



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS
PROFESIONALES
IZTACALA

DETERMINACIÓN DEL VIGOR Y EL ESTADO
REPRODUCTIVO DE *Stenocereus stellatus*
(Cactaceae) A LO LARGO DE UNA
CRONOSECUENCIA EDÁFICA EN UN ABANICO
ALUVIAL EN COXCATLÁN, VALLE DE
TEHUACÁN

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

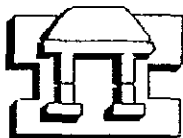
P R E S E N T A

JAVIER MEDINA SÁNCHEZ

278924

Director: Dr. ALFONSO VALIENTE BANUET

2000



IZTACALA



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.

AGRADECIMIENTOS

Al hacer una retrospectiva de lo que fue el proceso de tesis, me di cuenta de la importancia de las contribuciones de quienes ayudaron a que este trabajo tomara su forma actual y no otra peor. A ellos y ellas les expreso mi gratitud

En primer lugar, al Dr. Vali por aceptarme como parte de su equipo, apórtar las ideas directrices de la investigación, por sus enseñanzas en campo y el apoyo que, como amigo y tutor, me ha brindado.

Del mismo modo, merecen mención mis sinodales Antonia Trujillo, Julio Lemos, Daniel Muñoz y Francisco López "Panchito" por sus valiosos comentarios y sus también valiosas firmas

No puedo pasar por alto a mis compañeros del laboratorio de Ecología de Comunidades: Leticia Ríos, Amelia Cornejo, Luguí Sortibrán, Tamara Osorno, Olga García, Norma Fernández, Carlos Silva, Ariel Alcántara, Rodolfo Reséndiz, Alberto Rojas, Pablo Ortega, al Dr. Hector Godínez "El Chano", Adolfo Vital y Noé Flores. A estos ilustres personajes debo nutridas discusiones sobre el trabajo, auxilio con el software y muy divertidas sobremesas en el laboratorio.

A los señores Bernardo y Marcelino quienes, como representantes de la comunidad de San Rafael, tan amablemente nos permitieron trabajar en sus tierras.

De manera especial, mi mayor reconocimiento a mi familia. Mis papás Abel y Leonor, mis tíos Trini, Arturo, Benja, mis tías Teté y Mary, así como a mis primos Ana, León y Marquito, quienes como uno solo me dan todo su apoyo. A ustedes mil gracias

Este trabajo fue posible gracias al financiamiento de la DGAPA, proyecto IN 207798 y a la beca que me otorgó la Coordinación de Programas Académicos UNAM, a través de PROBETEL.

ÍNDICE

I - Resumen	1
II.- Introducción	2
III - Objetivos	7
IV - Método	7
1.- Zona de estudio	8
2.- Caracterización edáfica	11
3 - Comportamiento hidrico	13
4.- Germinación	14
5.- Vigor de <i>Stenocereus stellatus</i>	15
6.- Estructura por tallas	16
V - Resultados	17
1.- Caracterización edáfica	17
2 - Comportamiento hidrico	27
3 - Germinación	30
4.- Vigor de <i>Stenocereus stellatus</i>	30
5 - Estructura por tallas	33
VI.- Discusión	37
VII – Literatura	44

RESUMEN

Las zonas áridas son sistemas donde la membresía de las especies y la dinámica de la vegetación están fuertemente influenciadas por la evolución de los suelos. En el presente trabajo se evaluó la respuesta en el vigor de *Stenocereus stellatus* a nivel vegetativo, reproductivo y demográfico, bajo las diferentes condiciones de sustrato de los cuatro suelos de una cronosecuencia edáfica en el Valle de Tehuacán. La hipótesis central fue que los suelos de menor desarrollo de perfil representan ambientes más húmedos, con mejores condiciones para el desarrollo de estas plantas. Para poner a prueba lo anterior, se caracterizaron los suelos a partir de sus principales atributos físicos y de nutrimentos. Además, se evaluó experimentalmente la capacidad de retención de humedad de los suelos. Por otro lado, se estimó el vigor vegetativo de la especie por medio de un índice de vigor que considera la talla de la planta, la longitud de sus tallos y su diámetro basal. Otro parámetro estimado, fue la producción de frutos. Se realizaron pruebas de germinación bajo diferentes condiciones de depredación. Finalmente se describió la estructura demográfica de cada grupo de la población por unidad de suelo. Los suelos son apreciablemente diferentes en términos físicos. Los suelos de las dos superficies de mayor tiempo de estabilidad (I y II) son poco profundos, limitados por horizontes petrocálcicos, con mayor grado de estructura y acumulación de arcillas y carbonatos. Los dos suelos correspondientes a las superficies más recientes (III y IV) son profundos, con poca alteración pedogénica y dominados por texturas arenosas. Las pruebas de retención de humedad indican que los suelos III y IV captan mayor humedad y la retienen durante periodos más prolongados. El vigor de *S. stellatus* es mayor en suelos más recientes, caracterizados por individuos más altos, con mayor biomasa de tallos y diámetros basales menores. El peso y el número de frutos producidos por individuo no presentaron variaciones; no así la proporción de individuos que producen frutos, siendo mayor en suelos más recientes. La germinación fue en general baja tanto en laboratorio como en campo. En este último caso, en los suelos de las superficies I y II, se presentaron los menores valores de germinación. La densidad de individuos por unidad de área decrece con el grado de desarrollo del suelo; a la vez que no existe un patrón claro de distribución por tallas que sea interpretable en términos de edad. No se observaron establecimientos de plántulas por semilla en ningún caso. A partir de lo anterior, se confirma que la evolución de los suelos determina que el establecimiento y desarrollo de *S. stellatus* sea diferente, mediado principalmente por las condiciones de humedad imperantes en cada suelo.

INTRODUCCIÓN

Los paisajes desérticos a menudo están constituidos por mosaicos de vegetación delimitados por los suelos (McAuliffe, 1994; Valiente-Banuet *et al.*, 1995). La variación edáfica puede ser producto de la litología marcada por la presencia de rocas diferentes (Rzedowski, 1961; 1978; Parker, 1991), los cambios del sustrato a lo largo de gradientes de altitud (Barbour y Díaz, 1973; Pérez, 1987, Bowers, 1988; Parker, 1988a; Hegazy *et al.*, 1998; Alcántara-Eguren *et al.*, en prep.), pendiente y orientación de ladera (Yeaton y Cody, 1979; Parker, 1991; Alcántara-Eguren *et al.*, en prep.); o incluso bajo una misma condición litológica, los ambientes aluviales muestran una clara distribución diferencial de especies dependiendo del grado de desarrollo de los suelos (McAuliffe, 1991; 1994; Valiente-Banuet *et al.*, 1995; Bowers *et al.*, 1997). Todos estos estudios y otros han hipotetizado que la capacidad de retención hídrica de los suelos es la que determina, en última instancia, el arreglo espacial de las comunidades vegetales, una alta diversidad beta (Richard, 1975; Forman y Godron, 1981); así como los procesos dinámicos asociados a la evolución de los suelos y la dinámica de la vegetación en largos periodos de tiempo (Parker, 1995; McAuliffe, 1991, 1994; Moustafa y Klopatek, 1995; Moustafa y Zayed, 1996; Bowers *et al.*, 1997; Monier, 1998).

En sistemas aluviales, la discontinuidad lateral en las propiedades del suelo tiene su origen en la agradación y formación de superficies geomórficas, que dan lugar a mosaicos de suelo (Daniels *et al.*, 1971; Birkeland, 1984). Especialmente comunes en zonas áridas, los procesos de erosión y depositación generan unidades naturales con una considerable variación estructural al interior (Daniels *et al.*, 1971). Los abanicos aluviales son un ejemplo de estas unidades ampliamente estudiados en sistemas desérticos, integrando morfogénesis, desarrollo edáfico y vegetación (Phillips y McMahon, 1978; Key *et al.*, 1984).

Los abanicos aluviales se desarrollan por eventos del tipo "Debris flow" y "Streamflow". En el primer caso, episodios inusuales de lluvias de extraordinaria intensidad y abundancia arrastran sedimentos de una amplitud de tamaños provenientes de laderas pronunciadas. El material se desplaza a favor de la

pendiente hasta depositarse en el frente de montaña; adoptando una forma de abanico, cóncavo o recto en su perfil radial y convexo en su sección transversal. En el segundo tipo, el movimiento de masa sigue los canales marcados por los cauces, depositando su carga en forma de barras en los márgenes o el centro del cauce. Finalmente, la conformación tridimensional del abanico está determinada por el gradiente de sedimentación a lo largo de la pendiente. Los fragmentos de mayor peso se depositan cercanos al ápice; mientras que los más finos son llevados hasta las partes más bajas del abanico (Committee on Alluvial Fan Flooding, 1996).

A esta sedimentación diferencial corresponde directamente un gradiente textural de los suelos, al que se han relacionado cambios en la composición de las comunidades vegetales sobre estas geoformas (Phillips y McMahon, 1978; Key *et al.*, 1984), originando zonas definidas de suelo-vegetación (Stein y Ludwig, 1979; Wierenga *et al.*, 1987). En este modelo, la textura, la salinidad y la acumulación de carbonatos de calcio, se consideran determinantes en el control hídrico del suelo (Key *et al.*, 1984). La aridez se acentúa por el incremento en el contenido de partículas finas (Noy-Meir, 1973). La mayor atracción capilar de las arcillas reduce la infiltración de agua, promueve su pérdida por evaporación y escurrimiento superficial; además de retener agua a potenciales hídricos más bajos (Noy-Meir, 1973). La combinación de acumulación de arcillas y sales en las partes bajas del abanico imponen restricciones de humedad, inmovilización de nutrientes y lenta movilidad de oxígeno (Key *et al.*, 1984; Bowers y Lowe, 1986). Estas condiciones se invierten conforme se asciende en la pendiente; caracterizándose las partes altas como ambientes menos estresantes (Key *et al.*, 1984; Bowers y Lowe, 1986).

Las respuestas de las plantas a este gradiente ambiental incluyen el recambio de especies a lo largo de la pendiente, un incremento en la cobertura vegetal, riqueza de especies, diversidad y número de formas de vida a mayores alturas en el aluvión (Barbour y Díaz, 1973; Key *et al.*, 1984). El menor estrés fisiológico y las interacciones de facilitación aquí contrastan con las de las partes bajas, dominadas por especies tolerantes (Bowers y Lowe, 1986).

En contraste a este enfoque unidireccional de gradiente ambiental respecto a la textura a lo largo del abanico, los estudios sobre la historia geomórfica y la evolución

edáfica han mostrado que comunmente los abanicos aluviales son sistemas tridimensionales complejos (Blair y McPherson, 1992), cuya génesis involucra eventos deposicionales suficientemente apartados en el tiempo para originar superficies discretas, con suelos adyacentes en diferente grado de desarrollo, denominados cronosecuencias edáficas (Birkeland, 1990). Entre estos suelos, las diferencias más conspicuas como la acumulación de sales, arcillas y carbonatos en suelos maduros, son resultado de procesos dependientes del tiempo y el clima (Yaalon, 1983); y no por simple sedimentación en gradiente. Como consecuencia, en suelos con mayor desarrollo del perfil, a las restricciones hídricas por la alta concentración de arcillas (Noy-Meir, 1973) y carbonatos de calcio (Hennesy *et al.*, 1983), se suman las limitaciones mecánicas y de volumen de suelo determinado por la presencia de caliche superficial (Gile *et al.*, 1998).

En un contexto histórico estas secuencias de suelos en abanicos aluviales, que difieren solo en tiempo de formación, han experimentado un desarrollo acompañado de una sucesión direccional de la vegetación, en periodos de cientos a miles de años (McAuliffe, 1994; Bowers *et al.*, 1997). La vegetación más densa y en general más diversa se presenta en suelos jóvenes; mientras que las asociaciones de plantas adaptadas a una aridez acentuada dominan los suelos más evolucionados (McAuliffe, 1991; 1994; Parker, 1995; Valiente-Banuet *et al.*, 1995; Fernández, 1999).

Además de este recambio de especies, se han documentado diferencias en los patrones demográficos de arbustos y cactus columnares. En suelos recientes, profundos y de texturas gruesas, el reclutamiento es más frecuente y la densidad de individuos es mayor (McAuliffe, 1991; 1994; Valiente-Banuet *et al.*, 1995; Silva, 1996); mientras que en suelos de texturas finas y horizontes petrocálcicos, las poblaciones tienden a decrecer debido a la baja germinación, menor sobrevivencia de plántulas (Silva, 1996) y al incremento en mortalidad *per capita* (McAuliffe, 1991; Silva, 1996).

A nivel fisiológico, las semillas del cactus columnar *Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britton & Rose, alcanzan los umbrales de germinación con mayor frecuencia en suelos poco desarrollados (Silva, 1996). Especies de árboles y arbustos, con diferentes estrategias de almacenamiento y uso de agua, experimentan mayor estrés

hídrico en suelos que presentan acumulación de arcillas y carbonatos (Smith *et al.*, 1995; Silva, *et al.*, en prep). Aunque McAuliffe (1994) y Silva (1996) sugieren que *Larrea tridentata* y *P. pringlei* tienen en apariencia un crecimiento menos saludable en suelos desarrollados con horizontes argílicos y petrocálcicos, estos aspectos aún no han sido evaluados.

Bajo este esquema, las variaciones de vegetación, demografía y fisiología, indican que las especies de plantas estudiadas, encuentran mejores condiciones de hábitat en superficies con suelos poco evolucionados. La dinámica pedogenética determina que en las superficies geomórficas con mayores tiempos de estabilidad, los suelos han evolucionado hacia condiciones más xéricas, dadas por la acumulación de arcillas y carbonatos de calcio, un incremento en la estructura y en la consistencia (McAuliffe, 1991, 1994; Parker, 1995; Valiente-Banuet, *et al.*, 1995; Silva, 1996). Si bien la presencia de algunos nutrimentos puede variar entre los suelos de una cronosecuencia (Parker, 1995), la profundidad, textura y contenido de carbonatos se asumen como las principales variables controladoras de la disponibilidad de agua en el suelo, aún bajo criterios cualitativos (McAuliffe, 1991). Cabe señalar que la cantidad de agua que ingresa a los suelos y su retención en potenciales hídricos a través del tiempo, no han sido evaluados comparativamente entre suelos a lo largo de cronosecuencias edáficas.

