

00377

14



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

DEMOGRAFÍA DE LA CACTÁCEA COLUMNAR
Escontria chiotilla

296260

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología Ambiental)

PRESENTA

Lic. Francisco Pablo Ortega Baes

México D.F.

Septiembre 2001



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.

*Todo cambia.
Cambian las estaciones,
los días
y hasta nuestras manos.
Aunque me resista,
todo cambia.
Algunos aún están,
otros han llegado.
Aunque me resista,
otros ya se han marchado.
Todo cambia,
aunque me resista*

A Mari y Eli

INDICE

Resumen	i
Capítulo I. Introducción general	1
Los abanicos aluviales	2
Demografía y modelos matriciales	4
Heterogeneidad edáfica en la Barranca de Muchil	5
Referencias	10
Capítulo II. Establecimiento de <i>Escontria chiotilla</i>: Facilitación y heterogeneidad edáfica	15
Introducción	16
Materiales y Métodos	18
Resultados	24
Discusión	28
Referencias	33
Figuras y tablas	38
Capítulo III. Demografía de <i>Escontria chiotilla</i>: importancia de la variación en el establecimiento	50
Introducción	51
Materiales y Métodos	52
Resultados	56
Discusión	58
Referencias	61
Figuras y tablas	65
Capítulo IV. Discusión general	75
Referencias	78
Agradecimientos	81

RESUMEN

Escontria chiotilla es un cactus columnar que crece en las cuatro superficies de una cronosecuencia edáfica en la Barranca de Muchil (San Rafael Coxcatlán, Puebla). Es una especie común en las superficies jóvenes y rara en las superficies más antiguas. Se asumió que la variación en abundancia de *E. chiotilla* a lo largo de la cronosecuencia es el resultado del establecimiento diferencial en cada una de las superficies edáficas. En este contexto, se realizó un proyecto de investigación en el que se estudió el establecimiento y la demografía de *E. chiotilla* en el marco de la heterogeneidad edáfica presente en la cronosecuencia y cuyos resultados son presentados en cuatro capítulos. En el primer capítulo se discute el papel de heterogeneidad ambiental, intrínseca a los desiertos, en los procesos del ciclo de vida de las plantas y se presentan los objetivos generales del proyecto de investigación. El segundo capítulo, titulado "**Establecimiento de *Escontria chiotilla*: Facilitación y heterogeneidad edáfica**", discute la importancia de la facilitación y la heterogeneidad edáfica como factores que pueden explicar el establecimiento en cactáceas columnares. Los resultados sustentan la idea de que las variaciones en la abundancia de esta especie a lo largo de la cronosecuencia, están relacionadas con el establecimiento. El tercer capítulo: "**Demografía de *Escontria chiotilla*: importancia de la variación en el establecimiento**", discute la importancia del establecimiento y los factores que lo afectan, en la dinámica poblacional de este cactus columnar. La supervivencia en la misma clase de tamaño es el proceso demográfico al cuál la tasa finita de incremento es más sensible. Los valores más altos de sensibilidad correspondieron a los estadios juveniles. Cambios en la fecundidad generaron cambios en la tasa finita de incremento. Así, la variación en los procesos asociados a los primeros estadios del ciclo de vida, por efecto del ambiente físico y biológico, afecta la dinámica poblacional de *E. chiotilla*. El último capítulo presenta una discusión general sobre la problemática abordada, dónde se destaca la relevancia de los resultados obtenidos.

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

En los desiertos cálidos, los patrones y procesos ecológicos pueden ser explicados con base en el entendimiento de la heterogeneidad ambiental que caracteriza a estos sistemas. Los mismos han sido entendidos como sistemas regulados principalmente por la entrada de agua (Noy-Meir 1973). Así, la variación espacial y temporal en las precipitaciones podría explicar patrones y procesos ecológicos en estos ambientes (Noy-Meir 1973, Johnson *et al.* 1992, Gutterman 1993). En este sentido, algunos estudios han sugerido una relación entre las variaciones en las precipitaciones y los patrones de mortalidad y establecimiento de plantas (Steenbergh & Lowe 1977, Turner 1990, Johnson *et al.* 1992, Pierson & Turner 1998).

Sin embargo, otros estudios han destacado que algunos procesos del ciclo de vida se ven afectados por la heterogeneidad ambiental dada por la discontinuidad en la cubierta vegetal. Así, los sitios bajo la copa de plantas serían microambientes favorables para el establecimiento de especies que necesitan de condiciones menos estresantes que las que existen en los espacios sin cubierta vegetal (Valiente-Banuet 1991). En los desiertos cálidos de Norteamérica, las asociaciones positivas entre plántulas o juveniles de una especie y adultos de otra, han sido referidas como el fenómeno del nodricismo (Niering *et al.* 1963, Turner *et al.* 1966, Steenbergh & Lowe 1977, Jordan & Nobel 1981, Hutto *et al.* 1986, Valiente-Banuet *et al.* 1991, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Arriaga *et al.* 1993).

Finalmente, los ambientes áridos también se caracterizan por una heterogeneidad asociada a los suelos (McAuliffe 1994). Esta heterogeneidad puede ser el resultado de un origen litológico diferente (Parker 1991) o bajo una misma condición litológica, por desarrollo diferencial de los mismos a lo largo del tiempo (McAuliffe 1994, Valiente-Banuet *et al.* 1995). Como resultado de las diferencias en los suelos, se expresan comportamientos hidricos diferentes que parecen ser la causa principal de los patrones espaciales en la distribución y

abundancia de las especies de plantas, detectados en estos ambientes (McAuliffe 1991, McAuliffe 1994, Valiente-Banuet *et al.* 1995).

Los abanicos aluviales

En los desiertos un elemento característico del paisaje lo constituyen los abanicos aluviales. Estos son el resultado de eventos de deposición que arrastran material y que se desplazan por efecto de la pendiente, depositándose por contacto con una superficie plana. Se ha reconocido que un gradiente de deposición se genera a lo largo del abanico aluvial y que éste se caracteriza por la presencia de material más grueso cerca del ápice y material más fino en los sitios más alejados de él (Comitte on alluvial Fan Flooding 1996).

Una vez que el abanico se ha formado, otros procesos como deposición, erosión y desarrollo edáfico operan, conformando sistemas mucho más complejos que el abanico original. Como consecuencia de estos procesos, complejos patrones de suelos han sido reconocidos en estos sistemas, los que están asociados a diferentes tiempos de desarrollo edáfico y por lo tanto con características y propiedades diferentes (Birkeland 1984, Blair & McPherson 1994, McAuliffe 1994).

Una cronosecuencia edáfica es aquella en que la bajo una misma condición litológica se reconocen superficies edáficas como resultado de desarrollo edáfico diferencial (Birkeland 1990). Cada superficie edáfica puede ser fechada de manera relativa con base en la presencia de características cuyo desarrollo depende del tiempo (McAuliffe 1994). Así, la edad relativa de una serie de suelos puede ser estimada por las variaciones en el contenido de arcillas y más precisamente por la formación de horizontes argílicos y la presencia de horizontes cálcicos y petrocálcicos (Harden *et al.* 1991, McAuliffe 1994, Eash & Sandor 1995). Esto está basado en el hecho de que en zonas áridas y semiáridas el desarrollo del suelo se caracteriza por cambios pronunciados (que dependen del tiempo), como la reducción en el tamaño de las partículas hacia texturas arcillosas, cambios de color, aumento en plasticidad y adherencia, translocación y acumulación de

precipitados, reemplazo de silicatos por carbonatos y particularmente la formación de horizontes cálcicos y petrocálcicos (Harden *et al.* 1991, Eash & Sandor 1995).

¿Cómo pueden verse afectados patrones y procesos ecológicos por la heterogeneidad edáfica presente en los abanicos aluviales?

El modo en que patrones y procesos ecológicos se ven afectados por la heterogeneidad edáfica de los abanicos aluviales ha sido ampliamente discutido por McAuliffe (1991, 1994). Este autor ha cuestionado la idea clásica de que estos ambientes deben ser entendidos como modelos simples en los que un gradiente en la textura de suelo determina las variaciones en las comunidades vegetales a lo largo de la pendiente. Así, los trabajos de Barbour & Diaz (1973), Phillips & McMahon (1978), entre otros, indican que este gradiente en las bajadas del desierto de Sonora está asociado a cambios en la vegetación. McAuliffe (1994), sostiene que el modelo del gradiente de textura simplifica la complejidad espacial en geomorfología, suelos y distribución de especies que tienen estas unidades del paisaje. En este sentido él se ha preguntado de qué manera los procesos que afectan la estructura demográfica de las poblaciones, la distribución y abundancia de las especies y la distribución de formas de vida pueden estar relacionados con los atributos del paisaje en los ambientes áridos. Las "bajadas" deben entenderse como un paisaje heterogéneo, formado por distintos parches con tipos de suelo diferentes que son el resultado de procesos históricos asociados a la evolución edáfica (McAuliffe 1994). En este contexto, la manera en que los suelos explican patrones y procesos ecológicos está dada por el hecho de que los mismos afectan la infiltración, el movimiento y el almacenaje de agua. Por lo tanto, la efectividad de la precipitación estacional no depende solamente de la cantidad de agua, sino fundamentalmente de la heterogeneidad edáfica sobre la que la precipitación ocurre. Así, los desiertos no tan sólo se ven afectados por las variaciones espaciales y temporales en las precipitaciones (McAuliffe 1994, Hamerlynck *et al.* 2000).

Demografía y modelos matriciales

La abundancia de una población puede variar a través del tiempo debido a que las tasas de nacimiento y muerte se ven afectadas por el ambiente físico y biológico (Begon *et al.* 1986). Estos factores pueden incidir sobre parámetros demográficos en un contexto particular de condiciones, por lo que las características demográficas de una población determinarán la dinámica poblacional en tiempo ecológico y la evolución de historias de vida en tiempo evolutivo (Caswell 1989).

En estudios demográficos, el gráfico del ciclo de vida es considerado una herramienta fundamental para el estudio de poblaciones estructuradas por clases de edad o estado (Caswell 1989). A partir de este gráfico una matriz de proyección poblacional puede ser construida, expresando cuantitativamente los diferentes procesos demográficos que están asociados a las diferentes clases de edad o estado (Caswell 1986, Silvertown *et al.* 1993).

Las poblaciones en las que los individuos son clasificados por edad pueden ser proyectados a través de la construcción de una matriz de Leslie, mientras que cuando son agrupados por tamaño o estado, la matriz de proyección utilizada es la de Lefkovich (Caswell 1989, Caswell 1997). Este último tipo de matriz consta de las siguientes partes: 1) La primera fila corresponde a las fecundidades, 2) en la diagonal principal se ubican las probabilidades de que un organismo de una clase de estado cualquiera permanezca en ella misma de un año al siguiente, 3) en la subdiagonal, se describe la probabilidad de paso a una categoría siguiente (crecimiento) y 4) en las supradiagonales, el reclutamiento por propagación vegetativa y/o el regreso a categorías inferiores (Caswell 1989).

Así, el modelo matricial que permite proyectar el crecimiento poblacional está definido por la ecuación $\mathbf{n}_{(t+1)} = \mathbf{A} \cdot \mathbf{n}_{(t)}$, donde \mathbf{A} es la matriz de transiciones y $\mathbf{n}_{(t)}$ y $\mathbf{n}_{(t+1)}$ son los vectores que describen la abundancia de individuos en cada categoría al tiempo t y $t+1$. Como resultado de la multiplicación de la matriz \mathbf{A} por el vector $\mathbf{n}_{(t)}$ obtenemos las abundancias esperadas al tiempo $t+1$. Si seguimos

multiplicando la matriz por los vectores resultantes llegará un momento en que la proporción de las abundancias de las distintas clases de estado permanecerá constante, es decir, se habrá alcanzado la estructura estable de tamaños. La estructura estable de tamaños es la que correspondería a una población que crece a una tasa de crecimiento constante. En este punto podemos conocer la tasa finita de crecimiento (λ , eigenvalor positivo mayor), la estructura estable de edades (w , eigenvector derecho) y el valor reproductivo (v , eigenvector izquierdo) (Caswell 1989, Silvertown *et al.* 1993, Caswell 1997).

En virtud de que la tasa finita es una función de todas las entradas de la matriz, un cambio en cualquiera de estas provocará un cambio en λ . De esta manera s_{ij} es la sensibilidad de λ a un cambio en el elemento a_{ij} de la matriz. La elasticidad es una sensibilidad estandarizada de tal manera que podemos evaluar la contribución relativa de cada elemento de la matriz a λ , así como la importancia relativa de los procesos demográficos (fecundidad, crecimiento y supervivencia) (de Kroon *et al.* 1986, Caswell 1989, Silvertown *et al.* 1993, Caswell 1997).

Si bien los estudios demográficos en plantas a partir de modelos matriciales se han incrementado últimamente, son pocos los estudios realizados con cactáceas columnares (Silvertown *et al.* 1993, Godínez-Alvarez *et al.* 1999). Estos estudios han indicado que la permanencia de los individuos en su misma categoría es el proceso demográfico al cual la tasa finita de incremento (λ) es más sensible (Silvertown *et al.* 1993, Godínez-Alvarez *et al.* 1999). Asimismo, las clases de estado que más contribuyen a λ son las correspondientes a juveniles y adultos (Godínez-Alvarez *et al.* 1999).

Heterogeneidad edáfica en la Barranca de Muchil

Estudios recientes realizados en un abanico aluvial en la Barranca de Muchil (San Rafael Coxcatlán, Puebla) han caracterizado un sector del mismo desde el punto de vista geomorfológico, edáfico y vegetacional (Fernández 1999, Medina-Sánchez 2000). Este abanico podría haberse formado hace entre 10000 y 4000 años, al inicio del Holoceno (Fernández 1999). El sector medio del abanico

(una superficie aproximada de 750 m de largo x 100 m de ancho) presenta un escalonamiento asimétrico formado por cuatro niveles topográficos que se encuentran aproximadamente a la misma distancia de la fuente del aluvión (Fernández 1999). Así, al formarse el abanico se acentuó la falla que corre por el cauce del arroyo elevando el sector NW sobre el SE. Procesos posteriores erosionaron la superficie convexa original conformando el escalonamiento descrito (Fernández 1999). Las porciones del abanico que no estuvieron sometidas a procesos erosivos, es decir aquellas que tuvieron mayor estabilidad temporal, presentaron mayor desarrollo de procesos pedogénicos. Por lo tanto, estos suelos presentan características de suelos más antiguos que los de las superficies menos elevadas que presentaron menores tiempos de estabilidad (Fernández 1999). Es decir, los suelos de las superficies con edad relativa mayor presentan características de una mayor dinámica pedogénica, mientras que los suelos de las superficies con edad relativa menor presentan menor alteración respecto del material aluvial que les dio origen (Medina-Sánchez 2000).

El suelo de la superficie I (la más antigua) se caracteriza por presentar el estado de pedogénesis más avanzado de la cronosecuencia. Son suelos estructurados con la proporción más alta de partículas finas. Las arcillas aumentan abruptamente a los 10 cm, superando a esta altura el 40%. En el horizonte AC se reconocieron clastos con delgadas películas de carbonatos. El horizonte C presenta la mayor parte de su pedregosidad recubierta de carbonatos. Hay fase de acumulación en el horizonte petrocálcico por la inclusión de clastos en una matriz compuesta por 78.52% de carbonatos y una laminación en la parte superior de este estrato. La mayor concentración de raíces se encuentra dentro de los dos primeros horizontes (A y AC) (Medina-Sánchez 2000).

