00377

34

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLOGICAS

ENTIDAD ACADEMICA

"ANALISIS DE LOS FACTORES QUE AFECTAN LA DISTRIBUCION Y ABUNDANCIA DE TRES ESPECIES DE *Neobuxbaumia* (Cactaceae) EN LA REGION DE TEHUACAN - CUICATLAN".

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLOGICAS

(ORIENTACION)

BIOLOGIA AMBIENTAL

P R E S E N T A :

MARCELA RUEDAS MEDINA

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARIA TERESA VALVERDE VALDES

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLOGICAS

MEXICO, D. F. OCTUBRE, 2003

COORDINACIÓN

A

PAGINACION

DISCONTINUA

VNIVERSIDAD NACIONAL
AVTONOMA DE
MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
COORDINACIÓN

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Marcela Ruedas Medina
FECHA: 1/oct/03
FIRMA: [illegible]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de julio de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) **Ruedas Medina Marcela**, con número de cuenta 90246805, con la tesis titulada: **"Análisis de los factores que afectan la distribución y abundancia de tres especies de Neobuxbaumia (Cactaceae) en la región de Tehuacán-Cuicatlán."**, bajo la dirección del(a) **Dra. María Teresa Valverde Valdés.**

Presidente:	Dra. María Teresa Valverde Valdés
Vocal:	Dra. Christine Siebe Grabach
Secretario:	Dr. José Alejandro Zavala Hurtado
Suplente:	Dr. Arturo Flores Martínez
Suplente:	Dr. Alejandro Casas Fernández

Sin otro particular, quedo de usted.

A t e n t a m e n t e
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 12 de septiembre de 2003.

Dr. Juan J. Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

B

A mi familia:

Ustedes son lo más valioso que tengo.

A Hugo:

Por el tiempo compartido.
Eres parte de este logro.

Los amo.

Agradecimientos

A la Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés por haber dirigido y revisado cuidadosamente esta tesis. Por ser una parte fundamental de mi formación académica. Agradezco mucho tu apoyo, tu tiempo, tu atención, tu paciencia, tu confianza y tu enorme calidad humana. Por lo que he aprendido de ti en estos años, gracias Tere.

El comité tutorial que se encargó del seguimiento de esta tesis estuvo integrado por la Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés, el Dr. José Alejandro Zavala Hurtado y el Dr. Arturo Flores Martínez. A todos ellos les agradezco sus comentarios y sugerencias durante la realización del proyecto.

La revisión final de la tesis estuvo a cargo del jurado integrado por Ma. Teresa Valverde, Christine Siebe, Alejandro Zavala, Arturo Flores y Alejandro Casas. Gracias por revisar detalladamente este trabajo, sus valiosos comentarios enriquecieron significativamente la presentación final de la tesis.

Agradezco infinitamente a Tere Valverde, Mariana Hernández, Pedro Mendoza, Ligia Esparza, Cynthia Ramírez, Rocío Bernal, Laura Hernández, Vania Jiménez y Pablo Piña, por su invaluable ayuda durante el trabajo de campo. Gracias por recorrer conmigo los caminos que me han traído hasta donde ahora estoy.

A los compañeros y amigos del Laboratorio Especializado de Ecología, muchas gracias por sus porras, sus comentarios y valiosa su amistad.

A todas las personas que de alguna manera me ayudaron en alguna etapa del desarrollo de esta tesis: al personal de las cámaras de ambientes controlados, por almacenar mis muestras de suelo; al "mons" del herbario, por ayudarme en la determinación de mis ejemplares de nodrizas; a Ernesto Vega, por su asesoría estadística; a Gilberto Hernández, por ayudarme con los datos climáticos y el mapa de la Reserva Tehuacán-Cuicatlán.

El apoyo económico para realizar esta tesis estuvo a cargo de CONACyT y DGEP. El costo de los análisis químicos de los suelos se cubrió gracias al apoyo económico del proyecto PAEP (Institucional) número 101002 y del Laboratorio Especializado de Ecología.

El apoyo incondicional de mi familia ha sido fundamental para impulsarme y terminar esta etapa tan importante de mi vida. He aprendido mucho de cada uno de ustedes y no tengo palabras para agradecerles todo lo que me han dado. Gracias por hacer suyos mis logros.

A Rebeca, por ser la alegría de mi vida y por ser todo (sobrina, hermana, hija, mamá, maestra, doctora, etc.) para mi. Te amo chiquita.