Observaciones preliminares indican que la distribución diferencial de especies depende de las propiedades edáficas y de los límites de tolerancia de las especies; pero a su vez es de fundamental importancia la capacidad de resistencia de las especies al estrés hídrico por medio de la capacidad de rebrotamiento. Así mismo se ha observado que las especies de amplia distribución en suelos de diferentes grados de desarrollo tienen capacidad de rebrotamiento y propagación vegetativa; por lo que es posible que aun cuando estas especies estén sujetas a diferentes grados de estrés, su distribución en distintas condiciones esté explicada por su capacidad de reproducción asexual

En la presente investigación se analiza el efecto de los suelos de una cronosecuencia edáfica sobre el desarrollo, reproducción y demografía de la cactácea columnar *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono. Esta cronosecuencia

en el abanico aluvial de la barranca Múchil se compone de cuatro superficies geomórficas; cada una con una asociación vegetal característica (Fernández, 1999). Destaca el hecho que de las siete especies de cactáceas columnares presentes en el abanico, *S. stellatus* es la única que se distribuye regularmente en las cuatro superficies. A diferencia de las otras especies, *S. stellatus* posee yemas epiradiculares que le brindan la capacidad de rebrotamiento. Así mismo, es capaz de propagarse vegetativamente a partir de yemas encontradas en los tallos y quizás por esta razón se encuentra presente en todas las superficies geomórficas.

En primera instancia, se trabajó bajo la hipótesis que la retención de humedad de los suelos es diferente y depende del grado de desarrollo del suelo; y por lo tanto éste es un factor crítico que implica que las cuatro superficies geomórficas sean microambientes contrastantes. A fin de discriminar el efecto de los componentes edáficos, se evaluaron las principales propiedades físicas, químicas y la condición de humedad de los cuatro suelos.

En segundo lugar, se pone a prueba la hipótesis que el vigor vegetativo y reproductivo de *S. stellatus* varía entre las superficies deposicionales del abanico; siendo mayor el vigor en los suelos más jóvenes y que por lo tanto su presencia en los suelos más desarrollados estaría en función de su capacidad de rebrotamiento. Respecto al vigor vegetativo, se analiza si a suelos recientes corresponden plantas más vigorosas, a partir de la relación alométrica entre la altura de sus tallos y su diámetro basal. El crecimiento de esta cactácea columnar es basitónico, con tallas máximas de cuatro metros (Bravo, 1978). Por ello, aumenta sus dimensiones verticalmente por la elongación de sus tallos y horizontalmente por el desarrollo continuo de nuevos tallos desde la base. Observaciones en campo muestran que este patrón de crecimiento es afectado frecuentemente por la pérdida de ramas. Como resultado, plantas con poca biomasa de tallos y diámetros basales grandes tienen un aspecto menos robusto que organismos con mayor longitud de tallos y diámetros basales pequeños.

A partir de lo anterior, se estudia la asociación entre el vigor vegetativo y el tipo de suelo. Adicionalmente se investiga si el potencial reproductivo y la germinación son mayores en suelos de las superficies más recientes. Finalmente, la densidad de

individuos por unidad de área y la estructura demográfica de la especie, se evalúan en las cuatro unidades de suelo

OBJETIVOS

General

Evaluar las diferencias físicas, químicas y de humedad de los suelos de las cuatro superficies de la cronosecuencia de un abanico aluvial en Coxcatlán, y su relación con el crecimiento y reproducción de *Stenocereus stellatus*.

Particulares

- Obtener una descripción de los atributos físicos y químicos más importantes de los suelos del sistema.
- Conocer la condición hídrica de los cuatro suelos de la cronosecuencia.
- Poner a prueba si el vigor vegetativo de *S. stellatus* es diferente en cada unidad de suelo.
- Evaluar el potencial reproductivo de *S. stellatus* para cada unidad de suelo.
- Conocer la respuesta en la germinación de *S. stellatus* a lo largo de la cronosecuencia.
- Conocer la estructura demográfica de la especie en cada superficie aluvial; especialmente el reclutamiento.

individuos por unidad de área y la estructura demográfica de la especie, se evalúan en las cuatro unidades de suelo.

OBJETIVOS

General

Evaluar las diferencias físicas, químicas y de humedad de los suelos de las cuatro superficies de la cronosecuencia de un abanico aluvial en Coxcatlán, y su relación con el crecimiento y reproducción de *Stenocereus stellatus*.

Particulares

- Obtener una descripción de los atributos físicos y químicos más importantes de los suelos del sistema
- Conocer la condición hídrica de los cuatro suelos de la cronosecuencia
- Poner a prueba si el vigor vegetativo de *S. stellatus* es diferente en cada unidad de suelo.
- Evaluar el potencial reproductivo de *S. stellatus* para cada unidad de suelo.
- Conocer la respuesta en la germinación de *S. stellatus* a lo largo de la cronosecuencia.
- Conocer la estructura demográfica de la especie en cada superficie aluvial; especialmente el reclutamiento.

MÉTODO

Zona de estudio

Situado en el centro-sur de México, el Valle de Tehuacán se caracteriza por una variedad de geoformas y suelos, cuya relación con sus múltiples mosaicos de vegetación ha sido poco estudiada (Aguilera, 1970, García, 1991, Osorio *et al.*, 1996; Fernández, 1999). El abanico aluvial forma parte de la sierra Mazateca, situada en la porción sudeste del Valle de Tehuacán (18° 12' y 18° 14' N; 97° 07' y 97° 09' O), en San Rafael, municipio de Coxcatlán, Puebla, dentro de la reserva de la biosfera de Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 1) El clima es $Bs_1(h')w''(w)eg$ (Fernández, 1999) y corresponde a seco o árido cálido con lluvias en verano y temperatura media de 24.78° (García, 1981) Valiente (1991) calcula una precipitación total anual de 394.6 mm para la zona; cercana a los 386.57 mm registrados de 1988 a 1998 en la estación climática Tilapa, situada 3.25 km al sur de la zona de estudio. En 1998 los 763.7 mm de precipitación casi duplicaron el promedio anual, concentrándose en los meses de junio a noviembre (Fig. 2).

El abanico situado al pie de la barranca Muchil, tiene aproximadamente 2.2 km de ancho base y 3 km de longitud desde el ápice, a una altitud de 1205 msnm, hasta su base, a 900 msnm. El fallamiento principal, al noroeste del abanico, posteriores fallas de compensación y varios hundimientos de tierra dieron a la geoforma una pendiente en sentido este-oeste de 10.16%. (Fernández, 1999). El basamento sobre el que descansa el abanico es de evaporitas de yeso; a la vez que el material dominante en el aluvión es metamórfico, específicamente esquistos micáceos y gneis acompañados de serpentinas.

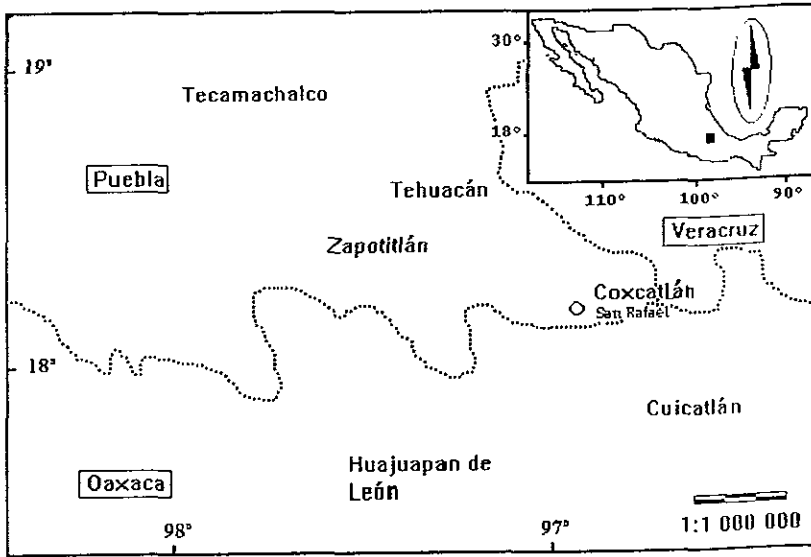


Figura 1. Ubicación geográfica del abanico aluvial en estudio

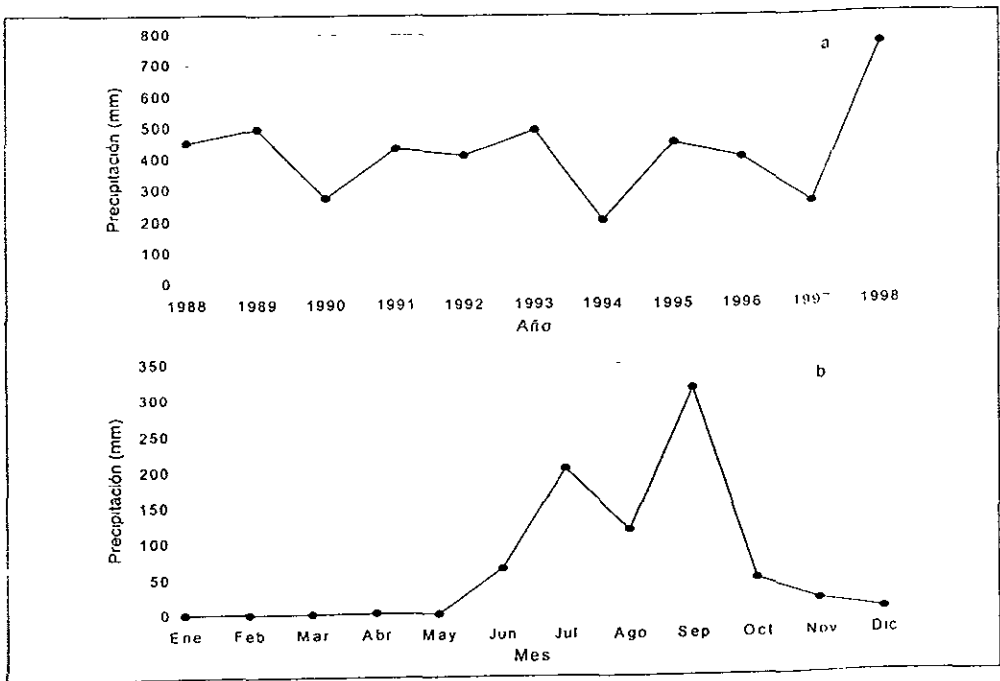


Figura 2. Patrón de precipitación de los últimos 11 años(a) y distribución de la lluvia durante 1998 (b)

Las cuatro superficies deposicionales forman, a una altitud media en el abanico un escalonamiento a lo ancho de éste en sentido de la pendiente (Fig. 3). La primera superficie formada (I) corresponde al piso de mayor altitud y está bordeado por el río estacionario que limita el abanico al noroeste y una falla a la que sigue la superficie II al sureste. En esta misma dirección se pasa al escalón que corresponde a la tercera superficie aluvial en posición y edad de formación (III). La unión entre ésta y la superficie más reciente (IV) está marcada por una pendiente suave de cuatro metros de largo (Fernández, 1999).

La vegetación es un bosque tropical caducifolio. Según la descripción de Fernández (1999), las 57 especies de angiospermas se distribuyen heterogeneamente en el abanico. En la superficie I se establece un Fouquierial de *Fouquieria formosa* Kunt complementado por la presencia de *Bursera aptera* Ramírez, *Ceiba parvifolia* Rose, *Manihotoides pauciflora* (Brandegee) Rogers & Appan, y *Mimosa polyantha* Benth.; como las de mayor índice de dominancia y otras

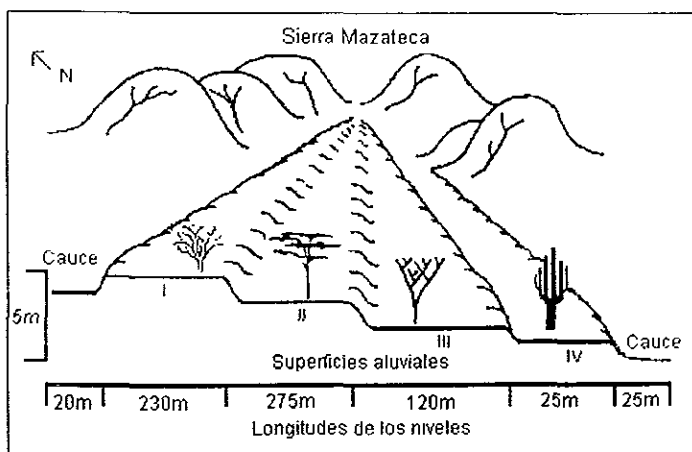


Figura 3. Representación esquemática del abanico a una altitud media a partir de la fuente del aluvión. Los números romanos corresponden al orden de formación de las superficies.

22 especies más. Sobre la superficie II crece un Cuajitotal dominado por *Bursera morelensis* Ramírez; acompañada por *Bursera aptera* Ramírez, *Fouquieria formosa* Kunt, *Mimosa polyantha* Benth. y *Mimosa luisana* Brandegee. Un total de 33 especies

en esta unidad respecto a la anterior, hacen evidente el patrón de diversidad, inverso a la secuencia de formación de las superficies. En el Chiotillal de la superficie III, *Escontria chiotilla* (F. A. C. Weber) Rose tiene el índice de dominancia más alto; seguido de *Cercidium praecox* (Ruiz y Pavón) Harms, *Mimosa polyantha* Benth. y *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono y 30 especies más. El suelo de superficie IV, con un total de 40 especies, sustenta un cardonal de *Pachycereus weberi* (Coulter) Buxb. Aquí, las especies codominantes de esta columna son *Sena wislizenii* (A. Gray) Irwin & Barneby, *Mimosa polyantha* Benth., *Ceiba parvifolia* Rose, *Coursetia caribaea* (Jacq.) Lavin var. *caribaea* y *Echinopterys eglandulosa* (Adr. Juss.) Small. (nomenclatura siguiendo a Dávila *et al.*, 1993).