La superficie II presenta un suelo en que el cambio hacia una textura fina en su perfil también se observa a los 10 cm. La proporción de granos finos es apenas menor que en el suelo de la superficie I. En el horizonte AC se presenta acumulación de carbonatos cubriendo algunos clastos. La mayor acumulación se da en el horizonte petrocálcico con sedimentos incluidos en una matriz de 74.69%

de carbonatos. Las raíces se presentan en los horizontes A y AC y están limitadas por el escaso volumen que los mismos presentan (Medina-Sánchez 2000).

El suelo de la superficie III presenta menor desarrollo pedogénico que en los suelos de las superficies I y II. Son suelos poco estructurados. El horizonte AC presenta agregados pequeños y poco estables producto del incipiente desarrollo edáfico. El resto del perfil está integrado por una secuencia de horizontes C. Estos están compuestos por sedimentos no consolidados de diferentes tamaños, presentan una textura arenosa y sin evidencia de formación de agregados. El contenido de limos y arcillas nunca excede el 25%. Las raíces son más abundantes en los tres primeros horizontes (A, AC y 2C1) pero pueden extenderse más allá de los 57 cm (Medina-Sánchez 2000).

El rasgo más distintivo del suelo de la superficie IV (el menos antiguo) es su alta pedregosidad. Se distinguen varios horizontes C de acuerdo al tamaño de los clastos. Se encuentran en este tipo de suelo las texturas más gruesas de la cronosecuencia, superando algunos horizontes el 80% de arenas. Son suelos poco estructurados. Las raíces se extienden hasta el horizonte C3. La acumulación de carbonatos no alcanza una expresión morfológica. Presenta una baja cantidad de arcillas (Medina-Sánchez 2000).

Las variaciones en las características de los suelos estarían determinando que el comportamiento hídrico varíe entre las superficies edáficas. Medina-Sánchez (2000) determinó que la tasa de infiltración fue mayor en las superficies III y IV, mientras que la velocidad de pérdida de humedad a 5 cm de profundidad fue mayor en las superficies I y II. Como consecuencia, los suelos de las superficies con menos desarrollo edáfico presentaron potenciales hídricos más altos (Medina-Sánchez 2000).

Las características de los suelos de las cuatro superficies indican claramente que los suelos han alcanzado tal diferenciación que deberían entenderse como ambientes contrastantes debido a su comportamiento con respecto a procesos como infiltración, movimiento y almacenaje de agua. Los

suelos de edad relativa menor poseen una mayor capacidad de infiltración de agua, menor velocidad de pérdida de humedad y mayores potenciales hídricos que las superficies más antiguas (Medina-Sánchez 2000).

Medina-Sánchez (2000), asoció el comportamiento hídrico detectado con diferencias en los contenidos de arcilla y limo. Las superficies más antiguas presentaron aproximadamente 30 % de limo y arcilla, contra aproximadamente 24 % que presentaron las superficies menos antiguas. Este autor concluyó que dado los altos contenidos de arcillas y carbonatos presentes en las superficies con mayor desarrollo edáfico, estos suelos se caracterizan por captar un volumen menor de agua de lluvia, tener una mayor pérdida por escurrimiento, percolación y evaporación y potenciales hídricos más negativos (Medina-Sánchez 2000).

Las características de los suelos y el comportamiento hídrico determinado para cada una de las superficies (Medina-Sánchez 2000), parece explicar las variaciones detectadas en los ensambles de especies de plantas en cada una de las cuatro superficies de la cronosecuencia (Fernández 1999). Existen especies en las cuatro superficies y otras que sólo se encuentran restringidas a algunas de ellas. Además, la abundancia difiere entre superficies para las especies comunes, al igual que la dominancia (Fernández 1999).

Estudios realizados en otros desiertos de Norteamérica, han indicado una fuerte relación entre características edáficas y composición de especies y formas de vida (Parker 1988, McAuliffe 1994, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Pavón *et al.* 2000). Particularmente, las cactáceas columnares han sido asociadas a ambientes con texturas gruesas como las que presentan los suelos con poco desarrollo pedogénico (Parker 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Pavón *et al.* 2000). Coincidente con este patrón, en la cronosecuencia de la Barranca de Muchil la abundancia de cactáceas columnares está asociada a las superficies con menor desarrollo edáfico (Fernández 1999), que como ya dijimos presentan potenciales hídricos más altos (Medina-Sánchez 2000).

Escontria chiotilla es un cactus columnar que crece en las cuatro superficies de la cronosecuencia edáfica descrita en el sector medio del abanico aluvial de la barranca de Muchil (Fernández 1999); es una especie común en las superficies jóvenes y una especie rara en las superficies más antiguas.

¿Cuáles son las causas de esta variación en la abundancia de *E. chiotilla* a lo largo de la cronosecuencia edáfica?

Si bien un mismo factor ecológico puede afectar diferentes procesos del ciclo de vida como supervivencia, crecimiento y reproducción, los efectos sobre los procesos asociados a los primeros estadios del ciclo de vida pueden explicar la distribución y abundancia de los individuos de clases de estado más avanzadas (Harper 1977). En este contexto *E. chiotilla* se distribuiría diferencialmente en las cuatro superficies edáficas como consecuencia de que existe un establecimiento diferencial y esto dado por los requerimientos necesarios para los procesos asociados a los primeros estadios del ciclo de vida como germinación de semillas y supervivencia de plántulas.

Bajo esta idea se realizó un proyecto de investigación en el cual se estudió el establecimiento y la demografía de *E. chiotilla* en el marco de la heterogeneidad edáfica presente en la cronosecuencia de la Barranca de Muchil. En el segundo capítulo de la tesis, titulado "**Establecimiento de *Escontria chiotilla*: facilitación y heterogeneidad edáfica**", se discute la importancia de la facilitación y de la heterogeneidad edáfica como factores que pueden explicar patrones de establecimiento en cactáceas columnares. Bajo el título "**Demografía de *Escontria chiotilla*: importancia de la variación en el establecimiento**", el tercer capítulo discute la importancia del establecimiento y los factores que lo afectan en la dinámica poblacional de este cactus columnar. Finalmente, en el cuarto capítulo se presenta una discusión general donde se analizan y discuten los resultados presentados en los capítulos II y III.

REFERENCIAS

- Arriaga, L. Moya, Y., Díaz, S. y Cancino, J. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern México. *Journal of Vegetation Science*, 4: 349-356.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1986. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell, Oxford.
- Barbour, M.G. y Díaz, D.V. 1973. Larrea plant communities on bajada and moisture gradients in the United States and Argentina. *Vegetatio*, 28: 335-357.
- Birkeland, P.W. 1984. *Soils and geomorphology*. Oxford University Press. EUA.
- 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 American Bulletin* 104: 762-769.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models. Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.
- Caswell, H. 1997. Matrix methods for population analysis. Pag. 19-58. En: Tuljapurkar, S. & Caswell, H. *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman & Hall.
- 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.

- de Kroon, H., Plaiser, A., van Groenendael, J. & Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Journal of Ecology*, 67: 1427-1431.
- Eash, N.S. & Sandor, J.A. 1995. Soil chronosequence and geomorphology in a semiarid valley in the Andes of southern Peru. *Geoderma*, 65: 59-79.
- Godínez-Alvarez, H., Valiente Banuet, A. & Valiente Banuet, L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany*, 77: 203-208.
- Guterman, Y. 1993. Seed germination in desert plants. Springer-Verlag.
- Harden, J.W., Taylor, E.M., Reheis, M.C. & MacFadden, L.D. 1991. Calcic, gypsic and siliceous soil chronosequence in arid and semiarid environments. Soil Science Society of America. Special Publication N°26.
- Hamerlynck, E.P., McAuliffe, J.R. & Smith, S.D. 2000. Effects of surface and subsurface soil horizons on the seasonal performance of *Larrea tridentata* (creosotebush). *Functional Ecology*, 14: 596-606.
- Hutto, R.L., McAuliffe, J.R. & Hogan, L. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *The Southwestern Naturalist*, 31(4): 469-476.
- Johnson, R. A., Baker, M. A., Pinkava, D. J. & Ruffner, G. A. 1992. Seedling establishment, mortality and flower production of the Acuña Cactus *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). In: R. Sivinski & Lightfoot, K. (eds), Proceedings of the Southwestern Rare and Endangered Plant Conference. Pp 170-180.
- Jordan, P.W. y Nobel, P.S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, 62: 901-906.

- McAuliffe, J.R. 1991. Demographic shifts and plant succession along a late Holocen soil chronosequence in the Sonoran Desert of Baja California. *J. 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: 111-148.
- McIntosh, R.P. 1991. Concept and terminology of homogeneity and heterogeneity in ecology. Pag. 24-46. En: Kolasa, J. & S.T.A. Pickett. *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag.
- Niering, W.A. Whittaker, R.H. & Lowe, C.H. 1963. The saguaro: a population in relation to environments. *Science*, 142: 15-23.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual Review of Ecology and Sistematics*, 5: 25-51.
- Parker, K.C. 1988. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Vegetatio*, 78: 125- 140.
- Parker, K.C. 1991. Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. *Journal of Biogeography*, 18: 151-163.
- Pavón, N.P., Hernández-Trejo, H. & Rico-Gray, V. 2000. Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid valley of Zapotitlán, México. *Journal of Vegetation Science*, 11: 39-42.
- Phillips, D.L. y MacMahon, J.A. 1978. Gradient analysis of a Sonoran Desert bajada. *Southwestern Naturalist*, 23 : 669-680.
- Pierson, E A. & Turner, R. M. 1998. An 85-year study of Saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology*, 79 : 2676-2693.

- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81: 465-476.
- Steenbergh, W.F. & Lowe, C.H. 1977. Ecology of the Saguaro II : Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant. National Park Service Scientific Monograph 8. Washington DC.
- Turner, R. M., Alcorn, S. M., Olin, G. & Booth, J. A. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *The Botanical Gazette*, 127 (2-3) : 95-102.
- Turner, R.M. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran Desert site. *Ecology*, 71: 464-477.
- Valiente-Banuet, A. 1991. Dinámica del establecimiento de cactáceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodriza en desiertos. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valiente-Banuet, A. & 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, México. *Journal of Ecology*, 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Núñez, H., Barnard, G. & Vazquez, E. 1991b. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 2: 15-20.
- Valiente-Banuet, A., Dávila, P., Ortega, R. J., Arizmendi, M. del 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

CAPITULO II

Establecimiento de *Escontria chiotilla*: Facilitación y heterogeneidad edáfica

INTRODUCCIÓN

Los sistemas aluviales en ambientes áridos se caracterizan por una heterogeneidad edáfica definida a escala del paisaje (McAuliffe 1994). Los suelos pueden variar por provenir de una litología diferente (Parker 1991) o bajo una misma condición litológica, como consecuencia de un desarrollo edáfico diferente (McAuliffe 1994). En este contexto, la manera en que la heterogeneidad edáfica puede explicar patrones y procesos ecológicos en los ambientes áridos está dada por el hecho de que los suelos afectan la infiltración, el movimiento y el almacenaje de agua. Por lo tanto, la efectividad de la precipitación estacional no depende solamente del clima, sino fundamentalmente de la heterogeneidad edáfica sobre la que la precipitación ocurre (McAuliffe 1994, Hamerlynck *et al.* 2000).

Estudios recientes realizados en un abanico aluvial en la Barranca de Muchil (San Rafael Coxcatlán, Puebla) han caracterizado un sector del mismo desde el punto de vista geomorfológico, edáfico y vegetacional (Fernández 1999, Medina-Sánchez 2000). El sector medio del abanico presenta un escalonamiento asimétrico formado por cuatro niveles topográficos que se encuentran a la misma distancia de la fuente del aluvión (Fernández 1999). Las porciones del abanico que no estuvieron sometidas a procesos erosivos, es decir aquellas que tuvieron mayor estabilidad temporal, presentaron mayor desarrollo de procesos pedogénicos. Por lo tanto, éstos presentan características de suelos más antiguos que los de las superficies menos elevadas que presentaron menores tiempos de estabilidad (Fernández 1999). Estas características están directamente relacionadas con el comportamiento hídrico de cada una de las superficies edáficas (Medina-Sánchez 2000). Así, la tasa de infiltración de agua es mayor en las superficies menos antiguas, mientras que la velocidad de pérdida de humedad a 5 cm de profundidad es mayor en las superficies más antiguas. Como consecuencia, los suelos de las superficies con menor desarrollo edáfico presentan potenciales hídricos más altos (Medina-Sánchez 2000). Estas características de los suelos indican que los mismos han alcanzado tal

diferenciación que deberían entenderse como ambientes contrastantes con respecto a su comportamiento hídrico.

En la cronosecuencia edáfica de la Barranca de Muchil se han detectado variaciones en la abundancia y dominancia de la especies de plantas (Fernández 1999). Estudios realizados en otros sistemas desérticos han indicado una fuerte relación entre características edáficas y composición de especies y formas de vida (Parker 1988, McAuliffe 1994, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Pavón *et al.* 2000). Particularmente, las cactáceas columnares han sido asociadas a suelos con texturas gruesas, una característica de suelos con poco desarrollo pedogénico (Parker 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Pavón *et al.* 2000). Coincidente con este patrón, en la cronosecuencia de la Barranca de Muchil las cactáceas columnares están asociadas a las superficies con menor desarrollo edáfico (Fernández 1999). El reclutamiento de estas especies está asociado a la copa de plantas nodrizas (Niering *et al.* 1963, Turner *et al.* 1966, Steenberg & Lowe 1977, Jordan & Nobel 1981, Hutto *et al.* 1986, Valiente-Banuet *et al.* 1991a, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Arriaga *et al.* 1993, Callaway 1995, Callaway & Walker 1997). Estas especies proveen un microambiente favorable para procesos como emergencia y supervivencia de plántulas (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Callaway 1995, Callaway & Walker 1997).

Escontria chiotilla es una cactácea columnar que crece en las cuatro superficies de la cronosecuencia edáfica descrita en el sector medio del abanico aluvial de la barranca de Muchil (Fernández 1999). Es una especie común en las superficies jóvenes y una especie rara en las superficies más antiguas (Fernández 1999). Este patrón es coincidente con el descrito para otros desiertos, en los cuales las cactáceas columnares se distribuyen en suelos con texturas gruesas (Parker 1988, McAuliffe 1994, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Pavón *et al.* 2000).

Si bien un factor ecológico puede afectar diferentes procesos del ciclo de vida como supervivencia, crecimiento y reproducción, los efectos sobre los procesos relacionados con los primeros estadios del ciclo de vida pueden explicar la distribución y abundancia de los individuos de clases de estado más avanzadas

(Harper 1977). Se ha indicado que existen capacidades fisiológicas diferentes para capturar recursos y tolerar el estrés abiótico, lo que permitiría que las especies se distribuyan en ciertos sitios y no en otros (Flores Rivas 2001). Particularmente, se ha indicado que la germinación y emergencia de plántulas difiere según las diferentes formas de vida y que esto explicaría los patrones de distribución detectados en zonas áridas (Flores Rivas 2001).