A Hugo, gracias por acompañarme en todo momento. Por tu ayuda en el campo, en el laboratorio, en mi casa, en mi vida..... en todo. Gracias por tu amor.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente a la Facultad de Ciencias, por la formación académica que he recibido en ella.

Gracias a la vida, que me ha dado tanto...

Índice

E

F

Resumen

En la región de Tehuacán-Cuicatlán, en los estados de Puebla y Oaxaca, se presentan tres especies del género *Neobuxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza: *Neobuxbaumia macrocephala* (más rara), *N. tetetzo* (intermedia) y *N. mezcalaensis* (más común). Para reconocer las causas de la rareza es necesario determinar qué factores ocasionan que las especies tengan distribuciones restringidas y/o abundancias bajas. En este trabajo se comparan los niveles de rareza de las tres especies de *Neobuxbaumia*, mediante un análisis de las características bióticas y abióticas de sus hábitats, así como de la abundancia de cada especie en 80 localidades en esta región. A través de análisis estadísticos multivariados se determinaron los factores que mejor explicaron las variaciones en la abundancia y que tuvieron mayor influencia en la distribución de las tres especies.

Neobuxbaumia mezcalaensis y *N. tetetzo* se distribuyen en los extremos de un gradiente ambiental definido principalmente por la temperatura, la altitud, la precipitación y características edáficas como textura y contenido de materia orgánica. *N. mezcalaensis* es la especie más común; sin embargo, presenta especificidad de hábitat en términos de sus requerimientos edáficos de capacidad de intercambio catiónico y materia orgánica. Coexiste con otras especies perennes como *Aeschynomene* sp., *Calliandra* sp., *Lippia graveolens*, *Tecoma stans* y *N. macrocephala*. Sus densidades máximas varían de 5,000 a 16,000 ind/ha, asociadas a valores altos de precipitación.

N. tetetzo se asocia con *Cercidium praecox*, *Leucaena* sp., *Celtis* sp., y *Acacia cochliacantha*. Esta especie es tan abundante como *N. mezcalaensis*; sin embargo, su distribución es más limitada, lo que explica su rareza intermedia. Sus densidades máximas van de 8,000 a 14,000 ind/ha en sitios de mayor latitud y contenido de fósforo en el suelo.

Neobuxbaumia macrocephala coexiste con *Calliandra* sp., *Aeschynomene* sp. y *N. mezcalaensis*. Es la especie menos abundante (500 a 1,200 ind/ha) y está presente en sitios con características edáficas específicas, en las que el alto contenido de calcio es fundamental. Estos sitios son poco frecuentes en el área ambiente, sugiriendo una mayor restricción del hábitat y, lo que explica su alto nivel de rareza.

Se plantea la necesidad de conservar los ecosistemas en su conjunto con el fin de asegurar la persistencia de las poblaciones de *Neobuxbaumia* en el área de estudio, poniendo especial atención en la conservación de las características edáficas, mediante programas de manejo que permitan mitigar y frenar el acelerado proceso de degradación y destrucción de los hábitats.

Capítulo 1
Antecedentes

1.1 El problema de la abundancia y la distribución de especies vegetales.

La distribución espacial y la abundancia de las plantas están determinadas por una serie de procesos poblacionales y condiciones ambientales que interactúan constantemente. Esta interacción genera una dinámica poblacional que se traduce en el aumento o decremento del tamaño de las poblaciones a través del tiempo. A su vez, los ambientes naturales son heterogéneos a diferentes escalas y la presencia de sitios con características particulares en el hábitat varía espacialmente, dando lugar a variaciones en la distribución espacial de las plantas en respuesta a esta heterogeneidad (Brown 1984, Krebs 1994, Begon *et al.* 1996).

El estudio de la distribución de las especies requiere de un trabajo multidisciplinario que integre la información de las distintas áreas que tienen implicaciones importantes sobre el ordenamiento espacial de los organismos a distintas escalas, ya sea a nivel poblacional, de comunidad o de ecosistema (Krebs 1994). De esta manera, el estudio de la distribución y abundancia de las plantas en la naturaleza es un área muy importante de la ecología, pues nos permite comprender el tipo de factores que determinan la presencia o ausencia de ciertas especies en áreas o ecosistemas particulares. Asimismo, esto permite generar hipótesis sobre los diferentes mecanismos que afectan los procesos de dispersión, establecimiento y sobrevivencia de una especie, los cuales contribuyen a generar un ordenamiento espacial particular de los individuos en su ambiente (Kershaw 1973, Krebs 1994).