La familia Cactaceae está representada por los géneros *Coryphanta*, *Ferocactus*, *Mammillaria* y *Opuntia*. Dada la ubicación dentro de la región de mayor concentración de cactus columnares (Valiente-Banuet *et al.*, 1996), el número de especies de este grupo es particularmente alto en el abanico: *Escontria chiotilla*, (F. A. C. Weber) Rose, *Myrtillocactus geometrizans* (C. Martius) Console var. *gandiaerolatus*, *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg, *Pachycereus holianus* (F. A. C. Weber) F. Buxb., *Pachycereus weberi* (Coulter) Buxb., *Stenocereus pruinosus* (Otto) F. Buxb. y *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono. Esta última es una especie ampliamente distribuida en el Valle de Tehuacán (Meyrán, 1970), que incluye poblaciones silvestres y manejadas por lo apreciado de sus frutos (Casas *et al.*, 1997; 1999a).

Caracterización edáfica

Descripción de perfiles

Se realizó la descripción de un perfil edáfico por cada superficie aluvial. Los sitios para los perfiles se ubicaron aleatoriamente (Crepin y Johnson, 1993) y se cavaron según el diagrama de Porta *et al.* (1994); excepto el correspondiente al suelo más reciente (IV): el cual se describió a partir de un corte del escurrimiento que marca el límite sur. El perfil descrito en la superficie I se corroboró en el corte al límite norte del abanico. Las muestras tomadas de cada horizonte se secaron y tamizaron a través de una malla de 2 mm para los análisis químicos y de textura. La descripción de los horizontes se realizó usando la nomenclatura ABC del Soil Survey Staff (1975). Las

unidades taxonómicas se asignaron según el criterio de la FAO/UNESCO (FAO/UNESCO, 1994).

Propiedades físicas

El color del suelo fue determinado por comparación con las tablas de Munsell. Las pruebas de textura de la fracción fina se hicieron por el método del hidrómetro de Bouyoucos (1962). La estructura del suelo, consistencia, adhesividad y plasticidad se evaluaron según Cuanaló (1990)

Propiedades químicas

Las siguientes técnicas se detallan en Mendoza *et al.* (1995). Los resultados de estos análisis se expresan como el promedio de tres repeticiones. El pH se midió con un potenciómetro Orion 420A a partir de una dispersión de suelo en agua destilada. Los métodos del versenato de Schollenberg y Simon para capacidad de intercambio catiónico total (CICT) y Cheng y Bray para calcio (Ca) y magnesio (Mg) intercambiables fueron empleados. La determinación de materia orgánica (MO) por oxidación con ácido crómico y ácido sulfúrico siguió a Walkley y Black. Para medir nitrógeno total (N), se usó la modificación de Bremner a la técnica micro-kjeldahl. Dado que las muestras contienen carbonatos, se eligió la técnica de Olsen en la estimación de fósforo (P) por colorimetría, empleando un colorímetro Spectronic 21 (Milton Roy Co.). El sodio (Na) y potasio (K) se determinaron con un espectrofotómetro de flama (Control S Environment). La cantidad de carbonatos se calculó a partir del volumen de agua desplazado en la digestión de muestras con ácido clorhídrico 6% (Horton y Newsom). Para determinar carbonatos en los horizontes petrocálcicos la digestión se realizó a partir de un pulverizado de la matriz de éstos. La morfología de los horizontes petrocálcicos se evaluó según Gile *et al.* (1966)

Comportamiento hídrico en suelo

Retención de humedad en suelo.

A fin de conocer la capacidad de retención de humedad de los suelos de las cuatro superficies, se determinaron los potenciales hídricos (Ψ^{suelo}) en campo con el uso de sensores termopar (Wescor PST-55-30-SF), leídos con un microvoltímetro (Wescor HR33T) en el modo punto de rocío. Este método se eligió por su una alta precisión en condiciones *in situ* (Fontey *et al.*, 1987). Se midieron los potenciales hídricos a 5 cm de profundidad, 12 horas después de una lluvia natural medida con un pluviómetro.

Experimentalmente, se determinó la pérdida de humedad en suelo después de una lluvia simulada de 8 mm. En cada unidad experimental se colocaron sensores a profundidades de 5 y 15 cm, enterrados horizontalmente 20 cm en la pared vertical para minimizar el efecto de las variaciones diurnas de temperatura (Merrill y Rawlins, 1972). Una área de 0.25 m² en la superficie del suelo alrededor de los sensores se hidrató con 2000 ml de agua, simulando una lluvia de 8 mm. Esta superficie se delimitó con láminas de acero de 50 cm de largo y 30 cm de alto; con su parte más larga enterrada 15 cm en el suelo, a fin de evitar la pérdida por escurrimiento del agua adicionada. Por la parte exterior de las láminas se distribuyeron 500 ml de agua para reducir el movimiento lateral de agua. Cuatro repeticiones de este diseño se instalaron aleatoriamente en cada superficie aluvial. La primera lectura se tomó después de 24 horas. A partir de ese tiempo, a intervalos de 12 horas, se tomó la lectura de cada sensor. Los valores en microvolts (μV) de cinco días de lecturas se transformaron en megapascales (MPa) para trazar las curvas de pérdida de humedad. Las curvas se sometieron a un análisis de pendientes y elevaciones a partir de una regresión lineal (Zar, 1984).

Tasa de infiltración.

La velocidad de infiltración superficial se determinó experimentalmente. Se colocaron cilindros de PVC de 16 cm de diámetro y 10 cm de altura, enterrados 2 cm en el suelo; procurando alterar lo menos posible la estructura del suelo y dejando

intactas la pedregosidad y materia orgánica. Por la parte exterior del cilindro se adicionaron 500 ml de agua. La percolación de un volumen de 1000 ml de agua agregados en el interior del cilindro fue cronometrada. Los promedios de tres repeticiones por superficie aluvial se transformaron en mililitros de agua infiltrada por segundo y analizados mediante una prueba de ANOVA de una vía (Zar, 1984) La hipótesis nula consideró la misma tasa de infiltración en los cuatro suelos.

Germinación

Para este experimento se obtuvieron frutos maduros tomados aleatoriamente de entre los producidos por esta población de *S. stellatus* a mediados de agosto de 1998. Los frutos se lavaron y secaron a temperatura ambiente para eliminar la pulpa. Las semillas se almacenaron en bolsas de papel y se mantuvieron en obscuridad y a temperatura ambiente. La viabilidad de las semillas se evaluó en laboratorio a temperatura ambiente y humedad a saturación. Cuatro lotes de 100 semillas se colocaron sobre papel filtro húmedo en cajas de petri. Se registró la germinación acumulada. En condiciones de campo, los experimentos se montaron a principios de septiembre de 1998, directamente debajo de *M. luisana*, por su importancia como nodriza de cactáceas en este valle (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

En el primer tratamiento se colocó una cuadrícula de malla de alambre de 5 cm por lado, fijada con clavos directamente sobre el suelo; eliminando cualquier otra semilla presente y respetando pedregosidad y materia orgánica. En cada una de las 100 aberturas de 0.25 cm² de la malla se colocó una semilla de *S. stellatus* tomada al azar sin pretratamiento; dejándolas expuestas al clima y depredadores. En el segundo tratamiento, al modelo descrito se sumó una protección con una jaula metálica; alrededor de la cual se aplicó pasta pegajosa tangle foot (Tangle Foot Co.), aislando las semillas de depredadores vertebrados e invertebrados. Cada tratamiento involucró 4 repeticiones. Los porcentajes de germinación se sometieron a una transformación arcoseno para ajustarlos a una distribución normal y analizarlos por medio de una Anova en SAS (SAS, 1998)

Vigor de *Stenocereus stellatus*

Vigor vegetativo

La relación entre el diámetro basal y la longitud de los tallos se usó para estimar el vigor a partir del siguiente índice:

$$I = \sum_{i=1}^n h / \varnothing$$

donde: I = índice de vigor, h = altura de cada ramificación y \varnothing = diámetro basal máximo de la planta. Plantas con mayor biomasa de tallos respecto al diámetro basal, se consideraron más vigorosas (Fig.4).

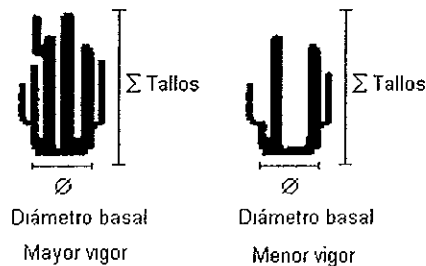


Figura 4. Dimensiones comparativas de *S. stellatus* usadas para estimar el vigor vegetativo.

Las mediciones de longitud de los tallos y el diámetro basal se tomaron de los organismos presentes en 2 transectos de 1000 m² cuadrados para las superficies aluviales II, III y IV, y 3 transectos de 1000 m² para la I. Para determinar las diferencias de vigor entre los grupos de *S. stellatus* correspondientes a cada unidad de suelo, se graficó el vigor de cada individuo respecto a su talla máxima y se obtuvo la regresión lineal para cada subpoblación en JMP 3 1 (JMP, 1997) Estas rectas se sometieron a una comparación de pendientes y elevaciones para detectar diferencias (Zar, 1984).

Vigor reproductivo

Para medir el vigor en la reproducción, se contaron los individuos con frutos en dos transectos de 10 x 100 metros por superficie durante la temporada de fructificación de 1998. Este evento fenológico se registró el 26 de julio, 18 de agosto y 23 de septiembre de 1998, por la amplitud temporal de la fructificación de esta especie (Pimenta-Barrios y Nobel, 1994). Se contó el número promedio de frutos producidos por 15 individuos por superficie para cada categoría de tamaño propuesta en la estructura por tallas. A nivel interpoblacional, las diferencias en peso de los frutos se han relacionado con las condiciones ambientales particulares de las regiones donde esta especie se distribuye (Casas *et al.*, 1997). El peso promedio de 15 frutos de diferentes individuos por superficie se evaluó por medio de un análisis de varianza de una vía (Zar, 1984).

Estructura por tallas

Los datos de talla de los organismos censados en las cuatro superficies se usaron para conocer la distribución por tamaños y las densidades por hectárea. Las distribuciones se analizaron mediante una prueba de X^2 en JMP 3.1 (JMP, 1997)

RESULTADOS

Caracterización edáfica

Descripción de perfiles

El abanico aluvial se compone de cuatro superficies con marcadas diferencias edáficas. Todos los suelos son porosos, no compactos y de alta pedregosidad. El grado de diferenciación determina que los suelos se ubiquen como diferentes entidades taxonómicas. Las superficies I y II comparten características adquiridas por una mayor dinámica pedogénica. Por otro lado, ambas superficies recientes III y IV muestran menor alteración respecto al material aluvial que les dió origen.

El perfil de la superficie I corresponde a un Feozem hápico (PHh) (FAO/UNESCO, 1994) de cuatro horizontes (Cuadro 1). Este suelo muestra el estado de pedogénesis más avanzado de la cronosecuencia. Exhibe los colores más oscuros, mayor desarrollo de estructura de sus agregados y la proporción más alta de partículas de grano fino (Fig. 5a,b). Aunque la textura del perfil está dominada por arenas, hay un aumento abrupto en el contenido de arcillas a 10 cm (Cuadro 1, Fig 5a). A partir de esa profundidad, la fracción de limos y arcillas superan el 40 %. Por morfología de la acumulación de carbonatos (Gile *et al.*, 1966) en el horizonte AC algunos clastos están recubiertos de delgadas películas discontinuas de carbonatos. El horizonte C presenta la mayor parte de su pedregosidad recubierta de carbonatos; formando incluso continuos entre algunos fragmentos (Fase III). En el horizonte petrocálcico se define una fase de acumulación IV (Gile *et al.*, 1966), por la inclusión de clastos en una matriz compuesta por un 78.52 % (DS=2.11; N=3) de carbonatos y una laminación en la parte superior de este estrato. La consistencia de sus agregados es ligeramente dura en seco y friable en húmedo. Su fracción fina es ligeramente adhesiva y plástica. La mayor concentración de raíces se encuentra dentro de los primeros dos horizontes.

En la superficie II hay un Leptosol molico (LPm) (FAO/UNESCO, 1994) de 19 cm de espesor (Cuadro 2). El color en los horizontes es un poco más claro que el del suelo de la superficie I. Sus agregados son estables, con una morfología similar a los

del suelo I. El cambio hacia una textura más fina en el perfil se observa a los 10 cm (Cuadro 2, Fig. 5a). La proporción de granos finos es apenas menor que en el suelo precedente (Fig. 5b) El contenido de carbonatos en el horizonte A es medio, sin evidencia morfológica de su acumulación (Cuadro 2). Sin embargo, en el horizonte AC se presenta una acumulación de carbonatos, cubriendo algunos clastos de manera individual (Fase II). La mayor acumulación en el perfil (Fase IV), se da en el horizonte petrocálcico; compuesto de sedimentos aluviales incluidos en un matriz de 74.69 % de carbonatos (DS=1.4; N=3). Presenta una consistencia dura en seco y firme en húmedo. Por otro lado, es ligeramente adhesivo y ligeramente plástico en los horizontes A y AC. La densidad de raíces en ambos horizontes es homogénea y limitada por el escaso volumen de suelo.