Bajo estas ideas, se asumió que la variación en abundancia de *E. chiotilla* a lo largo de la cronosecuencia es el resultado de establecimiento diferencial en cada una de las superficies edáficas dado los requerimientos fisiológicos para procesos como germinación de semillas y supervivencia de plántulas. En este contexto se esperaba que: 1) en cada superficie edáfica los individuos jóvenes de *E. chiotilla* se encontraran asociados significativamente a los sitios bajo la copa de otras especies de plantas (potenciales plantas nodrizas), 2) en las superficies con menor desarrollo edáfico se encontrará el mayor número de individuos jóvenes establecidos de *E. chiotilla*, 3) en cada superficie edáfica la emergencia y supervivencia de plántulas fuera más alta en los sitios bajo la copa de otras especies de plantas que en los espacios abiertos y 4) la emergencia y supervivencia de plántulas de *E. chiotilla* fuera significativamente más alta en las superficies de menor desarrollo edáfico (con potenciales hídricos más altos y por lo tanto con menor estrés hídrico), que en los suelos que presentan un mayor desarrollo edáfico (con potenciales hídricos bajos y por lo tanto con mayor estrés hídrico). De acuerdo a estas predicciones, un aumento en la entrada de agua en las superficies más antiguas disminuirá el estrés hídrico y como consecuencia la emergencia y supervivencia de plántulas serán más altas bajo la copa de las plantas nodrizas.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El sitio de estudio es un abanico aluvial en la Barranca de Muchil (18° 14'; 18° 12' N y los 97° 07'; 97° 09' W), localizado en San Rafael, municipio de

Coxcatlán (Puebla, México) (Fig1). En San Rafael, la temperatura anual promedio es de 18 °C y la precipitación promedio de 395 mm anuales (Valiente 1991).

El abanico presenta un escalonamiento en dirección norte-sur como consecuencia de la tectónica local y la erosión hídrica en una franja del mismo de 100 x 740 metros transversales al depósito aluvial. Este sector del abanico se caracteriza por presentar el mismo material parental y estar afectado por las mismas condiciones climáticas (Fernández 1999). Presenta cuatro superficies edáficas que han sido resultado de procesos de erosión y pedogénesis diferencial (Fernández 1999, Medina-Sánchez 2000). La vegetación que caracteriza al abanico corresponde a una Selva Baja Caducifolia. En la tabla 1 se indican las principales características diferenciales asociadas a los suelos y a la vegetación de las cuatro superficies edáficas que conforman la cronosecuencia.

Densidad, estructura poblacional y asociación cactus-nodriza

En abril-mayo de 1999 y en cada una de las cuatro superficies edáficas se seleccionaron al azar cuatro cuadrantes de 500 m² (10 x 50 m). Cada individuo de *Escontria chiotilla* presente en cada cuadrante fue marcado, registrándose la longitud del vástago principal, el número de ramificaciones y su asociación con otras especies. Se consideró asociado a todo individuo cuya base quedaba incluida en la proyección vertical de la copa de otra especie. La población de *E. chiotilla* se subdividió en 12 categorías de tamaño, teniendo en cuenta la longitud del vástago y el número de ramificaciones (Tabla 2).

Se calculó el porcentaje total y por clase de tamaño de individuos asociados y no asociados. En cada uno de los cuadrantes, y para cada superficie edáfica, se registró la cobertura de todas las especies presentes (y el espacio sin cubierta vegetal), con el objetivo de poner a prueba la hipótesis nula de que el número de individuos de *E. chiotilla* encontrados bajo la copa de las diferentes especies arbustivas es una función de la cobertura relativa de cada una de ellas. La densidad fue expresada como el número de individuos por 500 m².

Experimentos de establecimiento: germinación de semillas

Con el fin de evaluar los efectos del tipo de superficie edáfica y del microambiente sobre la germinación de semillas de *E. chiotilla* se realizó un experimento factorial en el que se evaluaron los efectos de tres factores: tipo de superficie edáfica, microambiente y depredación. El factor depredación se consideró debido a que se detectaron diferencias en los ensambles de roedores en las cuatro superficies edáficas (Resendiz 1998) y se desconocía el efecto de estas variaciones en la depredación de semillas de *E. chiotilla*. El factor superficie edáfica contempló cuatro niveles: superficie edáfica I, superficie edáfica II, superficie edáfica III y superficie edáfica IV. Tres niveles fueron considerados para el factor microambiente: nodriza I, nodriza II y espacios abiertos. La "nodriza I" correspondió a *Mimosa luisana*, especie con la que *E. chiotilla* se asoció más de lo que se esperaría de acuerdo a su cobertura tanto en la superficie IV como en la III. Además, esta especie se encuentra en las superficies edáficas I y II. La "nodriza II" fue la especie con mayor cobertura en cada superficie: *Fouquieria formosa* (superficie I), *Bursera morelensis* (superficie II), *Cercidium praecox* (superficie III) y *Ziziphus pedunculata* (superficie IV) (ver resultados). Se consideró como espacio abierto a toda superficie libre de especies leñosas. Por último, el factor depredación contempló dos niveles: exclusión de depredadores y sin exclusión de depredadores (Tabla 3). La exclusión de depredadores (vertebrados e invertebrados) se realizó mediante un cerramiento con jaulas metálicas de 30 x 15 x 10 cm (con orificios de malla de 5 mm) a la que se les agregó una resina natural para impedir el paso de hormigas (tangle foot).

En un segundo experimento factorial se evaluó la importancia de la adición de agua en la germinación de semillas en cada superficie edáfica. Se consideraron tres factores: superficie edáfica, adición de agua y depredación. El factor tipo de superficie edáfica contempló cuatro niveles: superficie edáfica I, superficie edáfica II, superficie edáfica III y superficie edáfica IV. Dos niveles fueron considerados para el factor adición de agua: "año normal" y "año excepcionalmente lluvioso". Por último, el factor depredación contempló dos niveles: exclusión de

depredadores y sin exclusión de depredadores (Tabla 4). La adición de agua se realizó con el fin de simular un año excepcionalmente lluvioso. Se simularon precipitaciones 200 mm más elevadas de las que ocurrieron naturalmente. Estas se distribuyeron siguiendo el patrón anual de precipitaciones descrito para el Valle de Tehuacán (Valiente 1991). Para ello se adicionaron 274.89 cm³ tres veces (coincidente con los meses de mayores precipitaciones) y 186.14 cm³ cuatro veces (coincidente con los meses de menor precipitación). El riego se realizó cada 20 días y durante el período de lluvias de 2000 (junio-noviembre). Al igual que en el primer experimento la exclusión de depredadores (vertebrados e invertebrados) se realizó mediante un cerramiento con jaulas metálicas con las mismas características.

Ambos experimentos fueron montados en junio de 2000. Se registró, cada 20 días, la emergencia de plántulas desde junio hasta noviembre del mismo año. En ambos experimentos cada tratamiento contempló cuatro réplicas por tratamiento. Se colocaron lotes de 200 semillas en la mitad de una superficie de 40 x 20 cm, sin modificar las características del suelo. La otra mitad de dicha superficie sirvió para evaluar el reclutamiento en campo a partir de semillas que hubieran estado formando parte del banco y por lo tanto como control de la adición de semillas. Este procedimiento se realizó para no perturbar las condiciones del suelo en donde las semillas fueron puestas a germinar. Las semillas utilizadas en ambos experimentos provinieron de un mismo lote de 40523 semillas extraídas de un total de 272 frutos cosechados en la población en abril-mayo de 2000. La capacidad germinativa de las mismas fue de 19.7% ± 1.94 y se evaluó mediante un experimento en el que 10 lotes de 200 semillas cada uno, fueron puestos a germinar en condiciones de laboratorio durante 30 días. En ambos experimentos, la variable de respuesta fue el número de semillas germinadas y el criterio para considerar a una semilla germinada fue la aparición de los cotiledones. Cada 20 días se contabilizaron las nuevas plántulas emergidas, las cuales no fueron extraídas. Las mismas fueron registradas sobre una lámina de acetato con el fin de evaluar su supervivencia después de un año.

Experimentos de establecimiento: supervivencia de plántulas

La supervivencia de plántulas se evaluó a partir de dos fuentes de información. Por un lado, se siguió la supervivencia de las plántulas emergidas en los experimentos arriba descritos a partir de noviembre de 2000 hasta mayo del 2001. Así, obtuvimos el número de plántulas sobrevivientes al año por cada 200 semillas.

Por otro lado, la supervivencia de plántulas fue evaluada a partir de plántulas transplantadas desde el laboratorio. A partir del mismo lote de semillas utilizadas en el experimento de germinación, se produjeron plántulas en laboratorio las que fueron trasladadas al campo. Las plántulas fueron mantenidas durante un mes en condiciones de laboratorio a fotoperíodo normal, temperatura ambiente y sobre un sustrato de arena. En el campo, lotes de 20 plántulas fueron colocados en una superficie de 20 x 20 cm. Los factores evaluados fueron micrositio (bajo copa de *M. luisana* y en espacios abiertos) y superficie edáfica (superficie edáfica I, II, III y IV). Una vez transplantadas se registraron sobre una lámina de acetato y se monitorearon cada dos meses desde junio del 2000 a junio del 2001.

Análisis estadístico

La densidad de individuos (número de individuos por cada 500 m²) se comparó entre superficies edáficas mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis debido a que no se cumplieron los supuestos del ANOVA (Sokal y Rohlf 1979). Utilizamos el Gráfico de Caja de Tukey con el fin de conocer entre qué superficies edáficas existían diferencias.

Para evaluar si los individuos de *E. chiotilla* se encuentran asociados a la cubierta vegetal o a los espacios abiertos se utilizó una prueba de Chi cuadrado de ajuste a proporciones teóricas (Sokal y Rohlf 1979).

A fin de conocer si el número de individuos de *E. chiotilla* asociados a especies arbustivas es una función de la cobertura relativa de estas, se realizó

una prueba de Chi cuadrado de ajuste a proporciones teóricas (Sokal y Rohlf 1979) y posteriormente la prueba Z de Bonferroni (con un nivel de confianza de 0.05), con el fin de establecer qué especies contribuyen en mayor medida al valor de Chi cuadrado y de esta manera conocer cuáles son las especies con las que los individuos de *E. chiotilla* se asocian más de lo que se esperaría por azar (Alldredge & Ratti 1992). Debido a que existieron frecuencias esperadas de individuos menores que cinco (requisito necesario para mantener la robustez de la prueba de Chi cuadrado), se aplicó una prueba de aleatorización con el fin de establecer el nivel de significación exacto del valor del estadístico de prueba obtenido (Potvin & Roff 1993, Manly 1997). Se generaron 10000 juegos de datos al azar y calculamos para cada uno el estadístico de prueba Chi cuadrado. El nivel de significación fue calculado como la proporción de valores de Chi cuadrado para los datos aleatorizados que fueron iguales o mayores que el valor de Chi cuadrado calculado para los datos observados (Manly 1997). La aleatorización consistió en ubicar el número total de cactus observados en los diferentes microambientes.

Para los datos obtenidos de los experimentos de establecimiento, se pusieron a prueba diferentes modelos log-lineales a fin de evaluar a cual de ellos se ajustan mejor los datos referidos a número de semillas germinadas. Este análisis permitió evaluar el efecto de cada uno de los términos incluidos en los diferentes modelos: los efectos de los factores, así como las interacciones entre los mismos. Si un modelo se ajusta a los datos implica que cada uno de los términos incluidos en el mismo es significativo. El ajuste de los datos al modelo se hizo mediante una prueba de Chi cuadrado. La selección del mejor modelo se hizo de acuerdo a Wilkinson *et al.* (1992).

La comparación de los porcentajes de supervivencia de plántulas entre tratamientos para el experimento en el que se introdujeron plántulas al campo, se realizó utilizando la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis debido a que no se cumplían los supuestos del ANOVA (Sokal y Rohlf 1979).

RESULTADOS

Densidad y estructura de tamaños

La densidad de individuos de *E. chiotilla* varió significativamente entre superficies edáficas ($KW= 12.658$, $p= 0.005$). La densidad fue más alta en la superficie III (64.25 ± 8.66), y no difirió significativamente de la de la superficie IV (34.5 ± 6.71) (Fig. 2). La densidad de individuos de *E. chiotilla* registrada para las superficies edáficas I (0.5 ± 0.29 , dos individuos) y II (0.5 ± 0.5 , dos individuos) fue baja y no difirió significativamente entre estas pero sí de las de las superficies III y IV (Fig. 2).

En las superficies III y IV se registraron individuos de todas las clases de tamaño consideradas, mientras que en las superficies I y II sólo individuos juveniles (Fig.3). En general el mayor número de individuos por clase de tamaños se registró en la superficie III (Tabla 2). En la superficie III, las mayores frecuencias correspondieron a individuos de tamaños menores (renuevos), disminuyendo para individuos juveniles y adultos (Fig. 3). En la superficie IV, se reconocen tres picos en el número de individuos por clases de tamaño. Estos están asociados a los renuevos de menor tamaño (clases 1 y 2), renuevos de mayor tamaño (clases 4 y 5) y adultos (10, 11 y 12) (Fig. 3).

Asociación cactus-nodriza

El mayor porcentaje de individuos asociados a la copa de una especie leñosa se registró en las superficie III (96.1%) (Fig. 4). Tanto en la superficie I como en la II, los individuos estuvieron asociados a *M. luisana* (uno en cada superficie, de un total de dos). Debido al bajo número de individuos presentes en las superficies más antiguas, el patrón de asociación cactus-nodriza se analizó para las superficies más jóvenes (superficie III y superficie IV).

En las superficies edáficas III y IV el número de individuos asociados dependió de la clase de tamaño (superficie III: $\chi^2= 80.17$, $p< 0.001$; superficie IV: $\chi^2= 73.58$, $p< 0.001$). En ambas superficies el 100 % de los individuos de *E.*

chiotilla de las clases 1 a la 5 se encontrados asociados con otras especies. A partir de la clase 6 los porcentajes de individuos asociados difirieron entre superficies. En la superficie III los individuos adultos reproductivos (clase 11 y 12) se encontraron asociados con otras especies, mientras que en la superficie IV no se registraron individuos de estas clases de tamaño asociados con otras especies de leñosas (Fig. 5).

En la superficie III y IV los individuos se encontraron asociados significativamente a los sitios bajo la copa de plantas leñosas, más que a los espacios abiertos (superficie III: $X^2= 17.57$, $p< 0.001$; superficie IV: $X^2= 20.86$, $p<0.0013$). En ambas superficies los individuos de *E. chiotilla* se asociaron significativamente más a algunas especies de leñosas que a otras. El valor de X^2 para la superficie III fue de 111.13 y su valor de significación calculado a partir de aleatorización fue 0.0001, mientras que para la superficie IV el valor de X^2 fue de 113.79 y el valor de significación, por aleatorización, de 0.0001 (Tabla 5 y 6).

En la superficie III *E. chiotilla* se asoció, más de lo que se esperaría de acuerdo a la cobertura relativa, con el 23.81 % de las especies. Estas especies fueron *Mimosa luisana*, *Zizyphus pedunculata*, *Fouquieria formosa*, *Acacia cochliacantha* y *M. polyantha*. A pesar de que *Cercidium praecox* presentó la mayor cobertura (25.42 %) y un alto número de individuos de *E. chiotilla* asociados a su copa (40 individuos, 20.41%), este número fue menor de lo que esperaríamos de acuerdo a su cobertura relativa (Tabla 5).

En la superficie IV los individuos de *E. chiotilla* se encontraron asociados más de lo que se esperaría de acuerdo a la cobertura relativa con el 34.78 % de las especies. Estas especies fueron *Ceiba parvifolia*, *A. cochliacantha*, *M. luisana*, *B. aptera*, *Viguiera sp.*, *M. polyantha*, *Opuntia pilifera* y *Pachycereus hollianus*. Si bien *Z. amolle* presentó la mayor cobertura en esta superficie, se registraron menos individuos de *E. chiotilla* bajo su copa de lo que esperaríamos de acuerdo a su cobertura vegetal (Tabla 6).

De las diez especies que son compartidas entre las dos superficies, *A. cochliacantha*, *M. luisana* y *M. polyantha* presentaron asociados más individuos de *E. chiotilla* de lo que se esperaría por azar. Otras cinco especies (*C. parvifolia*, *Vebesina sp.*, *Z. pedunculata*, *Bursera aptera* y *O. pilifera*) presentaron individuos de *E. chiotilla* asociados a su copa, pero en una superficie más de lo que esperaríamos por azar y en la otra menos. Las otras dos especies presentaron menos individuos asociados de lo que esperaríamos de acuerdo a su cobertura o nunca presentaron individuos asociados a su copa (Tabla 5 y 6).

