nos permitieran discernir el nivel de significancia de los picos en la varianza relativa observados en cada caso. Los métodos que permiten este análisis (métodos de remuestreo, tipo bootstrap y simulaciones Montecarlo – Ludwig y Goodall 1978; Díaz et al. 1997) son relativamente complejos y en este caso se prefirió contrastar varios métodos, más que agotar las posibilidades de cada uno de ellos a profundidad.



## 2.2. Comparación entre zonas con diferente nivel de perturbación

La variación en el patrón de distribución entre las dos zonas de trabajo dependió en gran medida del método de análisis utilizado. Dejando de lado la variación entre transectos (dentro de una misma zona) y concentrándonos en las gráficas que presentan los resúmenes de ambas zonas (Fig. 8, 10 y 12), podemos observar que, según el análisis del índice de dispersión (Fig. 8), únicamente la zona conservada muestra indicios de agregación, mientras que en la zona perturbada el patrón de distribución no está claramente definido. Por otro lado, según el método BQV, existe un patrón de distribución agregado en ambas zonas (Fig. 10), aunque, de nuevo, el pico de agregación es más marcado en la zona conservada, sugiriendo que la intensidad de la agregación es mayor en esta zona. Por último, el único pico que presenta la gráfica del método TTLQV (Fig. 12) corresponde de nuevo a la zona conservada, aunque en este caso el patrón es mucho menos claro que en los dos anteriores.

Una de las causas que podrían explicar la existencia de una mayor agregación en la zona conservada es la presencia de vegetación arbórea y arbustiva más conspicua. Estas plantas podrían estar fungiendo como nodrizas de *Mammillaria magnimamma*, lo cual llevaría a un patrón de agregación más claro alrededor de ellas en comparación con ambientes en los que la vegetación de porte arbóreo y arbustivo es más escasa. Esta hipótesis podría probarse a través de un análisis de asociación de los individuos de *Mammillaria magnimamma* con especies y/o tamaños de nodrizas particulares. Por supuesto, en este caso el grado de conservación de cada sitio (directamente relacionado

con la abundancia de elementos arbustivos y arbóreos) parece estar teniendo un efecto importante sobre el patrón de distribución.

**ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

## Cóncusiones

1. La densidad de individuos de *Mammillaria magnimamma*, tanto para la zona conservada como para la perturbada, es de alrededor de 600 ind/ha.
2. Los individuos de mayor tamaño (superficie acumulada) se presentan en la zona conservada, mientras que en la zona perturbada se encuentran los de menor superficie acumulada.
3. El patrón de distribución espacial de esta especie, según los tres métodos de análisis, fue agregado; sin embargo la intensidad y la escala de agregación es diferente de acuerdo con los diferentes métodos empleados, además de que varía entre los sitios de estudio.
4. Los individuos de *Mammillaria magnimamma* se presentan en lugares con ambientes relativamente sombreados y con presencia de suelo poco profundos. Sin embargo, las condiciones edáficas y lumínicas no parecen tener un efecto importante sobre sus tasas de crecimiento individual.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alcantara-Egurén, A. y A. Valinte-Banuet. 1997. Factores determinantes en la distribución diferencial entre cactáceas columnares en la cuenca de Zapotitlán Salinas, Puebla México. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes, pag. 22
- Altesor, A., E. Ezcurra y C. Silva. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny four cactus species. *Acta Oec.* 13(6): 777-785.
- Arias-Montes, S. 1993. "Cactáceas: Conservación y Diversidad en México". En: Gío-Argáez, R. y López-Ochotorena, E. (eds), *Diversidad Biológica en México*. Vol. Esp. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 44:109-115.
- Barbour, M.G. 1969. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology* 50: 679-685.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications. USA. 876pp.
- Beker, P. 1983. Effects of insect herbivory and artificial defoliation on survival of *Shorea* seedlings. *Tropical rain forest: Ecology and management*. Blackwell Scientific Publications Oxford, England. 241-252pp.
- Bengtsson, J., Fagerstrom, T. y Rydin, H. 1994. Competition and coexistence in plant communities. *7*:246-250.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1978. *Las Cactáceas de México*. Tomo I (UNAM). México.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las Cactáceas de México*. Tomo III. UNAM, México. 643pp