El Faeozem háplico (PHh) (FAO/UNESCO, 1994) de la superficie III expresa un menor desarrollo pedogénico que los suelos anteriores. Su perfil incluye un horizonte A, con una estructura de sus agregados morfológicamente similar a la de sus homólogos de los suelos I y II; aunque de menor tamaño y débil desarrollo (Cuadro 3). Los agregados pequeños y poco estables en el horizonte AC son producto del incipiente desarrollo edáfico. El resto del perfil está integrado por una secuencia de horizontes C, compuestos de sedimentos no consolidados de diferentes tamaños, arenosos en sus texturas y sin evidencia de formación de agregados (Cuadro 3). A partir de los 33 cm de profundidad, se observa un cambio abrupto en color, textura y materia orgánica, que corresponden a una discontinuidad originada por el contacto vertical de dos eventos de depósito independientes. Es un suelo café amarillento que mantiene una textura dominada por arenas en todas sus profundidades (Cuadro 3, Fig. 5a). El contenido combinado de limos y arcillas nunca excede el 25 % en proporción en los horizontes; influenciando la baja adhesividad y plasticidad. Hay una cantidad moderada de carbonatos en las dos capas más profundas y la fase de acumulación I en el último horizonte (Cuadro 3). Los agregados del horizonte A tienen una consistencia dura en seco. A excepción de este parámetro, comparte con el resto de los horizontes las características de consistencia en húmedo, adhesividad y plasticidad; catalogándose como friable, no adhesivo y no plástico. Aún cuando la mayor abundancia de raíces es dentro de los primeros tres

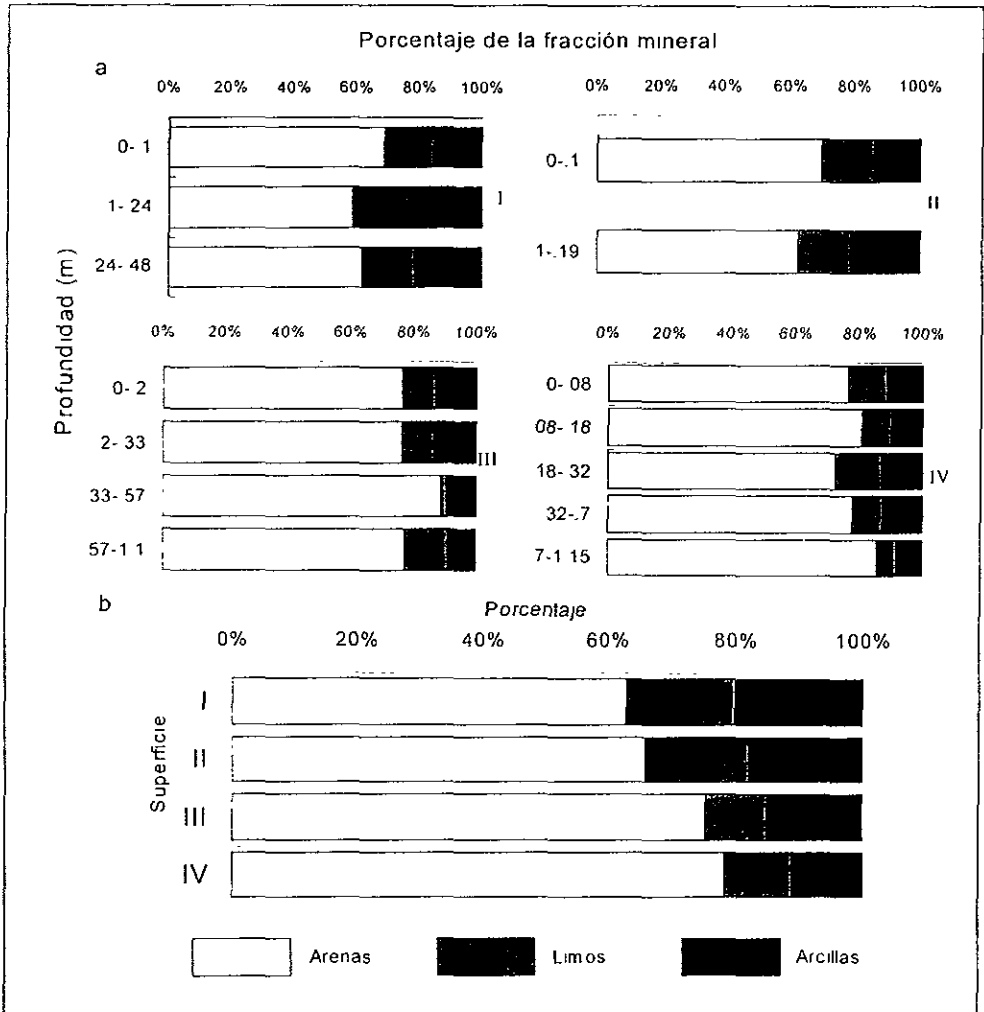


Figura 5 Distribución de los tamaños de partícula por perfil (a) y proporciones generales de textura en la cronosecuencia. Los números romanos indican la superficie aluvial

Cuadro 1. Descripción del perfil edáfico de la superficie I, Fouquierial. *Horizonte con 65.12 % de saturación de bases. **Contenido estimado a partir de la matriz de inclusión.

Horizonte - profundidad (m)	Color		Textura arenas - limos - arcilla (%)	pH	CaCO ₃		Estructura
	Seco	Húmedo			% (± DS, N=3)	Fase morfológica	
A Mólico* 0 - 0.1	10 YR 5/3 Café pálido	10YR 3/3 Café oscuro	Migajón arenoso 68.6 - 16 - 15.4	8.06	12.55 (0.36)	No	Bloques subangulares grandes moderadamente desarrollados
AC 0.1 - 0.24	10 YR 5/3 Café	10YR 3/3 Café oscuro	Migajón arcillo arenoso 58.4 - 18 - 23.6	8.34	9.45 (0.3)	I	Bloques subangulares grandes moderadamente desarrollados
C 0.24 - 0.48	10 YR 6/3 Café pálido	10YR 3/4 Café amarillo oscuro	Migajón arcillo arenoso 61.52 - 16.88 - 21.6	8.39	14.08 (1.01)	II	Bloques subangulares grandes moderadamente desarrollados
Ckm Petrocalcico 0.48 - 0.9		No determinadas			78.52 (2.11)**	IV	No determinada

Cuadro 2. Descripción del perfil edáfico de la superficie II, Cujatol. *Horizonte con 68 % de saturación de bases. **Contenido estimado a partir de la matriz de inclusión.

Horizonte - profundidad (m)	Color		Húmedo	Textura arenas - limos - arcilla (%)	pH	CaCO ₃		Estructura
	Seco					% (± DS, N=3)	Fase morfológica	
A Mólico*	10 YR 5/2		10YR 4/3	Migajón arenoso	7.91	1.34 (0.25)	No	Bloques subangulares grandes moderadamente desarrollados
	Café grisáceo		Café oscuro	69.4 - 16.4 - 14.2				
AC 0.1 - 0.19	10 YR 5/3		10YR 4/3	Migajón arcillo arenoso	8.34	6.21 (0.51)	I-II	Bloques subangulares grandes moderadamente desarrollados
	Café		Café oscuro	62.4 - 16 - 21.6				
C _{km} Petrocálcico 0.19 - 0.3			No determinadas			74.69 (1.4)**	III	No determinada

Cuadro 3. Descripción del perfil edáfico de la superficie III, Chiotlilal.

Horizonte - profundidad (m)	Color		Textura arenas - limos - arcilla (%)	pH	CaCO ₃		Estructura
	Seco	Húmedo			% (\pm DS, N=3)	Fase morfológica	
A Mólico 0 - 0.2	10 YR 5/4	10YR 4/4	Migajón arenoso 76.4 - 10.4 - 13.2	8.13	0.66 (0.09)	No	Bloques subangulares medios débilmente desarrollados
	Café amarillento	Café amarillo oscuro					
AC Mólico 0.2 - 0.33	10 YR 4/4	10YR 4/4	Migajón arenoso 76.2 - 10 - 13.8	8.1	0.049 (0.18)	No	Granulos esferoidales débilmente desarrollados
	Café amarillo	Café amarillo oscuro					
2C1 0.33 - 0.57	10YR 6/4	10YR 5/4	Arena	8.69	0.96 (0.1)	No	Sin agregados
	Café amarillo claro	Café amarillento	88.4 - 2 - 9.6				
2C2 0.57 - 1.1	10YR 7/3	10YR 5/4	Migajón arenoso 78.4 - 12.2 - 9.4	8.64	2.47 (0.61)	I	Sin agregados
	Café muy pálido	Café amarillento					

Cuadro 4 Descripción del perfil edáfico de la superficie IV, Cardonal

Horizonte - profundidad (m)	Color		Húmedo	Textura arenas - limos - arcilla (%)	pH	CaCO ₃		Estructura
	Seco					% (± DS, N=3)	Fase morfológica	
A	10 YR 7/3		10YR 4/3	Migajón arenoso	8.3			
0 - 0.08	Café muy pálido		Café oscuro	76.4 - 12.1 - 11.6		5.07 (0.87)	No	Bloques subangulares medios muy débilmente desarrollados
C1	10 YR 5/4		10YR 4/4	Migajón arenoso	8.3			
0.08 - 0.18	Café amarillento		Café amarillo oscuro	80.4 - 9.4 - 10.2		0.88 (0.22)	No	Sin agregados
C21	10 YR 5/4		10YR 4/4	Migajón arenoso	8.39			
0.18 - 0.32	Café amarillento		Café amarillo oscuro	72.4 - 14.4 - 13.2		0.91 (0.15)	No	Sin agregados
C22	10YR 5/3		10YR 4/4	Migajón arenoso	8.4			
0.32 - 0.7	Café		Café amarillo oscuro	77.4 - 10.1 - 12.6		2.06 (0.53)	No	Sin agregados
C3	10YR 5/4		10YR 4/4	Arena migajosa	8.34			
0.7 - 1.1	Café amarillento		Café amarillo oscuro	85.4 - 6.4 - 8.2		2.15 (0.78)	No	Sin agregados

horizontes, algunas se extienden más allá de los 57 cm de profundidad (Cuadro 3).

Con base en la poca alteración del material parental el suelo de la superficie más reciente (IV) se clasifica como Regosol calcárico (RGc) (FAO/UNESCO, 1994). El rasgo más distintivo de su perfil es la alta pedregosidad, que a excepción del horizonte A, define varios estratos equivalentes a horizontes C de acuerdo al tamaño de clastos dominante (Cuadro 4). Respecto a la distribución de las partículas de la fracción fina, en esta unidad se encuentran las texturas más gruesas de la cronosecuencia (Fig. 5b); algunos horizontes superan frecuentemente el 80 % de arenas (Fig. 5a). Se identificaron agregados de tamaño medio débilmente desarrollados en el horizonte A; sin formación de agregados en el resto del perfil. Respecto a sus demás características, el color es café amarillento en la mayor parte de sus profundidades; su zona de raíces se extiende hasta el horizonte C3 con una abundancia inversa a la profundidad (Cuadro 4). A diferencia de los suelos anteriores, la acumulación de carbonatos no tiene alcanza una expresión morfológica. Aunque dentro de rangos bajos, la presencia de carbonatos es homogénea en todos los horizontes a excepción del horizonte A; el cual supera incluso a sus homólogos de las superficies II y III (Cuadro 4). Como resultado de la poca proporción de estructuración y la baja cantidad de arcillas, la fracción mineral fina no presenta adhesividad ni plasticidad. Solamente los agregados del horizonte A presentan una consistencia blanda y muy friable.

Propiedades químicas

La mayor variación de pH entre los cuatro suelos y al interior de los perfiles no excede la unidad. La relación directa entre mayor alcalinidad y profundidad se aprecia claramente en todos los perfiles (Cuadros 1-4). De acuerdo al criterio de Singer y Munns (1992, en Mendoza *et al.*, 1995), son suelos moderadamente alcalinos; aún cuando el horizonte A del suelo II cae en el rango de ligeramente alcalino y los 2C1 y 2C2 del perfil III son fuertemente alcalinos. Como lo muestra la figura 6, los mayores porcentajes de materia orgánica y nitrógeno se presentan en la parte superior de cada suelo; y descienden perfil abajo, conforme al patrón de

distribución en suelo (Baize, 1993). No se aprecian diferencias importantes en capacidad de intercambio catiónico total (CICT), calcio y magnesio en la cronosecuencia. La capacidad de intercambio es alta y la disponibilidad de calcio y magnesio baja en todos los suelos (Fig 6) (Mendoza *et al.*, 1995).

La presencia de fósforo, rico en todos los casos (SARH, 1970, en Mendoza *et al.*, 1995), muestra una tendencia descendente en el perfil del suelo IV (Fig. 6). El contenido de sodio es constante y no representan en ningún caso niveles de toxicidad (Fig 6) (Foth y Ellis, 1988). El potasio alcanza las mayores proporciones en los primeros horizontes de todos los suelos, cayendo abruptamente en las capas subyacentes (Fig. 6). Además de la constancia en este patrón entre los suelos, todos, a excepción de la superficie III son abundantes en potasio (Mendoza *et al.*, 1995).