Germinación de semillas

En ambos experimentos el número de semillas germinadas fue muy bajo e inferior al obtenido en condiciones de laboratorio para el mismo lote de semillas (Tabla 7 y 8). No se registraron, durante el período de estudio, plántulas naturalmente emergidas en los cuadrantes de control a la adición de semillas.

No se registraron semillas germinadas en ningún tratamiento que incluyó como nivel del factor microambiente al espacio abierto (tratamientos del 17 al 24). Tampoco se registraron semillas germinadas en los tratamientos que incluyeron la combinación de los niveles superficie I y II (factor: tipo de superficie edáfica) con el nivel sin exclusión de depredadores (factor: depredación) (tratamientos 5, 6, 13 y 14) y en el tratamiento 10 (superficie II, nodriza II y con exclusión de depredadores) (Tabla 7 y 8).

El número de semillas germinadas fue afectado significativamente por la depredación, el microambiente y el tipo de superficie edáfica, así como por la interacción entre depredación y tipo de superficie edáfica y depredación y microambiente ($X^2= 11.9$, $p= 0.45$).

En el experimento en el que se evaluaron los efectos de la adición de agua, la depredación y el tipo de superficie edáfica, el número de semillas germinadas fue afectado significativamente por los tres factores considerados y por la interacción entre depredación y adición de agua y depredación y superficie

edáfica. El factor que más explicó la variación en el número de semillas germinadas fue el tipo de superficie edáfica ($X^2= 2.26$, $p= 0.32$).

Supervivencia de plántulas

Como ya se indicó, se analizó la supervivencia de plántulas a partir de dos fuentes de información. Las plántulas que habían emergido hasta noviembre de 2000 en los dos experimentos diseñados para evaluar los efectos sobre la emergencia de plántulas, fueron seguidas hasta que las mismas cumplieran un año desde que las semillas fueron puestas a germinar. Por otro lado, se introdujeron plántulas al campo y se las siguió por un año.

En el experimento en que se evaluaron los efectos del microambiente, la depredación y el tipo de superficie edáfica sólo sobrevivieron plántulas luego de un año en las superficies edáficas III y IV y asociadas a la copa de nodrizas (Tabla 9). La supervivencia de plántulas fue afectada por el microambiente, la depredación y el tipo de superficie edáfica ($X^2= 2.27$, $p= 0.81$).

Por su parte, en el experimento en el que se evaluaron los efectos de la adición de agua, el tipo de superficie edáfica y la depredación, sólo sobrevivieron plántulas en las superficies edáficas III y IV (Tabla 10). La supervivencia fue afectada por los tres factores. El factor que más explicó la variación en la supervivencia de plántulas fue el tipo de superficie edáfica ($X^2= 5.95$, $p=0.82$).

El porcentaje de plántulas sobrevivientes luego de un año de haber sido introducidas al campo varió entre tratamientos ($KW= 21.36$, $p= 0.003$). Todas las plántulas transplantadas a los espacios abiertos murieron a los dos meses. Sólo se registraron plántulas sobrevivientes a un año en las superficies III ($5 \% \pm 2.04$) y IV ($3.75 \% \pm 1.25$). Las plántulas de la superficie I sobrevivieron hasta el sexto mes, mientras que todas las plántulas habían muerto en la superficie II para esa fecha. En enero del 2001 todas las plántulas de ambas superficies (I y II) habían muerto.

DISCUSIÓN

Las interacciones positivas y negativas entre plantas han sido reconocidas como importantes fuerzas que estructuran las comunidades. Así, facilitación y competencia no ocurren independiente una de otra, ya que pueden operar entre las mismas especies y en la misma comunidad (Callaway & Walker 1997, Bertness & Leonard 1997).

Un individuo es facilitado cuando procesos de su ciclo de vida como supervivencia, crecimiento y reproducción se favorecen por el hecho de crecer asociado a la copa de otras especies (Callaway 1995). Este tipo de interacción ha sido particularmente estudiada en los desiertos de Norteamérica y referidos en términos generales como el fenómeno de la planta nodriza (Niering *et al.* 1963, Turner *et al.* 1966, Steenbergh & Lowe 1969, Steenbergh & Lowe 1977, Jordan & Nobel 1981, Hutto *et al.* 1986, Valiente-Banuet *et al.* 1991a, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Arriaga *et al.* 1993, Suzán *et al.* 1996). Parte de la evidencia principal de este patrón de asociación está relacionada con el hecho de que muchas plántulas y juveniles crecen asociados a adultos de otras especies (Callaway 1995).

De acuerdo a nuestros resultados, un alto porcentaje de individuos de *Escontria chiotilla* se encuentra asociado a otras especies de plantas leñosas. El 100% de los individuos menores de 30 cm presentes en las superficies con menor desarrollo edáfico (clases de tamaño 1, 2, 3, 4 y 5, el 61 % de los individuos marcados) se encontró asociado a una planta nodriza potencial. Los resultados de los experimentos de establecimiento apoyan este patrón de asociación ya que se detectó germinación de semillas y supervivencia de plántulas de *E. chiotilla* bajo la copa de plantas nodrizas y no en los espacios sin cubierta vegetal. A medida que los individuos de *E. chiotilla* aumentaron en tamaño, los porcentajes de asociación disminuyeron. Esto indicaría que la asociación cactus-nodriza depende del estadio del ciclo de vida de las especies interactuantes (Callaway & Walker 1997) y que a medida que los individuos pasan a otros estadios del ciclo de vida la interacción

cactus-nodrizas cambiaría de una interacción positiva a una de tipo negativa (Valiente-Banuet *et al.* 1991b, Flores *et al.* 1994).

La asociación de *E. chiotilla* con algunas especies de plantas leñosas no es una función de la cobertura relativa de estas, es decir se encontraron más individuos de *E. chiotilla* de lo que se esperaría por azar creciendo bajo la copa de estas especies. Existen especies comunes a las superficies edáficas más jóvenes con las que *E. chiotilla* se asocia siempre más de lo que esperaríamos por azar (*Acacia cocliacantha*, *Mimosa luisana* y *M. polyantha*), con otras se asocia más de lo que se esperaría por azar en una superficie y en la otra no y por último con otras especies nunca se asocia positivamente.

Hutto *et al.* (1986) detectaron más plántulas de *Carnegiea gigantea* creciendo bajo la copa de plantas nodrizas de lo que se esperaría por azar, mostrando evidencia de especificidad en la asociación. Por el contrario Steenberg & Lowe (1969), detectaron que la asociación de *C. gigantea* con las plantas nodrizas fue el resultado de las frecuencias relativas de estas en la comunidad, indicando que la asociación no se debe a características particulares de las especies sino a los cambios físicos en las condiciones ambientales que ellas provocan.

Los resultados muestran evidencia de especificidad en la asociación *E. chiotilla*-planta nodriza. Así, posiblemente las características peculiares de las especies con las que se asocia positivamente o con las que no se asocia podrían explicar el patrón de asociación detectado (Callaway 1998). Uno de los mecanismos de facilitación que explica los altos niveles de asociación detectados entre cactáceas y sus nodrizas está relacionado con la protección contra la radiación, lo que permite mayor disponibilidad de humedad en los sitios bajo la copa de las plantas leñosas que en los espacios abiertos (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991). En este contexto, ciertas plantas nodrizas proveerían mayor humedad bajo sus copas por presentar características más favorables para ello y relacionadas con la forma de vida, arquitectura, tamaño, fenología foliar, entre otras. Asociaciones espaciales negativas podrían deberse a interacciones

antagónicas, como la que ha sido descrita para *Ambrosia dumosa* y *Larrea tridentata* (Mahall & Callaway 1991). Por último, el patrón de asociación puede estar evidenciando diferencias en los efectos negativos entre especies que proveen efectos positivos similares (Callaway 1998) en el entendimiento de que facilitación y competencia ocurren en los mismos sistemas y entre las mismas especies (Callaway & Walker 1997).

A una escala espacial mayor, se detectaron diferencias en el establecimiento entre las cuatro superficies edáficas. Las diferencias significativas detectadas en la densidad entre superficies se expresaron en los patrones de asociación. En las superficies I y II se registraron dos de las tres especies con las cuales *E. chiotilla* se asoció más de lo que esperaríamos por azar (en la superficie III y IV) y tres especies que presentaron individuos asociados a su copa pero que cambiaron su importancia como nodrizas en las superficies III y IV. En el primer grupo de especies se encuentran *M. luisana* y *A. cochliacantha* en la superficie I, mientras que en la superficie II a *M. luisana* y *M. polyantha*. En el segundo grupo de especies se encuentran *Ceiba parvifolia*, *Bursera aptera* y *Opuntia pilifera* en la superficie I y *O. pilifera*, *B. aptera* y *Ziziphus pedunculata* en la superficie II. Por lo tanto, a pesar de que en las superficies con mayor desarrollo edáfico se detectaron especies con las que *E. chiotilla* se asocia positivamente (*M. luisana* estuvo presente en las cuatro superficies) no se registraron individuos menores a 30 cm en ninguna de ellas. A pesar de haber adicionado semillas, plántulas y agua en las superficies más antiguas, y haber obtenido germinación, ninguna plántula sobrevivió luego de un año. Si bien McAuliffe (1991) detectó ausencia de regeneración de *Idria columnaris* y *Pachycereus pringlei* en terrazas aluviales antiguas, esta ausencia de regeneración podría deberse a que la principal planta nodriza, *Viguiera sp.*, también estaba ausente.

Los patrones de asociación espacial detectados, así como los resultados de los experimentos, apoyan la idea principal de que las variaciones en la abundancia de esta especie a lo largo de la cronosecuencia están directamente relacionadas con el establecimiento. De acuerdo a lo esperado, los individuos juveniles se

encontraron asociados a la copa de ciertas especies de plantas leñosas, registrándose germinación de semillas y supervivencia de plántulas sólo bajo la copa de las plantas nodrizas. Pero este patrón sólo fue registrado en suelos con menor desarrollo edáfico a pesar de que las nodrizas se encontraron presentes en las cuatro superficies edáficas estudiadas. Si bien *E. chiotilla* depende de plantas nodrizas para poder establecerse, la presencia de estas no implica que el establecimiento ocurrirá.

Como ya se indicó, las superficies I y II presentan suelos con un mayor desarrollo pedogénico evidenciado por la presencia de texturas finas, mayor cantidad de arcillas y la presencia de horizontes petrocálcicos. En contraposición las superficies III y IV presentan suelos menos desarrollados que se caracterizan por presentar texturas gruesas, baja cantidad de arcillas y ausencia de horizontes petrocálcicos (Medina-Sánchez 2000). Directamente relacionado con estas características, los suelos más jóvenes presentaron tasas mayores de infiltración de agua y velocidad de pérdida de humedad menor a 5 cm del suelo (Medina-Sánchez 2000).

Las variaciones superficiales en los potenciales hídricos de los suelos parecen ser importantes para las plantas (Schlesinger *et al.* 1987). Estudios sobre el desempeño de *Larrea tridentata* en diferentes superficies edáficas del desierto de Mojave, han mostrado que las características de los suelos explican los diferentes patrones estacionales en el uso del agua y en la actividad fisiológica de esta especie (Hamerlynck *et al.* 2000). Combinaciones de horizontes superficiales y sub-superficiales pueden jugar un papel importante en la determinación de las relaciones planta-agua en los desiertos (Hamerlynck *et al.* 2000).

En síntesis, *E. chiotilla* al igual que otros cactus, se encuentra asociada a suelos con texturas gruesas, en los que esperaríamos potenciales hídricos más altos (Parker 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Fernández 1999, Medina-Sánchez 2000, Pavón *et al.* 2000). En este trabajo se presentó evidencia de que esta distribución diferencial podría explicarse con base en los patrones de establecimiento de esta especie, dado los requerimientos hídricos necesarios para

procesos como germinación de semillas y supervivencia de plántulas. Si bien el proceso de facilitación es importante para el establecimiento de este cactus, parece estar subordinado al factor suelo que emerge así como un factor principal que permitiría explicar la distribución y abundancia de este cactus a escala del paisaje.

REFERENCIAS

- Arriaga, L. Moya, Y., Díaz, S. y Cancino, J. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern México. *Journal of Vegetation Science*, 4: 349-356.
- Allredge, J.R. & Ratti, J.T. 1992. Further comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *Journal of Wildlife Management*, 56(1): 1-9.
- Bertness, M.D. & Leonard, G.H. 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology*, 78: 1976-1989.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4): 306-349.
- Callaway, R.M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos*, 82: 202-207.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78: 1958-1965.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México. 103 pp.
- Flores-Martínez, A., Ezcurra, E. & Sánchez-Colón, S. 1994. Effects of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology*, 82: 325-330.
- Flores Rivas, J.D. 2001. Dinámica de establecimiento de plantas de diferentes formas de vida del desierto de Tehuacán, México. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología, A.C.

- Hamerlynck, E.P., McAuliffe, J.R. & Smith, S.D. 2000. Effects of surface and subsurface soil horizons on the seasonal performance of *Larrea tridentata* (creosotebush). *Functional Ecology*, 14: 596-606.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plant*. Academic Press.
- Hutto, R.L., McAuliffe, J.R. & Hogan, L. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *The Southwestern Naturalist*, 31(4): 469-476.
- Jordan, P.W. & Nobel, P.S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, 62: 901-906.
- Mahall, B.E. & Callaway, R.M. 1991. Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 88: 874-876.
- Manly, B.F.J. 1997. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. Chapman & Hall.
- 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: 111-148.
- Medina-Sanchez, J. 2000. 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 Tehuacan. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Niering, W.A., Whittaker, R.H. y Lowe, C.H. 1963. The saguaro: a population in relation to environments. *Science*, 142: 15-23.

- Parker, K.C. 1988. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Vegetatio*, 78: 125- 140.
- Parker, K.C. 1991. Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. *Journal of Biogeography*, 18: 151-163.
- Pavon, N.P., Hernández-Trejo, H. & Rico-Gray, V. 2000. Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid valley of Zapotitlán, México. *Journal of Vegetation Science*, 11: 39-42.
- Potvin, C. & Roff, D.A. 1993. Distribution – free and robust statistical methods: viable alternatives to parametric statistics? *Ecology*, 76: 1617-1628.
- Resendiz, M.R. 1998. Distribución y abundancia de roedores en el sistema aluvial de la Barranca de Muchil, valle de Tehuacan-Cuicatlán, Puebla, México. Tesis de licenciatura. Universidad Sinón Bolívar. México. 67pp
- Rojas-Martínez, A. y Valiente Banuet, A. 1996. Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica de México*, 67: 1-23.
- Schlesinger, W. H., Fonteyn, P.J. & Marion, G.M. 1987. Soil moisture content and plant transpiration in the Chihuahuan desert of New Mexico. *Journal of Arid Environments*, 12: 119-126.
- Sokal, R.R. y Rohlf, J.F. 1979. *Bioestadística: principios y procedimientos*. Ed. Blume.
- Steenbergh, W.F. & Lowe, C.H. 1969. Critical factors during the first year of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument. *Ecology*, 50: 825-834.
- Steenbergh, W.F. & Lowe, C.H. 1977. *Ecology of the Saguaro II : Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant*. National Park Service Scientific Monograph 8. Washington DC.