- Caldwell, M.M. y J.H. Richards. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water up take by deep roots. *Oecologia*. 79:11-5.
- Cano-Santana, Z. 1993. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurancens* y productividad primaria neta área en una comunidad xerofítica. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología. UNAM.
- Carrillo, T.C. 1995. El Pedregal de San Ángel. UNAM. México, D.F. 175pp.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer. Sunderland, Massachusetts, USA. 328 pp.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: Den Boer, P.J. and Gradwell, G.R. (eds). Dynamics of populations. Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations, Osterbeek. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wagening. pp 298-310.
- Crawley, M. J. 1983. Herbivory. The dynamics of animal plant interactions. London, England: Blackwell Scientific Publications.
- Crawley, M. J. 1993. Glim for ecologist. Massachusetts, USA. Blackwell Scientific Publications.
- Davison, D. W. 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*. 58:725-737.
- Díaz-Solis, A., A. Macías-Martínez, J.A. Zavala-Hurtado y F. Vite. 1997. Patrones de distribución y abundancia de las cactáceas de la reserva ecológica "Centro de Ecoguardas" Tlalpan, D.F. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes, 33 pp.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phytocentric overview. En: Dirzo, R. y Sarukhán, J. (eds.)

- Perspectives on plant population ecology. Sinauer Ass Inc. Pub, Sunderland, Massachusetts, U.S.A. pp 144-165.
- Dirzo, R. 1984. Insec-plant interactions: some ecophysiological consequences. En: Medina, E., Mooney, H.A y Vázquez-Yañez, C. (eds.) Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr Junk Publs., The Hague, The Netherlands. pp 209-224.
- Ehleringer, J. R. 1984. Intraspecific competitive effects on water relations, growth and reproduction in *Encelia farinosa*. Oecología. 63:153-158.
- Elkins, N.S., G.V. Sabol, T.J. Ward y W.G. Whitford. 1986. The influence of subterranean termites on the hydrological characteristics of a Chihuahua desert ecosystem. Oecologia. 68:521-528.
- Flower, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17: 89-110
- Franco, A.C. y Nobel, P.S. 1989. Effect of nurse plant on the microhabitat and growth of cacti. J. Ecol. 77: 870-886
- Gaceta UNAM. 1997. Acuerdo por el que se reestructura e incrementa la zona de la reserva ecológica y se declaran las áreas verdes de manejo especial de la ciudad universitaria. UNAM.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de Clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, U.N.A.M.
- Glover, P.E. y M.D. Gwynne. 1962. Light rainfall and plant survival in E. Africa II. Dry grassland vegetation. J. Ecol. 50: 199-206
- Greig-Smit, P. 1952. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. Annals of Botany. London. New serie. 16:293-316.
- Greig-Smith, H. P. 1979. Pattern in vegetation. J. Ecol. 67: 755-779.

- Greig-Smith, H.P. y M.J. Chadwick. 1965. Data on pattern within plant communities. III. *Acacia-Capparis* semi-desert scrub in the Sudan. J. Ecol. 53:465-474.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of tree primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am. Nat. 111:1169-1174.
- Harper, J.E. 1977. Population biology of plants. Academic Press. London, Great Britain. 892pp.
- Hassell, P. M. 1976. The dynamics of competition and predation. Camelot Press Ltd. Southampton, England.
- Hernández, H.M. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de la cactáceas mexicanas amenazadas. Acta Bot. Mex. 26: 33-52.
- Hill, M.O. 1973. The intensity of spatial pattern in plant communities. J.Ecol. 61:225-235.
- Howe, H. F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. Am. Nat 111:817-832.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 201-228.
- Hunt, D. 1992. CITES. Cactaceae check list. Royal Botanic Gardens. Kew, U.K. 190pp.
- Hutchings, M.J. 1978. Standing crop and pattern in pure stands of *Mercurialis perennis* and *Rubus fruticosus* in mixed deciduous woodland. Oikos 31: 3511-357.
- Hutchings, M.J. 1979. Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the 3/2 power law. J. Ecol. 67: 211-34.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Am. Nat. 104:501-528.
- Kershaw, K.A. 1957. The use of cover and frequency in the detection of pattern in plant communities. Ecology. 38: 291-299.