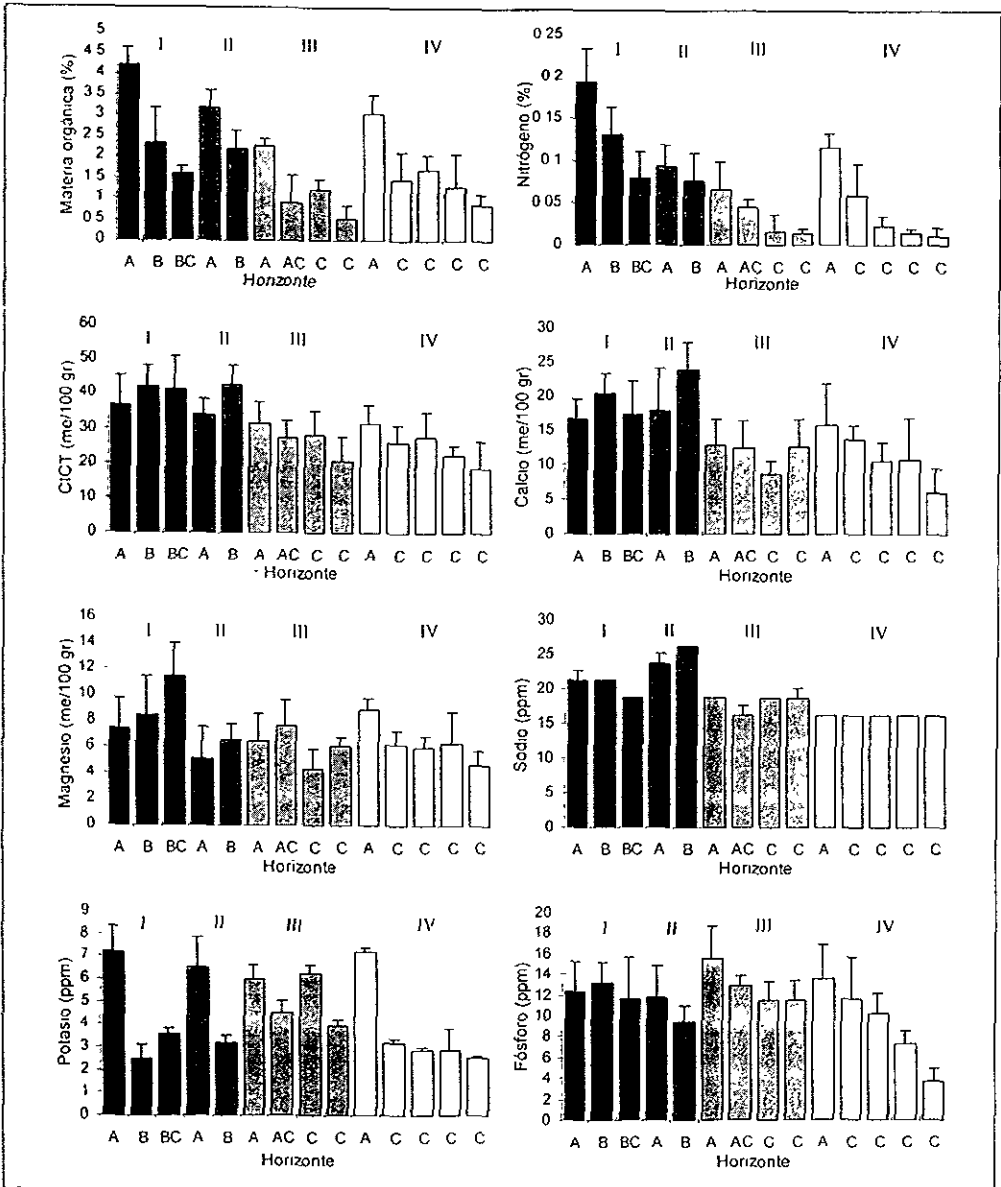


Figura 6 Macronutrientos y capacidad de intercambio catiónico, a través de los perfiles de los suelos de la cronosecuencia. Los números romanos arriba de cada grupo de barras de error estándar indican la superficie aluvial.

Comportamiento hídrico en suelos

Retención de humedad en suelo

Una lluvia, estimada en 5 mm, promovió un incremento diferencial en el potencial hídrico a 5 cm de profundidad. Los suelos de las superficies menos desarrollados (III y IV) mantuvieron mayor humedad 12 horas después de esta lluvia (Cuadro 5)

Por otro lado, con las curvas de retención de humedad a partir de la simulación de lluvia, se distingue entre el contenido de agua captada (elevación de las curvas) y la velocidad de pérdida (pendiente de las curvas). Las oscilaciones en las curvas se deben a las variaciones de temperatura entre el día y la noche (Merrill y Rawlins, 1972). A 5 cm de profundidad, los suelos I y II mantuvieron potenciales hídricos más negativos (Fig. 7a) Los potenciales alcanzados en la superficie I son significativamente menores que los de los suelos III ($q=11.37$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$) y IV ($q=12.74$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$). La superficie II difiere significativamente de las superficies III ($q=10.85$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$) y IV ($q=12.22$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$) A esta misma profundidad, la velocidad de pérdida de humedad fue significativamente mayor en el suelo I respecto a los suelos III ($q=5.96$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$) y IV ($q=8.55$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$). Así mismo, la pérdida de humedad fue más rápida en el suelo II que en los suelos III ($q=5.53$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$) y IV ($q=7.42$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$). A 15 cm, no se observaron diferencias en el contenido de humedad (Fig. 7b). Sin embargo, la cantidad de agua infiltrada hasta esta profundidad fue muy baja. En la superficie I los potenciales hídricos fueron más bajos que en las superficies III ($q=9.56$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$) y IV ($q=12.06$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$). En la superficie II la cantidad de humedad fue significativamente menor que en las superficies III ($q=7.78$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$) y IV ($q=10.19$, $gl=1,56$, $p\leq 0.01$) Estos resultados indican una mayor captación y menor pérdida de humedad en los suelos de las superficies más recientes.

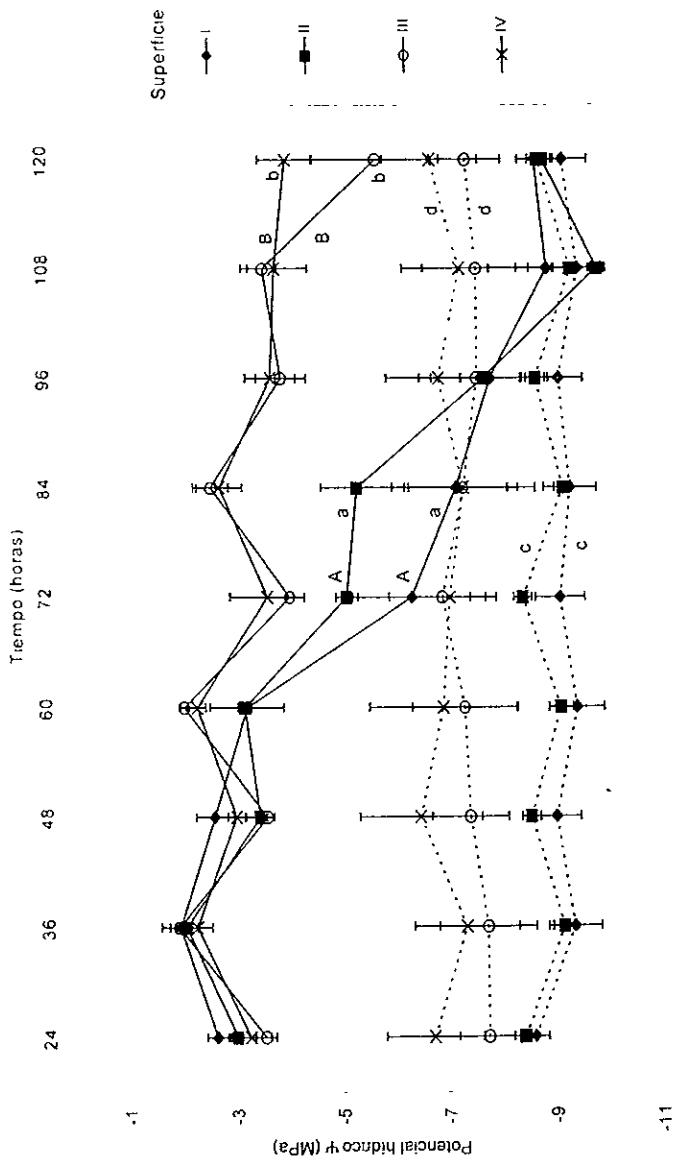


Figura 7. Retención de humedad de los suelos de la cronosecuencia a 5 (líneas continuas) y 15 (líneas punteadas) centímetros de profundidad. Curvas con la misma letra no difieren significativamente en pendiente (mayúsculas) o elevación (minúsculas) ($p \leq 0.05$). Las barras corresponden al error estándar.

Cuadro 5 Potenciales hídricos de los suelos 12 hrs después de una lluvia de 5 mm (N=3)

Superficie aluvial	Potencial hídrico Ψ (MPa)	Error estándar
I	-0.78	0.303
II	-0.72	0.23
III	-0.44	0.16
IV	-0.34	0.02

Tasa de infiltración

Existe una tendencia a una mayor infiltración de agua en los suelos profundos de texturas gruesas (Fig. 8). La comparación de medias por medio de la prueba de Tukey, muestra que la velocidad de percolación en la superficie IV es significativamente diferente de la I ($f=43.98$, $gl=1,8$, $p \leq 0.01$), II ($f=33.83$, $gl=1,8$, $p \leq 0.01$) y III ($f=24.54$, $gl=1,8$, $p \leq 0.01$).

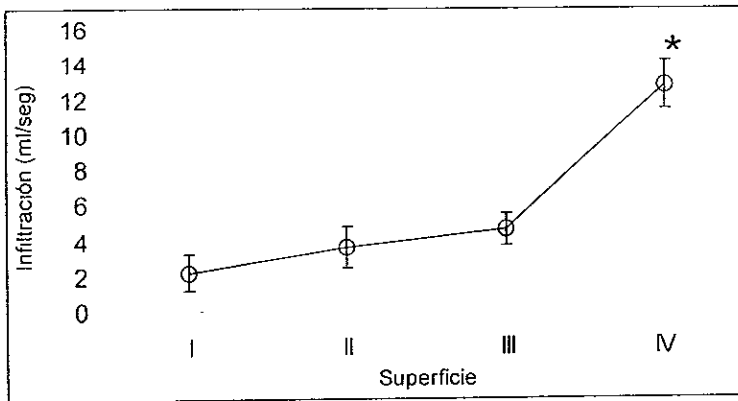


Figura 8 Tasas de infiltración a nivel superficial en los suelos de la cronosecuencia (Medias \pm ES, N=4) Valores con asterisco son significativamente diferentes ($p \leq 0.05$)

Germinación

La germinación de *S. stellatus* fue baja tanto en el laboratorio (24.75 %, DS=4.96) como en el campo. En condiciones de campo, la depredación tuvo un efecto significativo en la germinación ($f=8.95$, $gl=1,24$, $p=0.0063$, $r^2=0.15$). La germinación fue mayor en sitios protegidos de depredadores (Cuadro 6). Sin embargo, en la superficie III la germinación se registró en ambos niveles de depredación. Por su lado, la variable suelo afectó significativamente la germinación ($f=6.41$, $gl=3,24$, $p=0.0024$), agrupándose los suelos III y IV como los de mayor germinación ($p\leq 0.05$) y los suelos I, II y IV como otro grupo sin diferencias significativas entre ellos ($p\leq 0.05$). Aún cuando la germinación en el suelo IV no difiere de los suelos I y II, se observa una tendencia hacia una mayor frecuencia de este evento en los suelos más recientes III y IV. La interacción suelo-depredación no resultó significativa ($f=1.6$, $gl=3,24$, $p=0.2159$, $r^2=0.08$).

Cuadro 6 Porcentajes de germinación de *S. stellatus* en los cuatro superficies aluviales (Medias \pm 1 ES, N=4). Valores con la misma letra no difieren significativamente ($p\leq 0.05$)

Nivel de depredación	Superficie aluvial			
	I	II	III	IV
Con exclusión	2.5 (0.82) ab	0.0 b	11 (3.08) a	9 (3.39) ab
Sin exclusión	0.0 b	0.0 b	5.5 (3.11) ab	0.0 b

Vigor de *Stenocereus stellatus*

Vigor vegetativo

Existe una relación positiva entre la talla y el vigor estimado (Fig. 9). Dado que conforme la planta crece, sus ramas contribuyen a la ganancia de altura. El diámetro basal se incrementa en menor proporción por la aparición de una nueva rama desde la base. Hay diferencias significativas entre las regresiones de vigor por superficie

($f=4.84$, $gl=3,441$, $p\leq 0.01$). No existen diferencias entre el vigor en los suelos más desarrollados de la secuencia (I y II); como tampoco entre los suelos más recientes. Las pendientes de la regresión del suelo III difiere de las superficies I ($q=3.29$, $gl=1$, $p\leq 0.05$) y II ($q=3.48$, $gl=1$, $p\leq 0.05$). El vigor de los organismos de la superficie IV es mayor que en las superficies I ($q=3.77$, $gl=1$, $p\leq 0.05$) y II ($q=3.86$, $gl=1$, $p\leq 0.05$). Los organismos de los suelos I y II son en general menos vigorosos que los de los más recientes. En suelos de perfil poco desarrollado los individuos de *S. stellatus* pueden definirse por numerosas ramas altas y diámetros basales pequeños; mientras que en los suelos de las primeras superficies formadas, las plantas tienen menor biomasa de tallos respecto al diámetro basal (Fig. 12)

Vigor reproductivo

Las tallas mínimas reproductivas se registraron de una planta de 1.85 m sobre el suelo III y 1.95 m en la superficie IV. Se observa que en general es después de 2 m que se alcanza la talla reproductiva en *S. stellatus* (Fig. 10). Resalta el hecho que en 2000 m² muestreados, solo se localizaron dos organismos con fruto en la superficie I y 4 organismos en la II; mientras que en las unidades III y IV lo hicieron 26 y 21 plantas respectivamente (Fig. 10) Con estos resultados expresados en función de la talla, se mantiene la diferencia entre los grupos de la población en suelos jóvenes y a las de suelos más desarrollados. Solo 3.77 % y 5.33 % individuos del total censado fructificaron en las superficies I y II en ese orden. Los valores así estimados para las superficies III y IV fueron de 14.28 % y 20 % respectivamente. El porcentaje de organismos reproductivos para Coxcatlán calculado a partir de los datos aquí obtenidos es de 12.77; muy similar al 13 % reportado por Casas *et al.* (1997) para esta población. Por otro lado, el promedio de frutos producidos por individuo; así como el peso promedio de frutos es constante a través de la cronosecuencia (Cuadro 7) Casas *et al.* (1997), presentan un promedio de frutos para esta población de 12.8 %; sensiblemente mayor al aquí obtenido (7.31).