- Suzán, H., Nabhan, G.P. & Patten, D.T. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*, 7: 635-644.
- Turner, R. M., Alcorn, S. M., Olin, G. & Booth, J. A. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *The Botanical Gazette*, 127 (2-3) : 95-102.
- Valiente, L. 1991. Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán, Puebla México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, 61 pp.
- Valiente-Banuet, A. 1991. Dinámica del establecimiento de cactáceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodriza en desiertos. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valiente-Banuet, A. & 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, México. *Journal of Ecology*, 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Núñez, H., Barnard, G. & Vazquez, E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 2: 15-20.
- Valiente-Banuet, A., Vite, F. & Zavala, A. 1991b. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, 2: 11-14.
- Valiente-Banuet, A., Dávila, P., Ortega, R. J., Arizmendi, M. del 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.

Wilkinson, L., Hill, M.A., Miceli, S., Birkenbeuel, G. & Vang, E. 1992. Systat for windows: Statistics. Version 5 edition. SYSTAT, Inc.

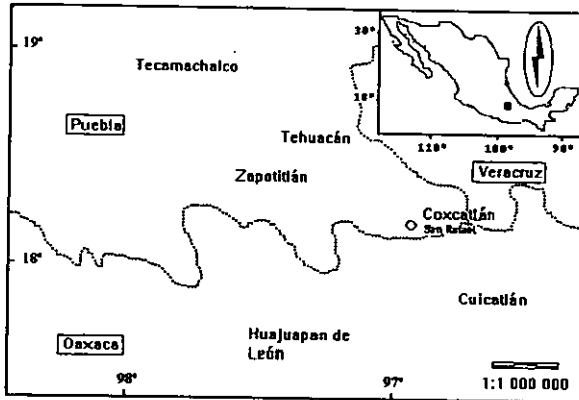


Fig. 1. Área de estudio (Modificado de Rojas-Martínez *et al.* 1999).

Tabla 1. Principales características diferenciales de las cuatro superficies en el abanico aluvial de la barranca de Muchil (Tomado de Fernández 1999 y Medina-Sánchez 2000).

Superficie	Características	Propiedades	Vegetación
Edáfica	Edáficas	hídricas	
I	Estructura desarrollada Suelo somero Horizonte petrocálcico Acumulación de arcillas Colores oscuros Suelos de edad relativa mayor	Mayor tasa de pérdida de humedad Menor tasa de infiltración	<i>Fouquieria formosa</i> <i>Bursera aptera</i> <i>Mimosa polyantha</i> <i>Ceiba parvifolia</i> <i>Manihotoides pauciflora</i> <i>Senna wislisenii</i> <i>Mimosa luisana</i> <i>Sanvitalia fruticosa</i>
II	Estructura desarrollada (menor que la anterior) Suelo esquelético Horizonte petrocálcico Acumulación de arcillas Color café grisáceo Suelos de edad relativa mayor que III y IV	Mayor tasa de pérdida de humedad Menor tasa de infiltración	<i>Bursera morelensis</i> <i>Mimosa polyantha</i> <i>Fouquieria formosa</i> <i>M. luisana</i> <i>Castella tortuosa</i> <i>Senna wislisenii</i> <i>Stenocereus stellatus</i> <i>Bursera aptera</i>
III	Estructura poco desarrollada Textura arenosa Suelo profundo Sin horizonte petrocálcico Sin acumulación de arcillas Color café-amarillento Suelo de edad relativa mayor que IV	Menor tasa de pérdida de humedad Mayor tasa de infiltración	<i>Escontria chiotilla</i> <i>Stenocereus stellatus</i> <i>Mimosa polyantha</i> <i>M. luisana</i> <i>Cercidium praecox</i> <i>Ziziphus pedunculata</i> <i>Bursera aptera</i> <i>Opuntia pilifera</i>
IV	Sin formación de agregados Textura arenosa Suelo profundo Sin horizonte petrocálcico Sin acumulación de arcillas Color café amarillento Suelo relativamente más joven	Menor tasa de pérdida de humedad Mayor tasa de infiltración	<i>Pachycereus weberi</i> <i>Senna wislisenii</i> <i>Mimosa polyantha</i> <i>M. luisana</i> <i>Bursera aptera</i> <i>Ceiba parvifolia</i> <i>Coursetia caribaea</i> <i>Echynopterys egladulosa</i>

Tabla2. Clases de tamaño, longitud del vástago (m) y número de ramas (media \pm error estándar) de *E. chiotilla*.

Clase	Longitud vástago	Estadio	Ramas
1	0-0.05	Renuevo	0
2	0.051-0.100	Renuevo	0
3	0.101-0.150	Renuevo	0
4	0.151-0.200	Renuevo	0.04 \pm 0.03
5	0.201-0.300	Renuevo	0.04 \pm 0.03
6	0.301-0.500	Juvenil	0.15 \pm 0.07
7	0.501-0.800	Juvenil	0.27 \pm 0.11
8	0.801-1.000	Juvenil	0.47 \pm 0.19
9	1.001-2.000	Juvenil	1.43 \pm 0.42
10	2.001-3.000	Juvenil	2.82 \pm 0.43
11	3.001-5.000	Adulto	14 \pm 1.54
12	>5.001	Adulto	20.99 \pm 1.96

Tabla 3. Tratamientos (1 al 24) considerados en el experimento en que se evaluaron los efectos de la superficie edáfica, el microambiente y la depredación sobre la germinación de semillas de *E. chiotilla*. Nodriz I: *Mimosa luisana*, Nodriz II: Especie más abundante en cada superficie.

		Microambiente					
		Nodriz I		Nodriz II		Espacio Abierto	
		Si	No	Si	No	Si	No
Exclusión depredadores							
	I	1	5	9	13	17	21
Superficie	II	2	6	10	14	18	22
Edáfica	III	3	7	11	15	19	23
	IV	4	8	12	16	20	24

Tabla 4. Tratamientos (1 al 16) considerados en el experimento en el que se evaluaron los efectos de la superficie edáfica, la adición de agua y la depredación sobre la germinación de semillas de *E. chiotilla*.

		Adición de agua			
		Con		Sin	
		Si	No	Si	No
Exclusión depredadores					
	I	1	5	9	13
Superficie	II	2	6	10	14
Edáfica	III	3	7	11	15
	IV	4	8	12	16

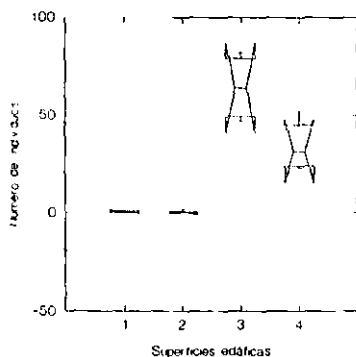


Fig. 2. Gráfico de Caja de Tukey donde se observan las diferencias en densidad de *E. chiotilla* entre las cuatro superficies edáficas. 1: superficie I, 2: superficie II, 3: superficie III y 4: superficie IV.

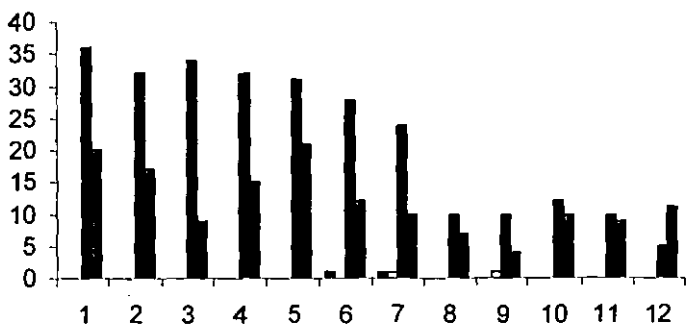


Fig. 3. Número de individuos de *E. chiotilla* (y) en cada clase de tamaño (x), según cada superficie edáfica. Barras negras: superficie I, barras blancas: superficie II, barras con rayas horizontales: superficie III, barras con rayas inclinadas: superficie IV.

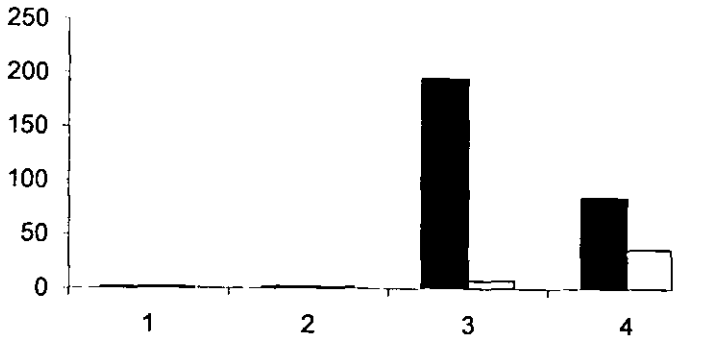


Fig. 4. Número de individuos (y) asociados (barra negra) y no asociados (barra blanca) de *E. chiotilla*, en cada una de las cuatro superficies edáficas (x). 1: Superficie I, 2: Superficie II, 3: Superficie III y 4: Superficie IV.

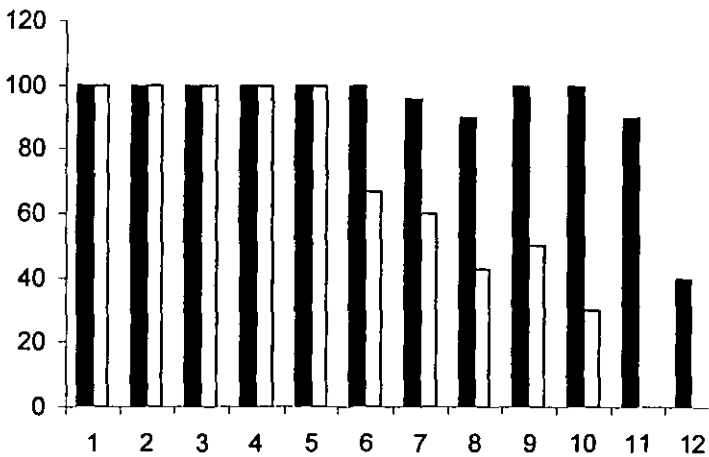


Fig. 5. Porcentaje de individuos de *E. chiotilla* asociados (y) según cada clase de tamaño (x), en las superficies III (barra negra) y IV (barra blanca).

Tabla 5. Cobertura de las especies, número de individuos de *E. chiotilla* observados y esperados bajo la copa de cada especie y límite superior e inferior (intervalo de confianza) de acuerdo a la prueba Z de Bonferroni para la Superficie III.

	Cobertura	observados	esperados	l.inferior	l.superior	Asociación
<i>Cercidium praecox</i>	0.254	40	57.74	0.205126	0.205131	-
<i>Mimosa luisana</i>	0.052	33	11.88	0.169229	0.169233	+
<i>Zizyphus amolle</i>	0.117	31	26.49	0.1589721	0.1589766	+
<i>Fouquieria formosa</i>	0.031	24	7.042	0.1230749	0.1230789	+
<i>Acacia cocliacantha</i>	0.036	13	8.27	0.0666651	0.0666682	+
<i>Bursera aptera</i>	0.099	13	22.53	0.0666651	0.0666682	-
<i>M. polyantha</i>	0.028	12	6.36	0.0615370	0.0615399	+
<i>Ceiba parvifolia</i>	0.066	10	14.99	0.0512807	0.0512834	-
<i>Viguiera sp</i>	0.070	10	15.81	0.0512807	0.0512834	-
Anacardiaceae	0.045	6	10.15	0.030768	0.030770	-
<i>Stenocereus stellatus</i>	0.015	2	3.50	0.0102558	0.0102570	-
<i>Opuntia pillifera</i>	0.011	1	2.52	0.0051278	0.0051286	-
<i>Castela tortuosa</i>	0.007	0	1.64	0	0	-
<i>Agave macrocantha</i>	0.004	0	0.98	0	0	-
<i>Corypantha pycnacantha</i>	0.001	0	0.02	0	0	-
<i>Senna sp.</i>	0.004	0	0.86	0	0	-
Especie 2/4	0.004	0	0.91	0	0	-
Especie 2/3	0.001	0	0.25	0	0	-
Especie 3/3	0.005	0	1.05	0	0	-
Especie 5/3	0.007	0	1.66	0	0	-
Especie 6/3	0.002	0	0.36	0	0	-

Tabla 6. Cobertura de las especies, número de individuos de *E. chiotilla* observados y esperados bajo la copa de cada especie y límite superior e inferior (intervalo de confianza) de acuerdo a la prueba Z de Bonferroni para la superficie IV.

	Cobertura	Observados	Esperados	L. inferior	L. superior	Asociación
<i>Ceiba parvifolia</i>	0.081	23	14.05	0.267437	0.267447	+
<i>Acacia cochliacantha</i>	0.020	16	3.47	0.1860418	0.1860512	+
<i>Mimosa luisana</i>	0.023	14	3.98	0.1627862	0.1627952	+
<i>Bursera aptera</i>	0.050	13	8.67	0.1511585	0.1511671	+
<i>Viguiera sp.</i>	0.058	11	10.04	0.1279029	0.1279110	+
<i>Zizyphus pedunculata</i>	0.136	3	23.75	0.0348815	0.0348859	-
<i>M. polyantha</i>	0.009	2	1.55	0.0232540	0.0232576	+
Especie 2	0.025	2	4.38	0.0232540	0.0232576	-
<i>Opuntia pilifera</i>	0.002	1	0.38	0.0116266	0.0116292	+
<i>Pachycereus hollianus</i>	0.006	1	0.99	0.0116266	0.0116292	+
<i>Escontria chiotilla</i>	0.001	0	0.02	0	0	-
<i>Pachycereus weberi</i>	0.034	0	5.99	0	0	-
<i>Lantana achyranthifolia</i>	0.003	0	1.97	0	0	-
<i>Stenocereus stellatus</i>	0.023	0	4.03	0	0	-
<i>Prosopis laevigata</i>	0.001	0	0.11	0	0	-
<i>Senna sp.</i>	0.011	0	1.97	0	0	-
<i>Celtis pallida</i>	0.001	0	0.21	0	0	-
Especie 6	0.001	0	0.24	0	0	-
Especie 7	0.002	0	0.38	0	0	-
Especie 8	0.002	0	0.26	0	0	-
Especie 9	0.003	0	0.49	0	0	-
Especie 10	0.002	0	0.35	0	0	-

Tabla 7. Porcentaje (Media \pm ES) de semillas germinadas de *E. chiotilla* en cada uno de los 24 tratamientos del experimento en el que se evaluaron los efectos de: microambiente, depredación y tipo de superficie edáfica.

		Microambiente					
		Nodrizas I		Nodrizas II		Espacio abierto	
		Si	No	Si	No	Si	No
Exclusión de depredadores	I	0.25 \pm 0.14	0	0.13 \pm 0.13	0	0	0
Superficie	II	0.13 \pm 0.13	0	0	0	0	0
Edáfica	III	1.25 \pm 0.14	0.38 \pm 0.13	1.38 \pm 0.13	0.38 \pm 0.13	0	0
	IV	1.5 \pm 0.2	0.25 \pm 0.14	1.13 \pm 0.13	0.25 \pm 0.14	0	0

Tabla 8. Porcentaje (Media \pm ES) de semillas germinadas de *E. chiotilla* en cada uno de los 16 tratamientos del experimento en el que se evaluaron los efectos de: adición de agua, depredación y tipo de superficie edáfica.

		Adición de agua			
		Con		Sin	
		Si	No	Si	No
Exclusión depredadores	I	0.13 \pm 0.13	0	0.25 \pm 0.14	0
Superficie	II	0.25 \pm 0.14	0	0.13 \pm 0.13	0
Edáfica	III	3.13 \pm 0.24	1 \pm 0.2	1.25 \pm 0.14	0.38 \pm 0.13
	IV	2.86 \pm 0.24	1.25 \pm 0.25	1.5 \pm 0.2	0.25 \pm 0.14

Tabla 9. Porcentaje (Media \pm ES) de plántulas que sobrevivieron luego de un año a partir de las semillas germinadas de *E. chiotilla* en cada uno de los 24 tratamientos del experimento en el que se evaluaron los efectos de: microambiente, depredación y tipo de superficie edáfica.