- Kershaw, K.H. 1973. Quantitative and dynamic plant ecology. Second edition. Edward Arnold Ltd. London, U. K.
- King, T.J. y S.R.J. Woodell. 1973. The cause of regular pattern in desert perennials. J. Ecol. 61: 761-765.
- Kitamoro, T. 1972. The spatial pattern in a natural population of *Solidago altissima* L. with particular reference to its change during the short growth. Res. Popul. Ecol. 14: 129-136.
- Krebs, J.C. 1985. Ecología. Estudio de la distribución y abundancia. 2ª Edición. Editorial Harla S.A. México. 753 pp.
- Krebs, J.C. 1989. Ecological methodology. Harper Collins.
- López-Villavicencio. M. Dinámica poblacional de *Mamillaria magnimamma* en la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. Tesis de Maestría. (en preparación).
- Ludwing, A.J. y W.D. Goodall. 1978. A comparison of paired-with blocked-quadrat variance methods for the analysis of spatial pattern. Vegetatio 1:49-59.
- Ludwing, J.A. y J.F. Reynolds. 1988. Statistical ecology. A primer on methods and computing. Wiley. N.Y. 337.
- Martínez, A.J.G., A.H. Suzan y O.C. Salazar. 1993. Aspectos Ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus*. Cact. Suc. Mex. XXXVIII pp 30-38.
- Mauchamp, A., C. Momtaña, J. Lepart y S. Rambal. 1993. Ecotone dependant recruitment of a desert shrub, *Flourensia cernua*, in vegetation stripes. Oikos 68: 107-116.
- Nobel, P.S. 1988. Productivity of desert succulents, En: Arid Lands. Today and Tomorrow. Whitehead, E.E., Hutchinson, C.F., Timmerman, B.N. y Varady, R.G. (eds). Westview/Belhaven Press. pp: 137-148.



- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 25-51.
- Núñez-Farfán, J. S. y R. Dirzo. 1984. Efecto de la defoliación artificial en el crecimiento y sobrevivencia de *Heliocarpus appendiculatus* en la selva de los Tuxtlas, Ver. IX Congreso Mexicano de Botánica. Resúmenes. p 161.
- Odum, P.E. 1985. Fundamentos de ecología. Ed. Interamericana. México, D.F. 422 pp.
- Panti, M. M. 1984. Contribución al conocimiento del Pedregal de San Ángel sobre el problema de su flora y conservación. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Parker, K. C. 1987. Site-related demographic patterns of organ pipe cactus populations in southern Arizona. Bulletin of the Botanical Club 114(2): 149-155.
- Parker, K. C. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in Southern Arizona. Botanical Gazette 149(3): 335-346.
- Phillips, D. L. y J. MacMahon. 1981. Competition and spacing patterns of desert shrubs. J. Ecol. 73: 903-913.
- Pielou, E. C. 1961. Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest-neighbour relationships. J. Ecol. 49: 255-269.
- Pielou, E. 1977. Mathematical ecology. 2ª. ed. John Wiley & Sons. U.S.A. 385pp.
- Pielou, E.C. 1960. A single mechanism to account for regular random and aggregated populations. J. Ecol. 48: 557-584.
- Pielou, E.C. 1962. The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. J. Ecol. 50: 357-367.
- Price . P. W. 1984. Patterns in communities along latitudinal gradients. Pp. 51-69. P.W. Price T.M. Lewinsohn G.W. Fernandez y W.W. Benson (eds). Plant-Animal

- Interaction: Evolutionary. Ecology in tropical and temperature regions. John Willey and sons. New. York.
- Qujas-Fonseca. S. 1998. Análisis demográfico por edades de *Mamillaria magnimamma* en el Pedregal de San Ángel, México, D.F. Tesis de Licenciatura. (en preparación).
- Richards, J. 1989. Primulas of the British Isles. C.I. Thomas and Sons Ltd. Aylesbury, U.K.
- Ruedas, M. M. 1999. Ecofisiología de la germinación y crecimiento de *Mamillaria magnimamma*. Tesis de Licenciatura. UNAM.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. 432pp.
- Schlesinger, W. H. y D. Gill. 1978. Demographic studies of the chaparral shrub *Ceanothus megacarpus*, in the Santa Ynes Mountains, California. Ecology 49: 1256-1263.
- Steenberg, W. F. C.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.
- Thompson, J. N. y M. Willson, 1978. Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. Science. 200: 1161-1163.
- Turner, R.M., S.N. Alcorn, G. Olin y J.O. Bouth. 1996. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. Botanical Gazette. 127:95-102.
- Valiente-Banuet A. y 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, México. J. Ecol. 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A. y E. de Luna. 1994. Una lista florística para la reserva del Pedregal de San Ángel. En: Reserva ecológica "El pedregal de San Ángel" Ecología historia natural y manejo. Rojo, A. (compilador). UNAM. México.

- Valiente-Banuet, A., F. Vite y J.A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisiana*. J. Veg. Sci. 2: 11-14.
- Vazquez-Yañez, C. y A. Orozco-Segovia. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. *Ciencias*. 35: 191-201.
- Woodward, F. I. 1987. Climate and plant distribution. Cambridge. University. Press.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey, U.S.A. 718pp.