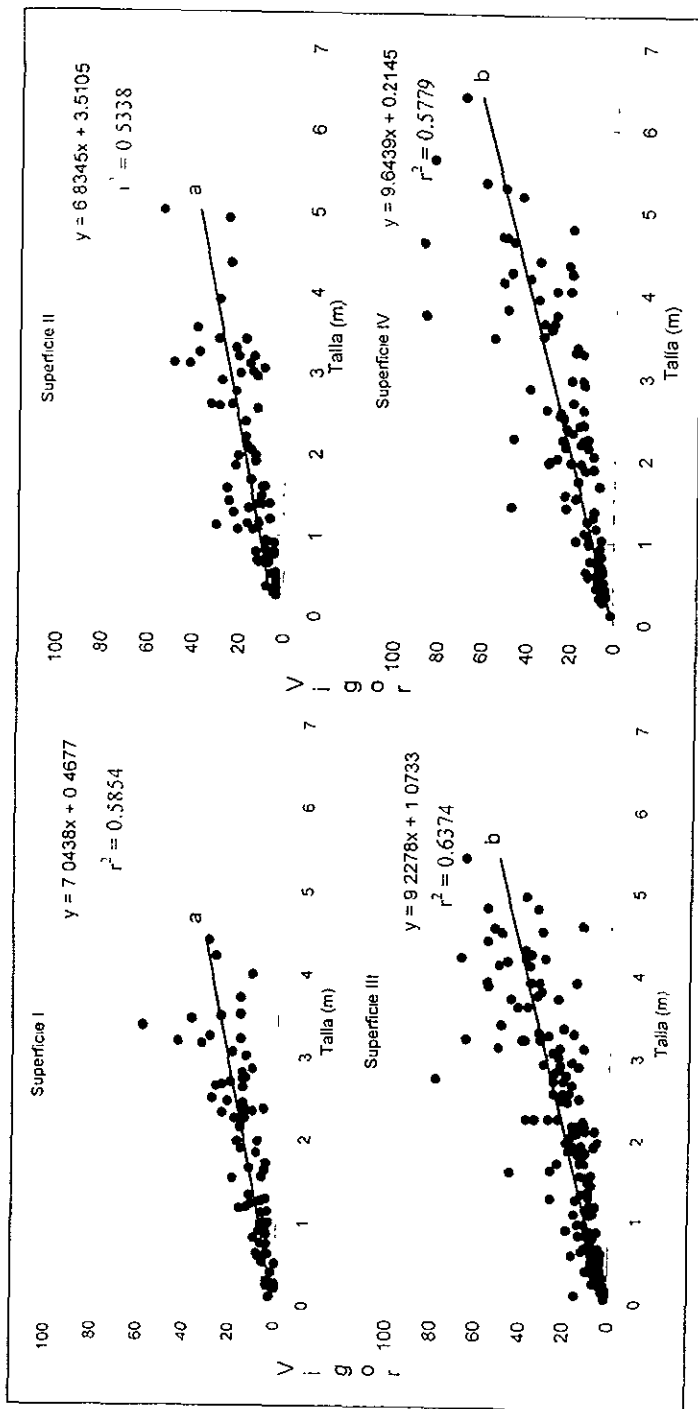


Figura 9 Vigor respecto a la talla individual en las cuatro superficies geomórficas. Se presentan las ecuaciones para cada regresión. Rectas con la misma letra no difieren significativamente en pendiente ($p \leq 0.05$)

Cuadro 7. Producción de frutos por individuo y peso promedio por fruto en las cuatro superficies aluviales

Superficie	Frutos por individuo	Error standar	Peso por fruto	Error standar
I	6.2	0.72	18.55	0.85
II	7.0	0.65	19.27	0.87
III	7.5	1.32	18.37	1.42
IV	8.76	1.72	19.4	1.7

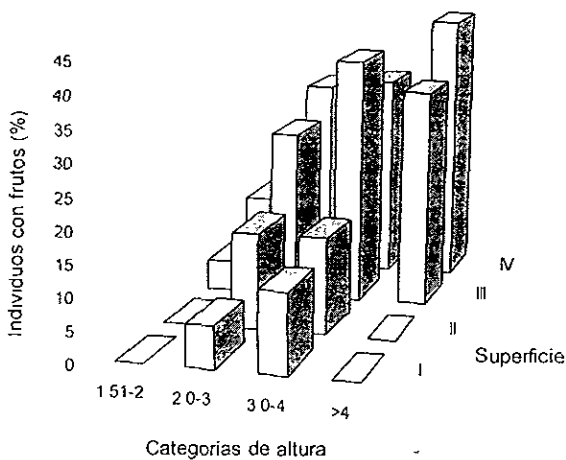


Figura 10 Proporciones de organismos con frutos por superficie. El tamaño de muestra para cada categoría por superficie corresponde al total de organismos de la estructura por tallas de la figura 11

Estructura por tallas

Existen diferencias significativas en la distribución por tallas de *S. stellatus* en los diferentes suelos ($X^2=51.12$, $gl=27$, $p=0.0034$) (Fig 11). Sin embargo, no es posible asociar la talla con un patrón de distribución por edades. Esto se debe a que la rama *inicial*, que en cactus columnares mantiene una relación con la edad de la planta

(Jordan y Nobel, 1982; Parker, 1988b; Pierson y Turner, 1998), puede perderse en esta especie. Todos los individuos censados menores a 25 cm son resultado de propagación vegetativa. Lo anterior se establece por la unión de estos juveniles a una rama caída de otra planta. En los suelos más desarrollados la densidad de individuos por hectárea, 276.6 (superficie I) y 365 (superficie II) es sensiblemente menor que en los suelos más recientes, 910 y 525 para las superficies III y IV respectivamente.

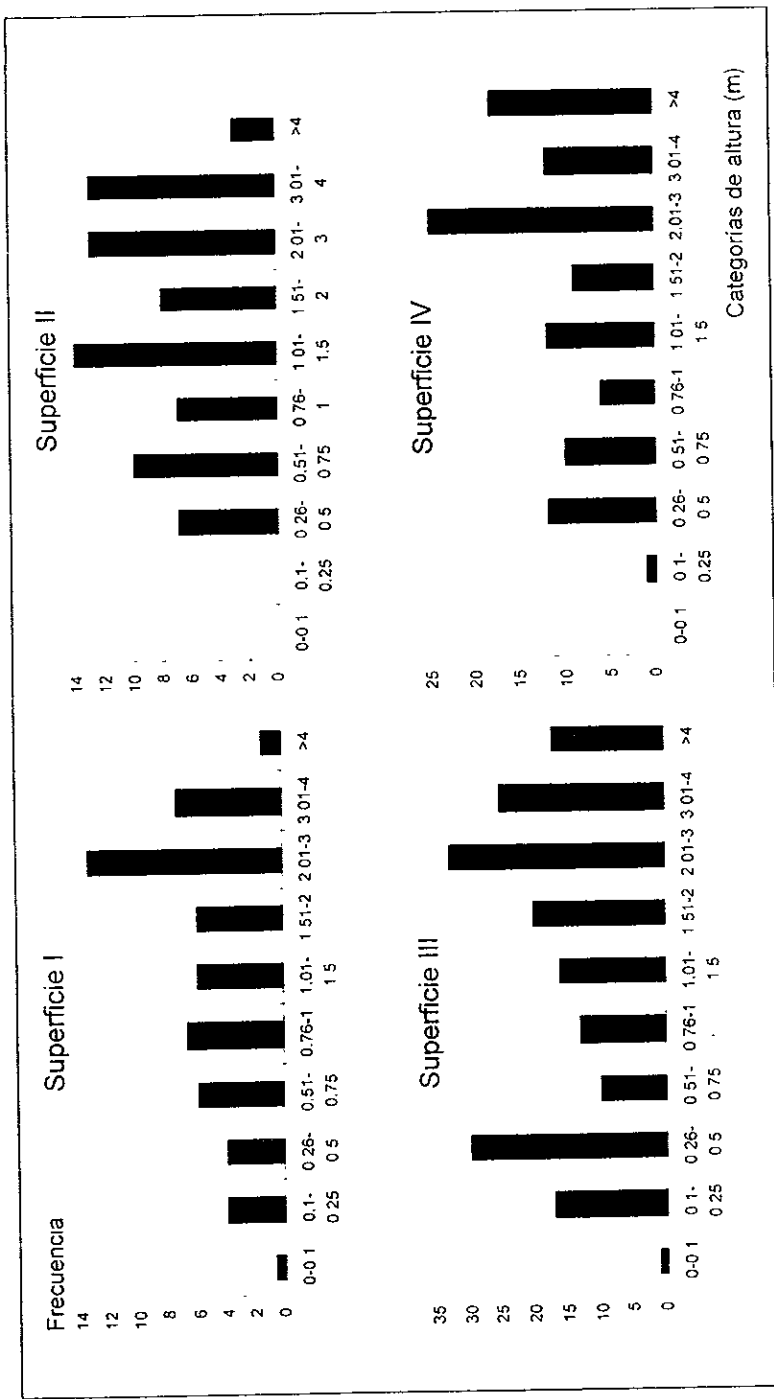


Figura 11 Estructura por talas de *Sterocereus stellatus* por superficie aluvial

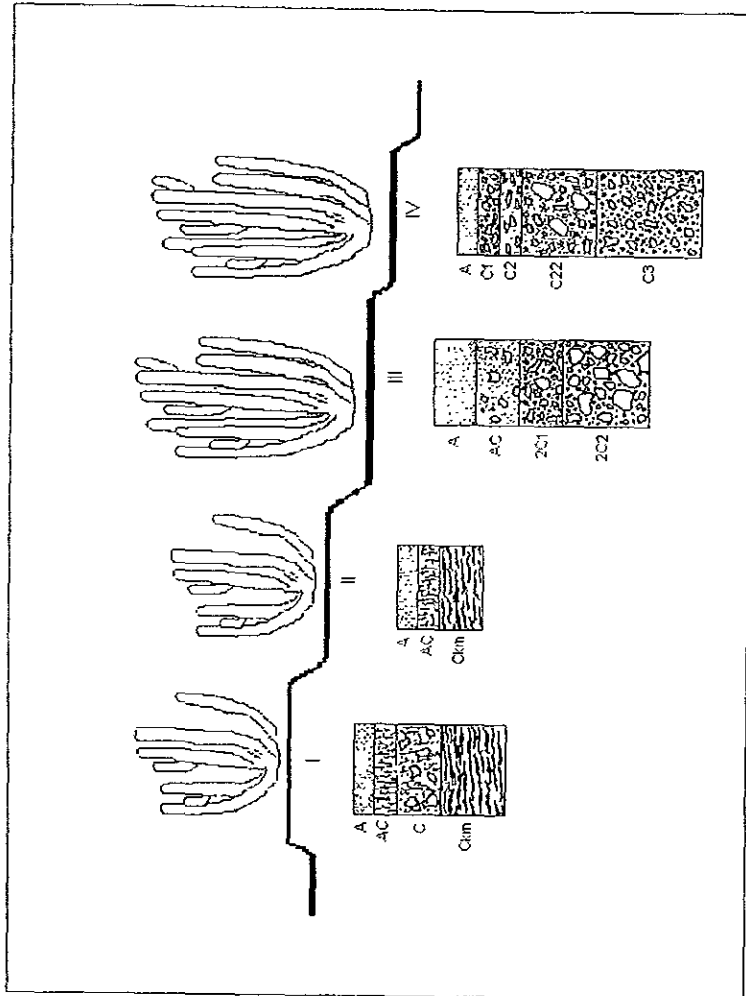


Figura 12 Representación esquemática de la relación entre el fenotipo de *S. stellatus* y el estado de desarrollo edáfico de los suelos de la cronosecuencia. Los números romanos corresponden a la superficie aluvial y las letras a los horizontes de los cuadros 1 - 4.

DISCUSIÓN

Los suelos de abanicos aluviales son considerados como entidades jóvenes (Duchaufour, 1984; Fanning y Fanning, 1989; Foth, 1990); que por dinámica geomórfica frecuentemente muestran suelos en diferente grado de desarrollo. Este es un hecho frecuente en zonas áridas del centro (Fernández, 1999) y norte de México (McAuliffe, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1995; Silva, 1996); así como de otras regiones de Norteamérica (Gile, 1975; Bockheim, 1980; Harden, 1982; Birkeland, 1990; McAuliffe, 1994; Parker, 1995)

La conformación del abanico aluvial de la barranca Muchil por una cronosecuencia edáfica definida por las relaciones geomórficas (Fernández, 1999), se apoya por el desarrollo diferencial de sus cuatro unidades de suelo. Los suelos I y II presentan acumulación de arcillas y carbonatos en sus perfiles; a la vez que los suelos III y IV muestran poca diferenciación de horizontes. La lenta formación de arcillas *in situ* típica de zonas áridas (Yaalon, 1983), las texturas gruesas a ese nivel del abanico y la composición mineralógica del material aluvial, no justifican la abundancia arcillas y carbonatos. Por ello, en el origen de los horizontes petrocálcicos y de acumulación de arcillas, probablemente intervinieron cantidades de arcillas y carbonatos transportados por viento y lluvia (Gile *et al.*, 1966; Dan, 1973, Yaalon y Ganor, 1973, Yaalon, 1983). Siguiendo la descripción de perfiles y la asignación relativa de edades por acumulación de carbonatos (Gile *et al.*, 1966; Lattman, 1973), las unidades I y II son menos recientes que los suelos III y IV. Se puede señalar que cada superficie alcanzó la estabilidad geomórfica a diferentes tiempos; iniciando la dinámica edáfica las superficies I, II, III y IV en ese orden secuencial.