		Microambiente					
		Nodrizas I		Nodrizas II		Espacio abierto	
		Si	No	Si	No	Si	No
Exclusión depredadores	I	0	0	0	0	0	0
Superficie	III	0	0	0	0	0	0
Edáfica	III	0.004 \pm 0.001	0.003 \pm 0.001	0.003 \pm 0.001	0.001 \pm 0.001	0	0
	IV	0.004 \pm 0.002	0.003 \pm 0.001	0.001 \pm 0.001	0	0	0

Tabla 10. Porcentaje (Media \pm ES) de plántulas que sobrevivieron luego de un año a partir de semillas germinadas de *E. chiotilla* en cada uno de los 16 tratamientos del experimento en el que se evaluaron los efectos de: adición de agua, depredación y tipo de superficie edáfica.

		Adición de agua			
		Con		Sin	
		Si	No	Si	No
Exclusión depredadores	I	0	0	0	0
Superficie	II	0	0	0	0
Edáfica	III	0.009 \pm 0.001	0.004 \pm 0.001	0.004 \pm 0.001	0.003 \pm 0.001
	IV	0.006 \pm 0.001	0.003 \pm 0.001	0.002 \pm 0.001	0.001 \pm 0.001

CAPITULO III

Demografía de *Escontria chiotilla*: importancia de la variación en el establecimiento

INTRODUCCIÓN

Los estudios demográficos en cactáceas columnares, a partir de modelos matriciales, destacan que la supervivencia en la misma categoría es el proceso demográfico que contribuye mayormente a la tasa finita de incremento (Silvertown *et al.* 1993, Godínez-Alvarez *et al.* 1999). Godínez-Alvarez *et al.* (1999), estudiando la dinámica poblacional de *Neobuxbaumia tetetzo*, un cactus columnar que crece en el centro de México, indicaron que las clases juveniles y adultos son las que más contribuyeron a la tasa finita de incremento. Aunque se considera que los primeros estadios del ciclo de vida en cactáceas son críticos, el análisis de elasticidad mostró que las clases correspondientes a estadios más jóvenes son menos importantes que las clases juveniles y adultos, cuando se intenta explicar la dinámica poblacional de este cactus columnar (Godínez-Alvarez *et al.* 1999). Dadas las diferencias significativas encontradas entre la distribución de clases observadas y la distribución de esperadas por el modelo, la dinámica poblacional proyectada sería diferente de la dinámica poblacional que caracteriza a esta especie en el sitio de estudio debido a la alta variabilidad interanual en procesos del ciclo de vida como la reproducción (Godínez-Alvarez *et al.* 1999).

Se ha registrado variación espacial y temporal en procesos del ciclo de vida de plantas de desiertos como consecuencia de variación en factores del ambiente físico y biológico (McAuliffe 1994, Pierson & Turner 1998). A nivel del establecimiento de cactáceas se ha reportado una alta variación, así como bajas tasas en la germinación y en la supervivencia de plántulas de estas especies (Turner *et al.* 1966, Steenbergh & Lowe 1977, Valiente-Banuet 1991, Johnson *et al.* 1992, Pierson & Turner 1998, Godínez-Alvarez *et al.* 1999). Se asume que estos procesos en cactáceas están afectados por la variación espacial y temporal en las precipitaciones (Johnson *et al.* 1992, Pierson & Turner 1998), por la disponibilidad de microsítios favorables asociados a las plantas nodrizas (Niering *et al.* 1963, Turner *et al.* 1966, Steenbergh & Lowe 1977, Jordan & Nobel 1981, Hutto *et al.* 1986, Valiente-Banuet *et al.* 1991, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991,

Arriaga *et al.* 1993, Callaway 1995, Callaway & Walker 1997) y por el tipo de suelo, ya que se distribuyen en suelos con texturas gruesas y donde se esperan potenciales hidricos altos (Parker 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Pavón *et al.* 2000).

Escontria chiotilla es un cactus columnar que se distribuye en suelos con texturas gruesas (Fernández 1999). En la barranca de Muchil en el Valle de Tehuacan, el 100% de la emergencia y supervivencia de plántulas ocurre bajo la copa de las plantas nodrizas y en sitios con suelos poco desarrollados (Capítulo II). Este establecimiento diferencial podría explicarse con base en los requerimientos hídricos necesarios para la germinación de semillas y la supervivencia de plántulas (Flores & Briones 2001).

En este trabajo se estudió la dinámica poblacional de *E. chiotilla* utilizando modelos matriciales. En el mismo se pusieron a prueba las siguientes ideas: (1) la supervivencia en el mismo estadio es el proceso demográfico que más explica la tasa finita de incremento (Silvertown *et al.* 1993, Godínez-Alvarez *et al.* 1999); (2) la contribución relativa más alta a λ , corresponde a las clases juveniles y adultos (Godínez-Alvarez *et al.* 1999); (3) las elasticidades más bajas se presentan en procesos y clases de estado relacionados con la supervivencia de plántulas (Godínez-Alvarez *et al.* 1999) y 4) las altas variaciones asociadas al establecimiento por efecto diferencial de factores físicos y biológicos (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Pierson & Turner 1998) afectan la tasa finita de incremento y la contribución relativa de procesos demográficos y clases de estado. Para poner a prueba estas ideas se proyectó la dinámica poblacional de este cactus columnar a partir de una matriz de proyección anual en la que se modificaron las entradas en la fecundidad como consecuencia de los resultados obtenidos en los experimentos de establecimiento (Capítulo II).

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en un abanico aluvial en la Barranca de Muchil (18° 14'; 18° 12' N y los 97° 07'; 97° 09' W), localizado en San Rafael, municipio de Coxcatlán (Puebla, México) (Fig1). En San Rafael, la temperatura anual promedio

es de 18 °C y la precipitación promedio de 395 mm anuales (Valiente 1991). En este abanico se ha reconocido una cronosecuencia edáfica formada por cuatro superficies que difieren en las características de los suelos (Fernández 1999, Medina-Sánchez 2000). *Escontria chiotilla* se distribuye como una especie común en las superficies más jóvenes y como una especie rara en las superficies más antiguas (Fernández 1999). La dinámica poblacional fue proyectada a partir de los datos obtenidos en las dos superficies en las cuáles la especie es abundante. Una de las superficies edáficas presenta una vegetación dominada por *Pachycereus weberi*, mientras que la otra está dominada por *E. chiotilla* (Fernández 1999).

Mortalidad, supervivencia y crecimiento

En abril-mayo de 1999 y en cada una de las cuatro superficies edáficas se seleccionaron al azar cuatro cuadrantes de 500 m² (10 x 50 m). Cada individuo de *E. chiotilla* presente en cada cuadrante fue marcado, registrándose la longitud del vástago principal, el número de ramificaciones y su asociación con otras especies. Se consideró asociado a todo individuo cuya base quedaba incluida en la proyección vertical de la copa de otra especie. La población de *E. chiotilla* fue estructurada según categorías de tamaño en 13 clases, 12 de ellas teniendo en cuenta la longitud del vástago principal, el número de ramificaciones y su asociación con otras especies (Tabla 1). En abril-mayo de 2000 los individuos fueron nuevamente medidos. La probabilidad de muerte y crecimiento para la primera categoría (plántulas) se evaluó experimentalmente a partir de plántulas introducidas al campo. La probabilidad de crecimiento fue de 0.05 para el jiotilla y 0.038 para el cardonal.

A partir de las mediciones obtenidas en abril-mayo de 1999 y en abril-mayo de 2000, se obtuvieron las probabilidades de mortalidad, permanencia y crecimiento del tiempo t al $t+1$. Los individuos de las superficies III y IV se consideraron conjuntamente en virtud de que las tasas de crecimiento de las plantas no difirieron entre superficies edáficas ($t= 1.99$, $p>0.05$) (Fig.2, 3).

Fecundidad

La fecundidad fue calculada como el número de semillas producidas por un individuo promedio en cada clase de tamaño reproductivo multiplicado por la probabilidad de pasar de semillas a plántula (Godínez-Alvarez *et al.* 1999). Esto se realizó así debido a que la especie no mantiene un banco de semillas viables (Ortega-Baés datos no publicados). Es decir, la fecundidad fue expresada como el número de plántulas producidas.

El número de semillas producidas se estimó como el número de frutos producidos por individuo en cada clase de tamaño reproductiva multiplicado por el número promedio de semillas por fruto. El número de semillas por fruto se calculó para cada clase de tamaño por separado a partir de un muestra de 60 frutos seleccionados al azar.

Las probabilidades de paso de semilla a plántula fueron obtenidas experimentalmente (Capítulo II), asumiendo una dispersión aleatoria. Por un lado, y para ambas superficies edáficas, se multiplicó la probabilidad de pasar de semilla a plántula bajo la copa de *Mimosa luisana* y sin exclusión de depredadores por la probabilidad de caer en espacios con cobertura vegetal. Por otro, y también para ambas superficies edáficas, se multiplicó la probabilidad de pasar de semilla a plántula en espacios abiertos y sin exclusión de depredadores por la probabilidad de caer en espacios abiertos. Ambas estimaciones se promediaron. La probabilidad de caer en espacios con cobertura de leñosas correspondió a la proporción de espacio cubierto por especies leñosas en cada superficie edáfica. La probabilidad de caer en espacios abiertos correspondió a la proporción de cobertura de los espacios abiertos en cada superficie (Tabla 2).

Lambda, valor reproductivo y estructura estable de edades

La matriz de proyección construida fue una matriz de Lefkovich (Caswell 1989, 1997). La tasa finita de incremento, la distribución estable de edades y el valor reproductivo fueron obtenidos por iteración usando un programa en Excel

diseñado para este propósito. Con el mismo programa se obtuvieron las matrices de elasticidad.

Análisis de perturbación

Se usó la matriz poblacional obtenida para realizar perturbaciones a fin de evaluar la importancia de los distintos factores sobre el establecimiento. En virtud de que el establecimiento es uno de los términos que conforman la Fecundidad (expresada como el número de plántulas producidas), las perturbaciones se realizaron únicamente en esta entrada de la matriz. Para ello se utilizaron, por un lado, los resultados de dos experimentos factoriales realizados en el sitio de estudio y por el otro, las variaciones en el nivel de asociación de *E. chiotilla* con las especies leñosas (Capítulo II). De acuerdo los niveles de asociación detectados para *E. chiotilla* (Capítulo II) se consideró tres posibles combinaciones de espacio disponible relevante para el establecimiento de plántulas. La combinación (1) contempló como espacios disponibles a: (A) espacios con cubierta de plantas leñosas y (B) espacios sin cubierta de leñosas. La combinación (2), consideró: (A) espacio cubierto por plantas leñosas con las que *E. chiotilla* se asocia positivamente y (B) espacio integrado por las especies con las que no se asocia positivamente mas el espacio sin cubierta de leñosas. Por último, la combinación (3) incluyó: (A) espacio cubierto por *Mimosa luisana* y (B) espacio cubierto por las otras especies leñosas más el espacio sin cubierta vegetal (Tabla 2). Sólo cuando el factor analizado fue la nodriza 2 (diferente de *M. luisana*) el análisis se limitó a las dos primeras posibilidades de espacios relevantes para el establecimiento.

Para cada matriz (resultado de los cambios en las fecundidades) se obtuvo la tasa finita de incremento por iteración usando el programa Excel diseñado para este propósito. Con el mismo programa se obtuvieron las matrices de elasticidad.

Análisis estadístico

La comparación entre las proporciones de individuos por clases de tamaño observadas y esperadas de acuerdo al modelo, se llevó a cabo mediante una prueba de Chi cuadrado (Sokal y Rohlf 1979).

Los límites de confianza de la tasa finita de incremento fueron obtenidos usando modelos de simulación de Monte Carlo como lo proponen Alvarez-Buylla y Slatkin (1993).

RESULTADOS

Se registró mortalidad en seis de las 13 clases en las que se estructuró la población. La mortalidad más alta (0.962) se registró en la clase 0 (plántula) y desde allí disminuyó a medida que aumentó el tamaño de los individuos, hasta hacerse cero en las clases 5, 6, 7, 8, 9, 10 y 11. Durante el período 1999-2000 registramos mortalidad natural de adultos (0.12) (Tablas 3 y 4). En general la proporción de individuos de cada clase que pasó a la siguiente categoría (crecimiento) fue baja, si se compara con la cantidad de individuos que permanecen en la categoría (Tablas 3 y 4). Los valores más altos se registraron en las categorías 1, 2, 3, 4 y 8 y variaron entre 3.3-4.1%. Los más bajos se registraron en las categorías 0, 7 y 10 y no alcanzaron el 1%.

La tasa finita de incremento (λ) no difirió significativamente de la unidad en ninguna de las dos superficies edáficas (Tabla 5). La distribución estable de tamaños esperada por el modelo difirió significativamente de la distribución observada en las superficies IV ($\chi^2=138.41$, $p<0.0001$, Fig. 4) y III ($\chi^2=64.87$, $p<0.0001$, Fig. 5). Las principales diferencias en la superficie IV estuvieron dadas por que los individuos esperados de acuerdo al modelo para las clases 11 y 12, fueron muchos menos de los que se observaron. En la superficie III, los individuos esperados por el modelo fueron menos que los observados para las clases 10, 11 y 12 y más que los observados para la clase 1. Los valores del vector que describe el valor reproductivo específico por categoría de tamaño (v) aumentaron a medida que aumentó el tamaño, siendo los valores más altos el de las clases reproductivas (Tablas 3 y 4).

El análisis de elasticidad mostró que λ es más sensible a la permanencia (sobrevivir en la misma categoría al tiempo $t+1$) que a cualquier otro proceso demográfico en las dos poblaciones consideradas (jitolal: 0.766, cardonal: 0.791) (Fig. 6). Por otra parte, λ es más sensible a los procesos demográficos asociados

a las clases 7 y 10 (juveniles). Luego siguen en importancia las clases 5 (renuevo, 20-30 cm), 9 (juvenil) y adultos (clases 11 y 12) (Fig. 7).

Análisis de perturbación

Los cambios en la fecundidad, como resultado de los diferentes niveles de asociación, dieron lugar a variaciones en la tasa finita de incremento (Tabla 6). Al variar la relación del espacio disponible para el establecimiento, desde la cobertura total a sólo la cobertura de *Mimosa luisana*, la fecundidad disminuyó y como consecuencia también la tasa finita de incremento (Tabla 8). Para ambas poblaciones los mayores valores de lambda se obtuvieron para las fecundidades calculadas a partir del pasaje de semilla a plántula en el tratamiento "con adición de agua, exclusión de depredadores y nodriza1" (cardonal: $\lambda = 1.039$; jiotillal: $\lambda = 1.058$). La situación que simuló un año lluvioso ("adición de agua, sin exclusión de depredadores y nodriza1") fue levemente superior al valor que representó un año "normal de precipitaciones" (Tabla 8). En ambas superficies la tasa finita de incremento fue más baja en los tratamientos en que se consideró como nodriza a la especie más abundante de cada una de las superficies (Tabla 8). Cabe aclarar que en la superficie IV no se obtuvo supervivencia de plántulas bajo Nodriza 2, por lo que se utilizó una probabilidad (de semilla a plántula) de 0.000001.

El análisis de elasticidad mostró que una disminución en la Fecundidad, como consecuencia de la variación en el pasaje de semilla a plántula y en la cobertura de espacio disponible, aumentó la importancia relativa del proceso demográfico de permanencia (sobrevivir en el mismo estadio al año siguiente) a expensas del crecimiento y la fecundidad (Tabla 9).