1.1.1 Factores que afectan la distribución y abundancia de las plantas: el caso particular de las cactáceas.

Existen muchos factores que pueden afectar la distribución espacial y la abundancia de las plantas y, generalmente, estas variables están determinadas por el efecto conjunto de varios de ellos (Kershaw 1973, Krebs 1994, Krohne 1998). En diversos estudios sobre la distribución espacial de las plantas a nivel regional, se han tratado de dilucidar los procesos que dan lugar a variaciones en la ocupación de los diferentes sitios que se presentan en el hábitat y a cambios en la abundancia local de las poblaciones. Al respecto, se ha establecido la importancia de algunos factores abióticos y bióticos, así como de sus variaciones espacio-temporales, que son

una fuente importante de heterogeneidad ambiental y que influyen en la distribución de las especies vegetales. A continuación se revisa el papel de algunos de estos factores en la determinación de la distribución espacial a nivel regional y en la abundancia de plantas, específicamente de las cactáceas.

a) Factores abióticos.

El establecimiento de las distintas especies de plantas dentro de una comunidad está determinado por la presencia de micrositios que les resultan favorables para la germinación y el desarrollo subsecuente de los individuos. Estos micrositios se presentan con diferente frecuencia de acuerdo con la variación microambiental en la comunidad (Barbour 1969, Nobel 1988, Krebs 1994). Los principales factores abióticos que afectan la distribución y abundancia de las plantas, tanto a nivel local como a escala geográfica, son los siguientes:

Temperatura.

Uno de los factores físicos más importantes que determina los límites de la distribución de las especies a nivel regional y geográfico es la temperatura. Cada especie tiene sus intervalos de tolerancia a temperaturas particulares, fuera de los cuales los organismos sufren severos daños fisiológicos, incluso la muerte (Krebs 1994). A lo largo de la evolución se han ido fijando en las especies una serie de características con un valor adaptativo que, junto con su capacidad de aclimatación (plasticidad fenotípica) a las condiciones imperantes del medio, han ido determinando sus límites de tolerancia ante la temperatura (Krebs 1994, Krohne 1998).

En el caso de las especies de cactáceas y otras plantas suculentas, la temperatura mínima anual desempeña un papel muy importante en la determinación de su distribución a nivel regional. Estas plantas están compuestas en su mayor parte por tejidos que almacenan agua, lo que las hace muy susceptibles a temperaturas por debajo del punto de congelación. De esta manera, muchas especies disminuyen su abundancia drásticamente a lo largo de gradientes altitudinales al rebasar cierto límite de altitud, que frecuentemente corresponde a las zonas en donde se empiezan a presentar heladas en algunas temporadas del año (Parker 1987, 1988).

El efecto de la temperatura puede hacerse patente en cualquier etapa del ciclo de vida y limita la abundancia y la distribución de una especie a través de sus efectos negativos sobre la reproducción, la sobrevivencia y/o el desarrollo de los organismos, particularmente de los

juveniles que suelen ser más vulnerables (Krebs 1994). Un ejemplo de esto es la alta tasa de mortalidad de plántulas de diversas especies de cactáceas, principalmente en sitios desprovistos de vegetación, donde el suelo está expuesto a temperaturas elevadas, lo cual se traduce a su vez en una intensa aridez (Steenbergh y Lowe 1969, Jordan y Nobel 1981, Parker 1988, Nobel 1989, Valiente-Banuet *et al.* 1991a, Esparza-Olguín *et al.* 2002).

Agua.

El agua, por sí sola o en conjunto con la temperatura, es considerada como el factor físico más importante que afecta la distribución y abundancia de los organismos terrestres (Nobel 1988, Krebs 1994). La disponibilidad de agua es fundamental para el desarrollo de la vegetación; las plantas se ven afectadas por los niveles de agua en el suelo y por la humedad relativa del ambiente alrededor de la superficie foliar (Krebs 1994). Como se mencionó en el inciso anterior, muchos de los efectos que se atribuyen a la temperatura con relación a la distribución de los organismos en la naturaleza, operan a través del equilibrio hídrico de las plantas (Krebs 1994).