Si bien las características que distinguen a los cuatro suelos entre sí, pueden ser producto de diferencias en la dinámica edáfica; las relaciones geomórficas (Parker, 1995) y las presencia de carbonatos, arcillas (McAuliffe, 1991; 1994); así como un mayor grado de estructuración y colores más oscuros, entre otros (Harden, 1982), apoyan la asignación de edades relativas a suelos en sistemas de abanicos aluviales de zonas áridas. Para establecer con certeza la relación cronológica entre los suelos, es necesario un análisis detallado de la mineralogía de las arcillas y carbonatos. Sin

embargo, con la evidencia obtenida es claro que los suelos han alcanzado una diferenciación que los coloca como ambientes contrastantes, independientemente de los procesos promotores de tal diferenciación.

Las variaciones más altas de pH, capacidad de intercambio, no salen del rango favorable para la disponibilidad de nutrimentos (Foth y Ellis, 1988). Respecto a los macronutrimentos, el contenido de nitrógeno y materia orgánica en la zona de raíces de todos los suelos es alto. El resto de los elementos, es relativamente homogéneo entre los suelos y no parece ser un factor determinante en los patrones de vegetación. El fósforo se acepta como indicador del desarrollo edáfico (Smeck, 1973; 1985). A pesar de ello, la poca variación de este elemento en la cronosecuencia de Muchil está dada por el probable origen holocénico de todas sus superficies (Fernández, 1999). Las transformaciones importantes en las fracciones de fósforo, han sido encontradas en cronosecuencias cuyos suelos varían de 300 a 4×10^6 años (Crews *et al.*, 1995). Sin embargo, Lajtha y Schlesinger (1988) trabajando en una cronosecuencia aluvial, cuyos suelos han sido caracterizados por Gile *et al.* (1995; 1998) y la relación con la vegetación por Wierenga *et al.* (1987); no encontraron diferencias en la cantidad de fósforo, estimado con la misma técnica usada en el presente trabajo, en suelos de edades desde 300 hasta más de 25000 años.

Influenciado por las características físicas, el comportamiento hídrico de los suelos ofrece una mejor explicación a las diferencias encontradas. La mayor humectación alcanzada por los suelos jóvenes III y IV después de una lluvia moderada, es comparable a los -0.33 MPa registrados a 10 cm después de 6.6 mm de lluvia en espacio abierto en un suelo arenoso de zona árida (Nobel, 1978), y mayor a su vez a los alcanzados bajo las mismas condiciones en ambos suelos maduros del abanico. Aún cuando con la lluvia simulada de 8 mm en todos los casos se experimentó una caída abrupta en el potencial dentro de las primeras 24 horas; tal vez por la alta evapotranspiración de la época seca, la subsecuente desecación fue más intensa en los primeros centímetros de los suelos de mayor desarrollo. Tal respuesta diferencial a este nivel; donde comparten la misma clase textural, al parecer se relaciona con la combinación de limos y arcillas; de 31.4% y 30% en los suelos I y II superior a los 23.6% en las dos superficies jóvenes.

El efecto impermeable de las partículas finas del suelo (Noy-Meir, 1973) implicó una menor penetración de agua a 15 cm de profundidad en los suelos desarrollados. El hecho de que a esta profundidad los potenciales hídricos, aunque bajos por la escasa agua adicionada, se mantuvieran constantes durante 5 días, muestra la capacidad de la superficie del suelo como amortiguador temporal contra la pérdida de agua por evaporación (Schlesinger *et al.*, 1987).

La infiltración es un controlador importante del volumen de agua que ingresa al suelo durante un evento pluvial. Su velocidad aumenta con la cobertura vegetal y la proporción de arenas en el suelo (Wood *et al.*, 1987); como se observó en la superficie IV. En este nivel se presentan la mayor densidad de plantas y dominancia de arenas en todo el perfil. Por otro lado, en la superficie III la acumulación de carbonatos de calcio en fase I, en rango de 57 a 100 cm de profundidad, indica la penetración frecuente del agua hasta esos horizontes. Esta penetración es considerablemente mayor a los 48 y 19 cm de suelo disponibles para el almacenamiento de agua en los suelos I y II.

La presencia de un horizonte petrocálcico puede inducir modificaciones morfológicas de las raíces e impedir su desarrollo más allá de esta capa (Gile *et al.*, 1995; 1998). Este fenómeno es claro en las superficies I y II donde las raíces no superan los 50 cm y 20 cm respectivamente. En contraste, el mayor volumen de suelo colonizado por las raíces, que aparecen con frecuencia hasta 1 metro de profundidad, caracteriza los suelos III y IV. Además de limitar el volumen de suelo que puede recibir y almacenar agua, los carbonatos retienen agua y la inmovilizan; dificultando a las plantas su uso (Hennesy *et al.*, 1983). Los bajos potenciales hídricos encontrados en individuos de *Larrea* que crecen en suelos con altos contenidos de carbonatos son un ejemplo similar (Cunningham y Burk, 1973).

Dado que las mayores variaciones interanuales en potencial hídrico como respuesta a lluvia y periodos de desecación se dan a nivel superficial (Schlesinger *et al.*, 1987) y que sus características controlan el ingreso de agua al suelo (Noy-Meir, 1973); las mediciones experimentales de potencial hídrico fuera de la época lluviosa permiten inferir sobre el estado hídrico para los diferentes suelos. En suma, es posible agrupar a las superficies I y II como suelos delgados con altos contenidos de arcillas y carbonatos respecto a los suelos III y IV. Ambas propiedades se traducen en un menor volumen de

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

agua de lluvia captada, mayor pérdida por escurrimiento, percolación y evaporación; así como potenciales hídricos más negativos. Tales condiciones derivan finalmente en estrés fisiológico de especies leñosas (Silva-Pereyra *et al.*, en prep.) y probablemente en la exclusión de la mayor parte de las especies de columnares de los suelos más desarrollados. Si bien las superficies III y IV son disímiles en términos de desarrollo edáfico, ambas presentan un comportamiento hídrico similar. La potencialidad de mantener más agua disponible para las plantas es congruente con el patrón de vegetación característico de suelos jóvenes en estos sistemas aluviales (McAuliffe, 1991; Parker, 1995; Valiente-Banuet *et al.*, 1995; Silva, 1996).

A nivel interregional *S. stellatus* tiene la plasticidad para mostrar variaciones fenotípicas en respuesta al manejo antrópico y a condiciones ambientales (Casas *et al.*, 1997, 1999 a). En la región más húmeda de la Mixteca, las poblaciones presentan individuos con ramas más altas y robustas; además de una producción de frutos más grandes y numerosos que en el Valle de Tehuacán; con menor precipitación anual (Casas *et al.*, 1997, 1999a).

Las variaciones en la disponibilidad de agua parecen afectar a la población de *S. stellatus* a diferentes niveles. Las cactáceas sólo pueden captar agua del suelo a potenciales hídricos altos, durante los breves momentos de saturación posteriores a la lluvia (Smith y Nobel, 1986). Para alcanzar estos potenciales, se requieren eventos de lluvia efectiva; que frecuentemente ocurren de modo poco predecible a lo largo de varios años, o dentro de una época de lluvias. A estos episodios, corresponde un mayor crecimiento de cactus columnares en fase de plántula (Steenberg y Lowe, 1969; Jordan y Nobel, 1982) y adulto (Parker, 1988b; Pierson y Turner, 1998). En ambos suelos desarrollados, imperan condiciones de baja disponibilidad de agua; limitando los recursos para las plantas. En dichos suelos, *S. stellatus* no alcanza las tallas máximas de la especie y presenta la menor biomasa de tallos; mostrando un aspecto menos saludable (Fig.12). Esto puede ser el resultado de la escasa agua que los individuos pueden emplear en el crecimiento de sus meristemas apicales, responsables de la elongación vertical, o a una mayor susceptibilidad a perder algunos de sus tallos. A este respecto, y aún cuando agentes ambientales como contaminación y patógenos entre otros se han propuesto como causantes de daño y necrosamiento de los tallos de

columnares (Bashan *et al.*, 1995; Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995), los resultados obtenidos sugieren que el estrés hídrico debe ser considerado.

A nivel reproductivo, la respuesta al mayor estrés en suelos más desarrollados, parece estar relacionada con la proporción de individuos de tamaño reproductivo que producen frutos, y no con el peso de los frutos y la producción por individuo. Lo anterior sugiere que en suelos desarrollados, las plantas asignan más recursos a otras funciones en suelos donde la disponibilidad de agua es menor.

En general, las semillas de cactáceas columnares no requieren escarificación para germinar (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998). Si bien periodos de humectación-deseccación pueden estimular la germinación (Dubrovski, 1998), este evento en cactáceas, sólo requiere alta humedad, luz de intensidad media y temperatura ambiente (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Aunque las semillas de *S. stellatus* se trataron con estas últimas condiciones en laboratorio, su germinación fue baja. Para establecer con claridad si lo anterior es debido a una fase de latencia o a una baja viabilidad, son necesarias pruebas con diferentes tratamientos de luz, temperatura, humedad y hormonas. En condiciones de campo, la germinación en las superficies más recientes es congruente con el estado de mayor humedad en estos suelos. Los roedores y las hormigas son los depredadores de semillas más efectivos en zonas áridas (Gutterman, 1993). Su efecto es claro en las unidades I, II y IV. Contrario a lo esperado, en la superficie III la remoción de semillas fue baja; pues la germinación se observó en tres de las cuatro repeticiones del experimento sin exclusión de vertebrados e invertebrados. La distribución de roedores en la zona difiere entre laderas de cerros y el abanico aluvial; pero no entre las unidades de la cronosecuencia (Reséndis, 1998). Por ello, dadas las diferencias entre los suelos y las necesidades de sustrato para construir los hormigueros, la distribución y hábitos de forrajeo de las hormigas, tal vez puedan responder a la baja depredación de semillas de *S. stellatus* en la superficie III. En campo, la germinación se llevó a cabo, tal vez por la intensa lluvia de 1998, comparada con la de cada uno de los diez años anteriores (Fig 2). La ausencia de plántulas vía semilla en las cuatro superficies, indica una limitación a la germinación y establecimiento de plántulas. La acción combinada de bajos potenciales hídricos en suelo durante los últimos años, escasa

producción de frutos, baja viabilidad de las semillas y alta depredación; parecen afectar la reproducción sexual de esta población. El tipo de reproducción de esta especie es normalmente vegetativo (Casas *et al.*, 1999b). Como se observó en esta población, su propagación se restringe al desarrollo de brotes a partir de ramas caídas. Este fenómeno, denominado acodo, ha sido descrito para cactus columnares en *Lophocereus schottii* (Parker y Hamrick, 1992).

En un contexto evolutivo, las cronosecuencias edáficas son sistemas ideales para estudiar procesos ecológicos que ocurren a través de largos periodos de tiempo. En estos sistemas áridos, la sucesión parece estar dirigida por el desarrollo del suelo (McAuliffe, 1991, 1994; Valiente-Banuet *et al.*, 1995; Silva, 1996). Conforme la pedogénesis avanza, el arreglo de las comunidades vegetales tiende a cambiar gradualmente por la exclusión de un número de especies de los suelos desarrollados, y el mantenimiento de las especies adaptadas a la aridez más severa (McAuliffe, 1991; Valiente-Banuet, *et al.*, 1995; Silva, 1996; Fernández, 1999). En el presente caso, en los suelos más recientes la vegetación más densa agrupa un mayor número de especies. Lo contrario ocurre en suelos con evidencia de pedogénesis, donde se observan mayores espacios abiertos, y pocas especies de plantas. Fernández (1999) presenta la hipótesis que estas últimas superficies fueron inicialmente dominadas por un cardonal. Posteriormente, la pedogénesis influyó en la desaparición de las especies de columnares, a excepción de *S. stellatus*. El hecho de que sea la única cactácea columnar presente en los suelos más restrictivos, puede ser consecuencia de su tipo de reproducción. La ausencia de plántulas indica que la germinación de sus semillas está limitada; además de que la fase de plántula en cactus columnares es altamente susceptible a la escasa humedad (Steenbergh y Lowe, 1969; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Por ello, su permanencia en suelos más desarrollados es posible sólo a partir de ramas caídas, que finalmente dan lugar a organismos clonales. En tal proceso, después de caer el tallo sobre el suelo, se desarrollan uno o más brotes. Los nuevos individuos derivados de este tipo de reproducción tienen la posibilidad de obtener recursos de la rama madre, aún en suelos más secos, con lo que la población es capaz de colonizar, aunque en condiciones de vigor diferentes, todas las unidades de la cronosecuencia.

Bajo esta perspectiva, los estudios ecológicos que incluye el análisis de las variaciones en el ambiente físico, su asociación con los patrones de vegetación y los mecanismos finos de estas relaciones, ofrecen mejores explicaciones del funcionamiento de los sistemas áridos.