Para todas las simulaciones realizadas tanto en el cardonal como en el jiotillal las clases de tamaño que presentaron mayores valores de elasticidad fueron la 7 y 10. Otras clases de tamaño importante fueron las clases 9, 11, 5 y 12. En el cardonal, se detectó una mayor variación en los valores de elasticidad por clases de tamaño, debido a que en la población con más baja lambda ("sin adición de agua, sin exclusión de depredadores y nodriza 2"), los valores de

elasticidad para las clases 7 y 10 suman en conjunto 0.973 (fecundidad calculada con la cobertura total).

DISCUSIÓN

La dinámica poblacional de *E. chiotilla* fue proyectada en dos superficies edáficas modificando las entradas de la matriz en las fecundidades. Estos cambios en las entradas fueron consecuencia de los resultados obtenidos en los experimentos de establecimiento en los cuales, se detectaron diferencias significativas en el establecimiento a lo largo de la cronosecuencia (Capítulo II).

El proceso demográfico que más explicó la tasa finita de incremento fue la permanencia en la misma clase de estado. Esto es coincidente con los resultados obtenidos por Silvertown *et al.* (1993) y Godínez-Alvarez *et al.* (1999). Al igual que lo reportado por Godínez-Alvarez *et al.* (1999) para *Neobuxbaumia tetetzo*, las elasticidades fueron bajas para las clases de menor tamaño, es decir las relacionadas con los estadios más jóvenes del ciclo de vida. Por el contrario la elasticidades fueron altas para individuos de clases juveniles (clases de tamaño 7 y 10). Les siguieron en importancia otras categorías de juveniles, adultos y renuevos. En estas clases, la probabilidad de permanecer en el mismo estadio fue la más alta y salvo la clase 12 todos presentaron mortalidad cero. Estas características parecen importantes desde el punto de vista demográfico, en el sentido de que el mantenimiento de la población depende de los individuos con mayor probabilidad de permanecer en el mismo estadio y a la vez con una baja mortalidad.

A pesar de que los valores de elasticidad son bajos para los estadios relacionados con la supervivencia de plántulas, cambios en la fecundidad, generaron cambios en la tasa finita de incremento. Estos cambios en la fecundidad (expresada como el número de plántulas producidas), aumentaron el valor de elasticidad de la supervivencia en el mismo estadio a expensas del crecimiento y la fecundidad. Cuando las variaciones en la fecundidad fueron drásticas la tasa finita de incremento disminuyó significativamente.

Numerosos autores han discutido la importancia de los factores que afectan el establecimiento de cactáceas (Valiente-Banuet 1991, Valiente-Banuet *et al.* 1991, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Johnson *et al.* 1992, Pierson & Turner 1998). Hay coincidencia en que existe una gran variación asociada a la heterogeneidad ambiental presente en los desiertos. Esta heterogeneidad incluye variación espacial y temporal en las precipitaciones (Noy-Meir 1973, Johnson *et al.* 1992, Gutterman 1993, Pierson & Turner 1998), en los microambientes favorables (Valiente-Banuet 1991, Callaway 1995, Callaway & Walker 1997) y en los suelos (McAuliffe 1994). Como consecuencia, el establecimiento es variable entre años (Pierson & Turner 1998), entre estaciones del año (Johnson *et al.* 1992), entre microambientes (Valiente-Banuet 1991, Valiente-Banuet *et al.* 1991, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Capítulo II) y entre unidades del paisaje ((McAuliffe 1994, Capítulo II). De acuerdo a los resultados obtenidos, esa variación puede ser importante para explicar la dinámica poblacional de esta especie.

Más específicamente, los resultados presentados aquí confirman la importancia de la depredación (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991), el microambiente (Valiente-Banuet 1991, Valiente-Banuet *et al.* 1991, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991) y la adición de agua (Turner *et al.* 1966, Steenbergh & Lowe 1977) en el establecimiento y la dinámica poblacional de cactáceas columnares. La tasa finita de incremento fue mayor cuando se excluyeron a los depredadores y se adicionó agua. Asimismo, la tasa finita de incremento varió con la planta nodriza siendo mayor bajo *Mimosa luisana*, y menor bajo las especies más abundantes de cada superficie edáfica (Capítulo II).

La tasa finita de incremento disminuye por debajo de uno cuando se consideró sólo la cobertura de *M. luisana*. Sin embargo, no disminuyó de uno cuando se consideró la cobertura de las especies con las cuáles se asocia positivamente. Los resultados obtenidos a este nivel son importantes ya que evalúan los efectos de la reducción en la cobertura vegetal de las especies nodrizas sobre la dinámica poblacional de *E. chiotilla*.

Si bien los primeros estadios del ciclo de vida y sus procesos asociados explican poco de la dinámica poblacional de *E. chiotilla*, los resultados indican que la variación en estos procesos por efecto de factores ambientales como la depredación, la planta nodriza y la adición de agua son importantes cuando se intenta conocer las causas que limitan el crecimiento poblacional de cactáceas columnares en los desiertos.

REFERENCIAS

- Alvarez-Buylla, E. y Slatkin, M. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytic method. *Oikos*, 68: 273-282.
- Arriaga, L. Moya, Y., Díaz, S. y Cancino, J. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern México. *Journal of Vegetation Science*, 4: 349-356.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4): 306-349.
- Callaway, R.M. y Walker, L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78: 1958-1965.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models. Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.
- Caswell, H. 1997. Matrix methods for population analysis. Pag. 19-58. En: Tuljapurkar, S. & Caswell, H. *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman & Hall.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México. 103 pp.
- Godínez-Alvarez, H., Valiente Banuet, A. & Valiente Banuet, L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany*, 77: 203-208.
- Gutterman, Y. 1993. *Seed germination in desert plants*. Springer-Verlag.
- Hutto, R.L., McAuliffe, J.R. & Hogan, L. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *The Southwestern Naturalist*, 31(4): 469-476.

- Johnson, R. A., Baker, M. A., Pinkava, D. J. & Ruffner, G. A. 1992. Seedling establishment, mortality and flower production of the Acuña Cactus *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). In: R. Sivinski & Lightfoot, K. (eds), Proceedings of the Southwestern Rare and Endangered Plant Conference. Pp 170-180.
- Jordan, P.W. y Nobel, P.S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, 62: 901-906.
- McAuliffe, J. R. 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecological Monographs*, 64: 111-148.
- Medina-Sanchez, J. 2000. 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 Tehuacan. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Niering, W.A. Whittaker, R.H. y Lowe, C.H. 1963. The saguaro: a population in relation to environments. *Science*, 142: 15-23.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 25-51.
- Parker, K.C. 1988. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Vegetatio*, 78: 125- 140.
- Pavon, N.P., Hernández-Trejo, H. & Rico-Gray, V. 2000. Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid valley of Zapotitlán, México. *Journal of Vegetation Science*, 11: 39-42.
- Pierson, E A. & Turner, R. M. 1998. An 85-year study of Saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology*, 79 : 2676-2693.
- Rojas-Martínez, A. y Valiente Banuet, A. 1996. Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica de México*, 67: 1-23.

- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81: 465-476.
- Sokal, R.R. y Rohlf, J.F. 1979. *Bioestadística: principios y procedimientos*. Ed. Blume.
- Steenbergh, W.F. & Lowe, C.H. 1977. *Ecology of the Saguaro II : Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant*. National Park Service Scientific Monograph 8. Washington DC.
- Turner, R. M., Alcorn, S. M., Olín, G. & Booth, J. A. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *The Botanical Gazette*, 127 (2-3) : 95-102.
- Valiente, L. 1991. *Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán, Puebla México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, 61 pp.
- Valiente-Banuet, A. 1991. *Dinámica de establecimiento de cactáceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodrizas en los desiertos*. Tesis de doctorado. Centro de Ecología, UNAM. México.
- Valiente-Banuet, A. & 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, México. *Journal of Ecology*, 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Núñez, H., Barnard, G. & Vazquez, E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 2: 15-20.
- Valiente-Banuet, A., Dávila, P., Ortega, R. J., Arizmendi, M. del 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

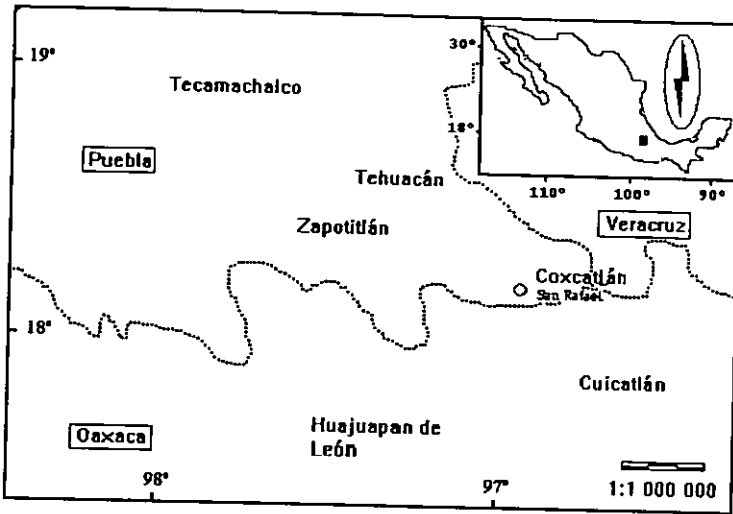


Fig. 1. Mapa de la zona de estudio (Modificado de Rojas-Martínez & Valiente-Banuet 1996).

Tabla 1. Clases de tamaño, longitud del vástago (m), número de individuos por cada clase (N), número de ramas (media \pm error estándar) y porcentaje de individuos asociados de *E. chiotilla*.

Clase	Longitud vástago	Estadio	N	Ramas	Individuos asociados (%)
1	0-0.05	Renuevo	56	0	100
2	0.051-0.100	Renuevo	49	0	100
3	0.101-0.150	Renuevo	43	0	100
4	0.151-0.200	Renuevo	47	0.04 \pm 0.03	100
5	0.201-0.300	Renuevo	52	0.04 \pm 0.03	100
6	0.301-0.500	Juvenil	40	0.15 \pm 0.07	92.5
7	0.501-0.800	Juvenil	34	0.27 \pm 0.11	85.3
8	0.801-1.000	Juvenil	17	0.47 \pm 0.19	70.59
9	1.001-2.000	Juvenil	14	1.43 \pm 0.42	85.71
10	2.001-3.000	Juvenil	22	2.82 \pm 0.43	68.18
11	3.001-5.000	Adulto	19	14 \pm 1.54	57.89
12	>5.001	Adulto	16	20.99 \pm 1.96	25

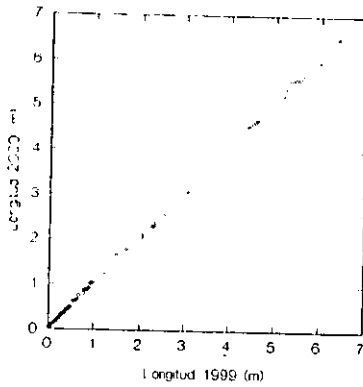


Fig. 2. Relación entre 1999 y 2000 de la longitud del vástago principal para individuos totales de *Escontria chiotilla* en el cardonal.

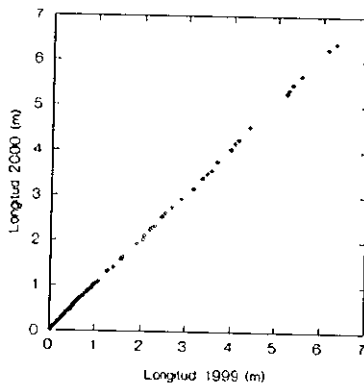


Fig. 3. Relación entre 1999 y 2000 de la longitud del vástago principal para individuos de *Escontria chiotilla* en el jiotillal.

Tabla 2. Espacio disponible para el establecimiento de *E. chiotilla*. 1: (A) cobertura total vs. (B) espacio sin cubierta vegetal; 2: (A) cobertura de plantas que se asocian positivamente vs. (B) cobertura de plantas que no se asocian positivamente + espacio sin cubierta vegetal y 3: (A) cobertura de *Mimosa luisana* vs. (B) cobertura del resto de plantas + espacio sin cubierta vegetal.

	1		2		3	
	A	B	A	B	A	B
Superficie III	0.86	0.14	0.36	0.64	0.053	0.947
Superficie IV	0.49	0.51	0.25	0.75	0.023	0.977

Tabla 3. Matriz de proyección poblacional para la superficie IV (cardonal). (qx): Mortalidad, (W): estructura estable de tamaños y (V): valor reproductivo

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	W	V
0	0											4.51	14.42	0.596	1
1	0.038	0.34												0.034	26.60
2		0.41	0.45											0.025	43.52
3			0.39	0.63										0.025	62.57
4				0.33	0.55									0.018	72.20
5					0.4	0.83								0.040	83.17
6						0.17	0.8							0.032	88.44
7							0.2	0.91						0.064	93.20
8								0.09	0.65					0.016	104.36
9									0.35	0.86				0.037	107.57
10										0.14	0.91			0.027	115.85
11											0.09	0.84		0.027	129.72
12												0.16	0.88	0.033	110.27
Qx	0.962	0.25	0.16	0.04	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0.12		

Tabla 4. Matriz de proyección poblacional para la superficie III (jotillal). (q_x):
Mortalidad, (W): estructura estable de tamaños y (V): valor reproductivo

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	W	V
0	0											7.92	25.31	0.707	1
1	0.05	0.34												0.039	27.165
2		0.41	0.45											0.027	45.869
3			0.39	0.63										0.027	68.483
4				0.33	0.55									0.018	83.484
5					0.4	0.83								0.036	100.657
6						0.17	0.8							0.026	119.771
7							0.2	0.91						0.043	139.104
8								0.09	0.65					0.010	180.999
9									0.35	0.86				0.205	206.432
10										0.14	0.91			0.024	254.033
11											0.09	0.84		0.011	345.154
12												0.16	0.88	0.012	319.669
Q_x	0.950	0.25	0.16	0.04	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0.12		

Tabla 5. Tasa finita de incremento (λ) y límite de confianza superior e inferior para la población de *Escontria chiotilla* proyectada en el Cardonal y Jotillal.

	Tasa finita de incremento (λ)	Límite inferior	Límite superior
Cardonal	1.011	0.961	1.050
Jotillal	1.040	0.991	1.083

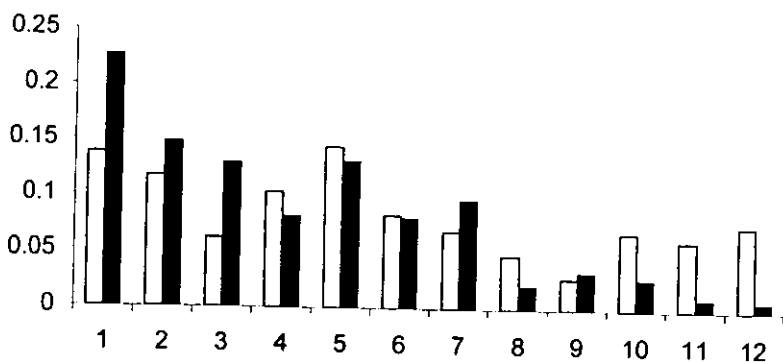


Fig. 4. Proporción de individuos en cada clase de tamaño (de la 1 a la 12) para la distribución estable (barra negra) y la observada (barra blanca) en el cardinal.

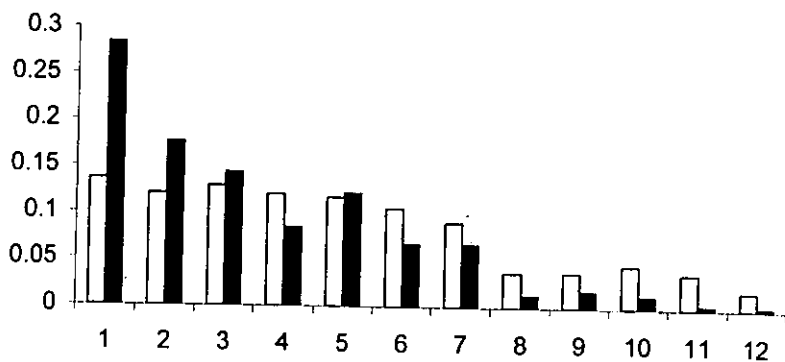


Fig. 5. Proporción de individuos en cada clase de tamaño (de la 1 a la 12) para la distribución estable (barra negra) y la observada (barra blanca) en el jiotillal.

Tabla 6. Tasas finitas de incremento obtenidas por cambios en la Fecundidad (análisis de perturbación). 1, 2 y 3 espacio disponible para el establecimiento por cambio en la proporción de cobertura vegetal considerada. A a F es la fuente de variación considerada (pasaje de semilla a plántula) para construir la Fecundidad, resultado de tratamientos experimentales. A: con adición de agua, con depredadores y bajo *Mimosa luisana*; B: sin adición de agua, con depredadores y bajo *M. luisana*; C: sin adición de agua, con depredadores y bajo la especie más abundante; D: sin adición de agua, sin depredadores y bajo *M. luisana*, E: sin adición de agua, sin depredadores y bajo la especie más abundante; F: adición de agua, sin depredadores y bajo *M. luisana*.

	Cardonal			Jiotillal		
	1	2	3	1	2	3
A	1.022	1.010	0.976	1.040	1.024	0.992
B	1.011	1.000	0.968	1.032	1.017	0.987
C	0.911	0.911	-	1.020	1.006	-
D	1.030	1.018	0.981	1.040	1.024	0.993
E	1.011	1.000	-	1.032	1.017	-
F	1.039	1.027	0.988	1.058	1.040	1.006-

Tabla 7. Matriz de elasticidades para las poblaciones de *Escontria chiotilla* en el cardonal.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
0	0												
1	0.016	0.008										0.006	0.016
2		0.016	0.013										
3			0.016	0.027									
4				0.016	0.020								
5					0.016	0.075							
6						0.016	0.062						
7							0.016	0.148					
8								0.016	0.029				
9									0.016	0.093			
10										0.016	0.148		
11											0.016	0.080	
12												0.013	0.087

Tabla 8. Matriz de elasticidades para las poblaciones de *Escontria chiotilla* en el jiotillal.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
0	0												
1	0.018	0.009										0.008	0.017
2		0.018	0.014										
3			0.018	0.028									
4				0.018	0.021								
5					0.018	0.075							
6						0.018	0.063						
7							0.018	0.136					
8								0.018	0.031				
9									0.018	0.091			
10										0.018	0.136		
11											0.018	0.080	
12												0.014	0.081

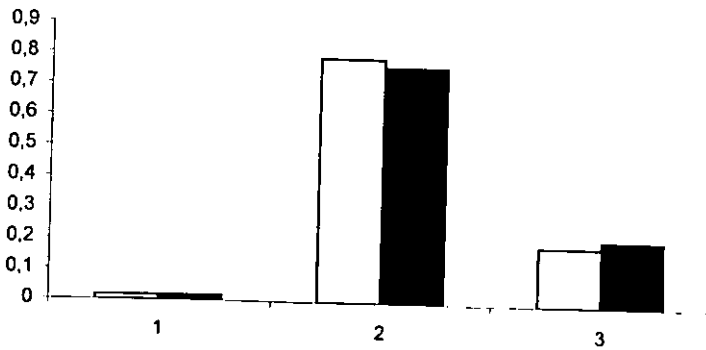


Fig. 6. Valores de elasticidad según procesos demográficos. Barra blanca: cardonal, Barra negra: jotillal.

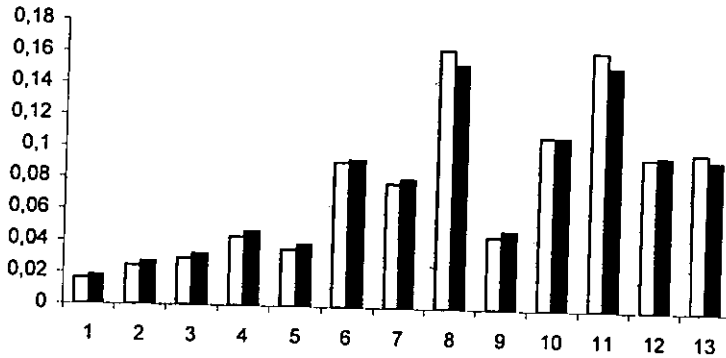


Fig. 7. Valores de elasticidad según clases de estado. Barra blanca: cardonal, barra negra: jotillal.

Tabla 9. Valores de elasticidad según procesos demográficos para las matrices en las que se cambió las entradas en la Fecundidad (análisis de perturbación). 1, 2 y 3 espacio disponible para el establecimiento por cambio en la proporción de cobertura vegetal considerada. A a F es la fuente de variación considerada (pasaje de semilla a plántula) para construir la Fecundidad, resultado de tratamientos experimentales. A: con adición de agua, con depredadores y bajo *Mimosa luisana*; B: sin adición de agua, con depredadores y bajo *M. luisana*; C: sin adición de agua, con depredadores y bajo la especie más abundante; D: sin adición de agua, sin depredadores y bajo *M. luisana*, E: sin adición de agua, sin depredadores y bajo la especie más abundante; F: adición de agua, sin depredadores y bajo *M. luisana*.

	Fecundidad			Supervivencia			Crecimiento		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
A	0.0174	0.0163	0.0127	0.7779	0.7912	0.8364	0.1874	0.1925	0.1509
B	0.0163	0.0153	0.0118	0.7909	0.8039	0.8480	0.1928	0.1808	0.1402
C	0.0003	0.0003	-	0.9960	0.9960	-	0.0037	0.0037	-
D	0.0181	0.0170	0.0133	0.7694	0.7829	0.8288	0.1945	0.2001	0.1579
F	0.0163	0.0153	-	0.7826	0.8039	-	0.1928	0.1808	-
G	0.0189	0.0178	-	0.7590	0.7728	-	0.2221	0.2094	-

CAPITULO IV

DISCUSIÓN GENERAL

Los desiertos han sido entendidos como sistemas regulados por la entrada de agua (Noy-Meir 1973). En este sentido variaciones en los patrones espaciales y temporales en las precipitaciones han sido indicados como la causa principal que explica patrones y procesos ecológicos en ambientes áridos. Bajo esta idea, algunos estudios han sugerido una relación estrecha entre variaciones en las precipitaciones y patrones de mortalidad y establecimiento en plantas (Turner 1990, Johnson *et al.* 1992, Pierson & Turner 1998). Particularmente, se ha sugerido que las variaciones en los patrones de reclutamiento detectadas para *Carnegiea gigantea* pueden explicarse con base en eventos de precipitaciones abundantes que ocurren aproximadamente cada diez años (Pierson & Turner 1998).

Sin embargo, la efectividad de la precipitación estacional no depende solamente del clima, sino fundamentalmente de la heterogeneidad edáfica sobre la que la precipitación ocurre. Así, los desiertos no sólo se ven afectados por las variaciones espaciales y temporales en las precipitaciones (McAuliffe 1994, Hamerlynck *et al.* 2000). Como resultado de las diferencias en los suelos se expresan comportamientos hidricos diferentes que parecen ser una de las causas principales de los patrones de distribución y abundancia de las especies de plantas en estos ambientes (McAuliffe 1994, Fernández 1999, Medina-Sánchez 2000).

Las cactáceas columnares han sido asociadas a suelos con texturas gruesas, una característica de suelos con poco desarrollo pedogénico (Parker 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Pavón *et al.* 2000) y con potenciales hidricos altos necesarios para estas especies (Smith & Nobel 1986, Medina-Sánchez 2000).

En la barranca de Muchil, las características de los suelos de las cuatro superficies indican que los mismos han alcanzado tal diferenciación que deben entenderse como ambientes contrastantes debido a su comportamiento frente a

procesos como infiltración, movimiento y almacenaje de agua. Así, los suelos de edad relativa menor poseen una mayor capacidad de infiltración de agua, menor velocidad de pérdida de humedad y mayores potenciales hídricos que las superficies más antiguas (Medina-Sánchez 2000).

Coincidente con estas características diferenciales entre las cuatro superficies, las cactáceas están asociadas a las superficies con menor desarrollo edáfico (Fernández 1999). En estas superficies *Escontria chiotilla* es una especie común, mientras que en las superficies con desarrollo edáfico mayor es una especie rara. Se asoció esta variación con el comportamiento hídrico de los suelos y en este contexto se evaluó la importancia de este factor en el establecimiento de *E. chiotilla*. Asumimos que variaciones en los patrones de establecimiento podían explicar la abundancia diferencial. Los resultados confirman esta idea. El establecimiento varió significativamente con el tipo de superficie edáfica. Otros factores importantes fueron el microambiente (copa de la planta nodriza), la depredación y la adición de agua.

Como se indicó para otras especies de cactáceas (Valiente-Banuet 1991, Valiente-Banuet *et al.* 1991, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Callaway 1995), *E. chiotilla* es una especie que necesita de una planta nodriza para poder establecerse. Sin embargo, a pesar de que existen plantas nodrizas disponibles en las cuatro superficies edáficas, *E. chiotilla* es una especie rara en las superficies edáficas con mayor desarrollo pedogénico.

La dinámica poblacional de *E. chiotilla* fue proyectada en dos superficies edáficas modificando las entradas de la matriz en las fecundidades. Estos cambios en las entradas son consecuencia de los resultados obtenidos en los experimentos de establecimiento. Como ha sido reportado por Silvertown *et al.* (1993), para *Carnegiea gigantea* y por Godínez-Alvarez *et al.* (1999) para *Neobuxbaumia tetetzo*, la supervivencia en el mismo estadio fue el proceso demográfico al cual la tasa finita de incremento fue relativamente más sensible. La elasticidades fueron altas para individuos de clases juveniles, mientras que las más bajas se

registraron para las clases de tamaño asociadas a estadios inferiores (Godínez-Alvarez *et al.* 1999).

De acuerdo con los resultados presentados en el presente estudio, la alta variación existente en los procesos asociados al establecimiento, como consecuencia de la variación en los factores que lo afectan, pueden ser importante cuando se intenta explicar la dinámica poblacional de esta especie.

En síntesis, *E. chiotilla* al igual que otros cactus, se encuentra asociada a suelos con texturas gruesas, los que se espera presenten potenciales hídricos más altos (Parker 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Fernández 1999, Medina-Sánchez 2000, Pavón *et al.* 2000). Se presenta evidencia de que la distribución diferencial puede explicarse por las variaciones en el establecimiento, que a su vez está relacionado con los requerimientos hídricos necesarios para procesos como germinación de semillas y supervivencia de plántulas. Si bien los primeros estadios del ciclo de vida y sus procesos asociados explican poco de la dinámica poblacional de *E. chiotilla*, la variación asociada a estos procesos por efecto de factores ambientales como la depredación, la planta nodriza y la adición de agua son importantes cuando se desea conocer las limitantes del crecimiento poblacional de cactáceas columnares en los desiertos.

REFERENCIAS

- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4): 306-349.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México. 103 pp.
- Godínez-Alvarez, H., Valiente Banuet, A. & Valiente Banuet, L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany*, 77: 203-208.
- Hamerlynck, E.P., McAuliffe, J.R. & Smith, S.D. 2000. Effects of surface and subsurface soil horizons on the seasonal performance of *Larrea tridentata* (creosotebush). *Functional Ecology*, 14: 596-606.
- Johnson, R. A., Baker, M. A., Pinkava, D. J. & Ruffner, G. A. 1992. Seedling establishment, mortality and flower production of the Acuña Cactus *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). In: R. Sivinski & Lightfoot, K. (eds), *Proceedings of the Southwestern Rare and Endangered Plant Conference*. Pp 170-180.
- McAuliffe, J. R. 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecological Monographs*, 64: 111-148.
- Medina-Sanchez, J. 2000. 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 Tehuacan. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 25-51.

AGRADECIMIENTOS

A mis amigos Silvia y Omar por estar al lado mío en malos y buenos momentos, apoyándome siempre. Gracias por todo el afecto. Además, Silvia asesoró en el análisis estadístico de los datos. Fue paciente con cada consulta. Omar destinó su tiempo a manejar "mis cosas" desde Salta. Muchas gracias.

A mi "cuate" Luis por su amistad, por todo el apoyo brindado y por su hospitalidad. A su familia, sobre todo a Tía Tere, Rosi, Lourdes, Arturo y Monse. A Coquis por su buena onda.

A María por los momentos que hemos compartido, por el cariño, su sinceridad y las molestias mutuas.

A guada por su amistad y los buenos momentos que pasamos juntos.

A Mimina y Virginia por el apoyo y el cariño de siempre.

A Alejandro P. por todo su cariño, apoyo y comprensión a pesar de los desencuentros.

A mis amigos Martín, Héctor, Carmencita y Dury. A Dani, Diego, Franco y Manuel por el cariño de siempre. A Claudio por su apoyo y paciencia. A Rebeca y Alejandro por las molestias.

A Leti Rios y Chano Godínez por el apoyo que me brindaron y el tiempo que destinaron a discutir las ideas de la tesis.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Comunidades: Leti, Lugui, Tamara, Olga, Mónica, Chano, Ariel, Raymundo, Fofis, Alberto, Poncho, Susan, Miguel y Carlos. Gracias a los que me ayudaron en el trabajo de campo: Leti, Lugui, Chano, Javier, Poncho, Quena y Fofis. A Leti, Lugui y Fofis por la ayuda con la compu. A mis compañeros Nancy, Jorge, Quena, Carmen, Poncho, Marcela y Ela por los momentos compartidos. A Giselle, Angélica, Mariana, Erika, Tania y Juan. A Saúl por todo el apoyo brindado y por su buena onda.

A Gerardo Ceballos por todo el apoyo brindado, por su calidad humana y sobre todo por escucharme siempre.

Mi comité tutorial estuvo integrado por Alfonso Valiente Banuet, Teresa Valverde y Alejandro Casas, gracias por el tiempo brindado. El jurado que evaluó la tesis estuvo integrado por Alfonso Valiente Banuet, Teresa Valverde, Hector Gódinez Alvarez, Alejandro Casas y Eduardo Morales. Gracias por la celeridad con que revisaron los manuscritos y por las sugerencias realizadas, las que mejoraron significativamente la calidad del manuscrito final.

Agradezco muy especialmente a Bety Villegas y Stella Pérez por la idea original. Bety me apoyó constantemente en todo lo necesario y sobre todo con una gran calidad humana. A Stella por apoyar siempre mi formación académica y permitirme la licencia.

En el marco Institucional, agradezco a la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta por otorgar la licencia que me permitió realizar el posgrado en el Instituto de Ecología. Al proyecto 066 FOMECA-Agronomía-UNSa, por la beca otorgada. La tesis fue financiada por el proyecto DGAPA IN-207798 dirigido por Alfonso Valiente Banuet. A la Red Latinoamericana Botánica por la Beca de Perfeccionamiento. Agradezco a la Coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas, principalmente a Lilia y Mari Paz por la ayuda para terminar a tiempo. Por último a Chelo y Lupita de la biblioteca del Instituto de Ecología por todo el apoyo brindado.

Por último, quiero agradecer muy especialmente a mi familia. A mi madre por todo su apoyo, cariño y porque sé todo lo que le costó. A mis hermanos Cuni, Sote y Perica por todo el apoyo que me brindan siempre. A mi Tía Nana y a Guadalupe por el apoyo y cariño. A todos mis sobrinos.