LITERATURA

- Aguilera, H. N. 1970. Suelos de las zonas áridas de Tehuacán y su relación con las cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 15 (3): 51-63
- Baize, D. 1993. *Soil science analyses. A guide to current use* John Wiley and Sons. Gran Bretaña. 192 p.
- Barbour, M. G. y Díaz, D. V. 1973. Larrea plant communities on bajada and moisture gradients in the United States and Argentina. *Vegetatio* 28 (5-6): 335-352
- Bashan, Y., Toledo, G. y Holguin, G. 1995. Flat top decay syndrome of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*): description and distribution in Baja California Sur, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 73: 683-692.
- Birkeland, P. W. 1984. *Soils and geomorphology*. Oxford University Press. EUA. 372 p
- Birkeland, P. W. 1990. Soil-geomorphic research. A selective overview. *Geomorphology* 3: 207-224.
- Blair, T. C. y McPherson, J. G. 1992. The Trollheim alluvial fan and facies revisited. *Geological Society of America Bulletin* 104: 762-769.
- Bockheim, J. G. 1980. Solution and use of chronofunctions in studying soil development. *Geoderma* 24: 71-85.
- Bouyoucos, G. J. 1962. Hydrometer method improved for making particle size analyses of soils. *Agronomy Journal* 54: 464-465
- Bowers, J. E., Webb, R. H. y Pierson, E. A. 1997. Succession of desert plants on debris flow terraces, Grand Canyon, Arizona, U. S. A. *Journal of Arid Environments* 38: 67-86.
- Bowers, M. A. y Lowe, C. H. 1986. Plant-form gradients on Sonoran Desert bajadas. *Oikos* 46: 284-291.
- Bowers, M. A. 1988. Plant associations on a Sonoran Desert Bajada: Geographical correlates an evolutionary source pools. *Vegetatio* 74: 107-112.
- Bravo, H. H. 1978. *Las cactáceas de México*. UNAM. México 743 p.
- Casa, A., Pickersgill, B., Caballero, J. y Valiente-Banuet, A. 1997. Ethnobotany and domestication in Xoconochtlí, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 51(3): 297-292.
- Casas, A., Caballero, J., Valiente-Banuet, A., Soriano, J. A. y Dávila, P. 1999a. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86 (4): 522-533.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A. y Dávila, P. 1999b. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86 (4) 534-542.
- Committee on Alluvial Fan Flooding, Water Science and Technology Board, Commission on Geosciences, Environment and Resources, National Research Council. Editores. 1996. *Alluvial fan flooding*. National Academic Press. Washington, EUA. 172 p.
- Crepin, J. y Johnson, R. L. 1993. Soil sampling for environmental assessment. En: Carter, M. R. Editor *Soil sampling and methods of analysis*. Lewis Publishers. EUA. pp. 5-8.
- Crews, T. E., Kitayama, K., Fownes, J. H., Riley, R. H., Herbert, D. A., Mueller-Dombois,

- D. y Vitousek, P. M. 1995. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in hawaii. *Ecology* 76 (5): 1407-1424.
- Cuanaló, de la C. H. 1990. *Manual para la descripción de perfiles en campo* Tercera edición. Colegio de posgraduados. Chapingo, México. 40 p.
- Cunningham, G. L. y Burk, J. H. 1973. The effect of carbonate deposition layers ("Caliche") on the water status of *Larrea divaricata*. *American Midland Naturalist* 90: 474-480.
- Dan, J 1973 Arid zone soils. En: Yorov, B., Donford, E. y Vaadia, Y. Editores. *Arid zone irrigation*. Springer-Verlag. Alemania. pp. 11-28.
- Daniels, R. B., Gamble, E. E. y Cady, J. G. 1971 The relation between geomorphology and soil morphology and genesis. *Advances in Agronomy* 23: 51-88.
- Dávila, A. P., Villaseñor, R. J. L., Medina, L. R., Ramírez, R. A., Salinas, T. A., Sánchez, K. J. y Tenorio, L. P. 1993 *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Listados florísticos de México X Instituto de Biología. UNAM. México. 195 p.
- Dubrovsky, J. G 1998. Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert *Journal of the Torrey Botanical Society* 125 (1): 33-39.
- Duchauffour, P. 1984. *Edafogénesis y clasificación*. Masson. España. 205 p.
- Fanning, D. S. y Fanning, M. C. B. 1989. *Soil morphology, genesis and classification* John Wiley & Sons. USA. 423 p.
- FAO/UNESCO. 1994 World reference base for soil resources. FAO/UNESCO. Roma. 161 p
- Fernández, N. 1999. *Análisis de la dinámica de comunidades vegetales con relación a la evolución del paisaje en la zona semiárida de Coxcatlán, Puebla*. Tesis de maestría. UNAM. México. 109 p.
- Forman, T. T. R y Godron, M 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *Bio Science* 31 (10): 733-740
- Fonteyn, P. J., Schlesinger, W. H. y Marion, G. M. 1987. Accuracy of soil thermocouple hygrometer measurements in desert ecosystems. *Ecology* 68 (4): 1121-1124.
- Foth, H. D. 1990 *Fundamentals of soil science*. Octava edición. John Wiley & Sons. USA. 468 pp.
- Foth, H. D. Y Ellis, B. G. 1988. *Soil fertility* John Wiley & Sons. EUA. 121 p.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema climático de Köppen*. Instituto de Geografía. UNAM. México. 259 p.
- García, O. F. 1991. Influencia de la dinámica del paisaje en la distribución de las comunidades vegetales en la cuenca del río Zapotitlán, Puebla *Investigaciones Geográficas Boletín* 23: 53-70.
- Gile, L. H. 1975. Holocen soils and soil geomorphic relations in an arid region of Southern New Mexico. *Quaternary Research* 5: 321-360.
- Gile, L. H. Gibbens, R. P. y Lenz, J.M 1995. Soils and sediments associated with remarkable, deeply-penetrating roots of crucifixion thorn (*Koeberlinia spinosa* Zucc.) *Journal of Arid Environments* 31 137-151.
- Gile, L. H. Gibbens, R. P. y Lenz, J.M. 1998 Soil-induced variability in root systems of creosotebush (*Larrea tridentata*) and tardbush (*Flourensia cernua*). *Journal of Arid Environments* 39: 57-78.
- Gile, L. H., Peterson, F. F. y Grossman, R. B 1966 Morphological and genetic

- sequences of carbonate accumulation in desert soils. *Soil Science* 101 (5): 347-360.
- Godínez-Álvarez, H. Y Valiente-Banuet, A. 1998. Germination and early seedling growth of the Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39 (1): 21-31.
- Gutterman, Y. 1993. *Seed germination in desert plants*. Springer-Verlag. Alemania. 253 p
- Harden, J. W. 1982. A quantitative index of soil development from field descriptions: examples from a chronosequence in Central California. *Geoderma* 28: 1-28.
- Hegazy, A. K., El-Demerdash, M. A. y Hosni, H. A. 1998. Vegetation, species diversity and floristic relations along an altitudinal gradient in south-west Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments* 38: 3-13.
- Hennessy, J. T., Gibbens, R. P., Tromble, J. M. y Cárdenas, M. 1983. Water properties of caliche. *Journal of Range Management* 36: 723-726
- Jordan, P. W. y Nobel, P. S. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. *Botanical Gazette* 143 (4): 511-517.
- JMP 1997 *JMP User's Guide, Version 3.1*. SAS Institute Inc. EUA.
- Key, L. J., Delph, L. F., Thompson, D. B. y Van Hoogenstyn, E. D. 1984. Edaphic factors and the perennial plant community of a Sonoran Desert bajada. *Southwestern Naturalist* 29 (2): 211-222.
- Lajtha, K. Y Schlesinger, W. H. 1988. The biogeochemistry of phosphorus cycling and phosphorus availability along a desert soil chronosequence. *Ecology* 69 (1): 24-39
- Lattman, L. H. 1973. Calcium carbonate cementation of alluvial fans in Southern Nevada. *Geological Society of America Bulletin* 84: 3013-3028
- McAuliffe, J. R. 1991. Demographic shifts and plant succession along a late Holocen soil chronosequence in the Sonoran Desert of Baja California. *Journal of Arid Environments* 20: 165-178.
- McAuliffe, J. R. 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and processes in Sonoran Desert bajadas. *Ecological Monographs* 64 (2): 111-148.
- Mendoza, C. A., Muñoz, I. D. y López, G. F. 1995. *Manual de prácticas de edafología*. UNAM, México. 82 p.
- Merrill, S. D. y Rawlins, S. L. 1972. Field measurement of soil water potential with thermocouple psychrometers. *Soil Science* 113: 102-109.
- Meyrán, J. 1970. Las cactáceas columnares de Tehuacán *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 15 (1): 6-15.
- Monier, M. A. El-G. 1998. Environmental correlates of species distribution in arid desert ecosystems of eastern Egypt. *Journal of Arid Environments* 38: 297-313.
- Moustafa, A. A. y Klopatek, J. M. 1995. Vegetation and landforms of the Saint Catherine area, Southern Sinai, Egypt. *Journal of Arid Environments* 30: 385-395.
- Moustafa, A. A. y Zayed, A. 1996. Effect of environmental factors on the flora of alluvial fans in southern Sinai. *Journal of Arid Environments* 32: 431-443.
- Nobel, P. S. 1978. Microhabitat, water relations and photosynthesis of a desert fern, *Notholaena parryi*. *Oecologia* 31: 293-309.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: Environment and producers *Annual Review of*

- Osorio, B. O., Valiente-Banuet, A., Dávila, P. y Medina, R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 35-58
- Parker, K.C. 1988a. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonora Desert. *Vegetatio* 78: 125-140
- Parker, K. C. 1988b Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in Southern Arizona. *Botanical Gazette* 149 (3): 335-346.
- Parker, K. C. 1991. Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. *Journal of Biogeography* 18: 151-163.
- Parker, K. C. 1995. Effects of complex geomorphic history on soil and vegetation patterns on arid alluvial fans. *Journal of Arid Environments* 30: 19-39.
- Parker, K. C. y Hamrick, J. L. 1992. Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany* 79 (1): 86-96.
- Pérez, F. L. 1987. Soil moisture and the upper altitudinal limit of giant paramo rosettes. *Journal of Biogeography* 14: 173-186.
- Phillips, D. L. y McMahon, J. A. 1978. Gradient analysis of a Sonoran Desert bajada. *The Southwestern Naturalist* 23 (4): 669-680.
- Pierson, E. A. y Turner, R. M. 1998. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology*. 79 (8): 2676-2693.
- Pimienta-Barrios, E. y Nobel, P. S. 1994. Pitaya (*Stenocereus spp.*, Cactaceae): An ancient and modern fruit crop of México. *Economic Botany*. 48(1): 76-83.
- Porta, J., López, A. M. y Roquero, C. 1994. *Edafología para la agricultura y el medio ambiente*. Mundi Prensa. España. 525 p.
- Resendiz, M. R. 1998. *Distribución y abundancia de roedores en el sistema aluvial de la Barranca de Muchil, Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México*. Tesis de licenciatura. Universidad Simón Bolívar. México. 67 p.
- Richard, J. F. 1975. Paysage, écosystèmes, environment: un approche géographique. *L Espace Géographique* 4 (2): 81-92.
- Rojas-Aréchiga, M., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments* 36: 571-578.
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yanes, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* 44: 85-104.
- Rzedowski, J. 1961. *Vegetación del estado de San Luis Potosí*. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 229 p.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 431 p.
- SAS/STAT. 1998. *User's Guide, Version 6*. Vol. 1-2. Cuarta edición. SAS Institute Inc. EUA. 1848 p
- Schlesinger, W. H., Fonteyn, P. J. y Marion, G. M. 1987. Soil moisture content and plant transpiration in the Chihuahuan desert of New Mexico. *Journal of Arid Environments* 12: 119-126.
- Silva, P. C. 1996. *Demografía comparativa de Pachycereus pringlei en dos unidades geomórficas contrastantes del paisaje en Baja California Sur, México*. Tesis de maestría. UNAM. México. 53 p.
- Smeck, N. E. 1973. Phosphorus: an indicator of pedogenetic weathering processes. *Soil*

- Science* 115 (3): 199-206.
- Smeck, N. E. 1985. Phosphorus dynamics in soils and landscapes. *Geoderma* 36: 185-199.
- Smith, S. D., Herr, C. A., Leavy, K. L. y Piorkowski, J. M. 1995. Soil-plant water relations in a Mojave Desert mixed shrub community: a comparison of three geomorphic surfaces. *Journal of Arid Environments* 29: 339-351.
- Smith, S. D. y Nobel, P. S. 1986. Deserts. En: Baker, N. R. y Long, S. P. Editores. *Photosynthesis in contrasting environments*. Elsevier Publishers pp 13-62.
- Soil Survey Staff. 1975. *Soil taxonomy. A basic system of soil clasification for making and interpreting soil surveys*. Soil Conservation Service. Agrncultural Handbook 436. EUA. 754 p.
- Steenbergh, W. F. y Lowe, C. H. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at SaguaroNational Monument, Arizona. *Ecology* 50 (5): 825-834.
- Stein, R. A. y Ludwig, J. A. 1979. Vegetation and soil patterns on a Chihuahuan Desert bajada. *The American Midland Naturalist* 101 (1): 28-37.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Rojas-Martínez, A. y Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., Dávila, P., Ortega, J. R., Arizmendi, M. C., León, J. L., Breceda, A. y Cancino, J. 1995. Influencia de la evolución de una pendiente de piedemonte en una vegetación de cardonal de *Pachycereus pringlei* en Baja California Sur, México. *Investigaciones Geográficas Boletín*, Num. esp. 3: 101-113.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valiente, B. L. 1991. *Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México*. Tesis. UNAM. México. 65 p.
- Wierenga, P. J., Hendrickx, J. M. H., Nash, M. H., Ludwig, J. y Daugherty, L. A. 1987. Variation of soil and vegetation with distance along a transect in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 13: 53-63.
- Wood, J. C., Wood, K. M. y Tromble, J. M. 1987. Important factors influencing water infiltration and sediment production on arid lands in New Mexico. *Journal of Arid Environments* 12: 111-118.
- Yaalon, D. H. 1983. Climate, time and soil development. En: Wilding, L. P., Smeck, N. E. y Hall, G. F. Editores. *Pedogenesis and soil taxonomy. I Concepts and interactions*. Elsevier Science Publishers B. V. Netherlands. pp. 233-251.
- Yaalon, D. H. y Ganor, E. 1973. The influence of dust on soils during the Quaternary. *Soil Science* 116 (3): 146-155.
- Yeaton, R. I. y Cody, M. L. 1979. The distribution of cacti along environmental gradients in the Sonoran and Mohave Desert. *Journal of Ecology* 67: 529-541.
- Zavala-Hurtado, J. A. y Díaz-Solís, A. 1995. Repair, growth and reproduction in the giant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments*. 31. 21-31
- Zar, J. H. 1984 *Biostatistical Analysis*. Segunda edición. Prentice Hall. EUA. 718 p