En hábitats en los cuales el agua es un recurso escaso, los gradientes de humedad generalmente ejercen una gran influencia en la distribución de las plantas. Tanto el promedio anual de precipitación de una región, como la variación espacial y temporal de la misma, son importantes en el ordenamiento espacial de las especies en este tipo de ambientes (Krohne 1998). La mayoría de las especies de cactáceas se distribuyen principalmente en zonas áridas y semiáridas que, en México, ocupan cerca del 50% del territorio (Rzedowski 1978, Challenger 1998, Toledo y Ordóñez 1998). En estos ecosistemas, los bajos niveles de precipitación, los prolongados periodos de sequía, las variaciones extremas de temperatura entre el día y la noche, y las elevadas tasas de evaporación, junto con las diferentes características del suelo y la topografía, determinan la calidad de un micrositio para el establecimiento y desarrollo de las plantas jóvenes (Ehleringer 1984). La aridez representa una de las limitantes más importantes para el establecimiento de las cactáceas, pues presentan tasas de crecimiento muy bajas, asociadas principalmente a las condiciones de escasez de agua (Bravo-Hollis 1978, Gibson y Nobel 1986). Esto se ha observado en plántulas de especies columnares como *Carnegiea gigantea, Stenocereus thurberi, Lophocereus schottii* y *Ferocactus acanthodes* (Steenbergh y Lowe 1969, Jordan y Nobel 1981, Parker 1988), así como en especies globosas como *Mammillaria magnimamma* (Ruedas *et al.* 2000).

Las plantas de zonas áridas y semiáridas han desarrollado una serie de adaptaciones, tanto morfológicas como fisiológicas, que les permiten soportar la baja disponibilidad de agua característica de estos ambientes. Algunas desarrollan raíces que alcanzan y aprovechan el agua de las zonas profundas del suelo; otras presentan una superficie foliar reducida y una capacidad de almacenar agua en sus tallos. Por último, muchas plantas reducen la pérdida de agua por transpiración a través de la apertura estomática nocturna característica del metabolismo CAM (Bravo-Hollis 1978, Gibson y Nobel 1986, Krebs 1994).

Luz.

La luz es un factor físico que se ha reconocido como altamente relevante en la distribución espacial de especies heliófilas y tolerantes a la sombra, principalmente en comunidades con un estrato arbóreo bien desarrollado. Los efectos de la luz sobre la distribución de las plantas, de manera general, operan a través de los requerimientos lumínicos para la germinación y establecimiento, los cuales son elevados en las especies heliófilas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, Krebs 1994).

En ecosistemas en los que la cobertura vegetal es relativamente escasa, el efecto de la radiación lumínica opera fundamentalmente a través de la interacción que presenta con la temperatura y la humedad. En el caso de muchas plantas perennes de zonas desérticas, como las cactáceas, la luz frecuentemente estimula la germinación de sus semillas. Muchas especies son fotoblásticas positivas, como *Carnegiea gigantea* y *Stenocereus thurberi* (Mc Donough 1964), *Stenocereus griseus* (López y Sánchez 1989), *Echinocactus platyacanthus, Ferocactus robustus, F. recurvus, F. flavovirens* (Rojas-Aréchiga *et al.* 1997), *Mammillaria magnimamma* (Ruedas *et al.* 2000), *Stenocereus stellatus* (Rojas-Aréchiga *et al.* 2001) y *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Ramírez 2003). Sin embargo, otras cactáceas columnares son capaces de germinar aun en la obscuridad, por ejemplo *Cephalocereus chrysacanthus, Pachycereus hollianus* (Rojas-Aréchiga *et al.* 1997), *Neobuxbaumia tetetzo* (Rojas-Aréchiga *et al.* 1997, Ramírez 2003) *y N. macrocephala* (Ramírez 2003). El fotoblastismo positivo posiblemente tenga el efecto de prevenir la germinación de semillas enterradas muy profundamente, y quizá no afecta realmente los patrones de distribución espacial de las especies de zonas semidesérticas.

Suelo.

Se ha propuesto que la distribución y organización de la vegetación en los paisajes áridos y semiáridos responde fundamentalmente a la heterogeneidad de las características del suelo,

pues éste es uno de los componentes ambientales más importantes para las plantas, determinando en gran medida su acceso a los nutrientes y al agua (Parker 1991, McAuliffe 1994).

Las condiciones edáficas en las que viven las diferentes especies de cactáceas con frecuencia son altamente especializadas. El tipo de suelo es un factor que puede determinar en gran medida las probabilidades de establecimiento de algunas especies de cactáceas y, por lo tanto, puede afectar su distribución espacial a nivel local. La disponibilidad de algunos recursos, particularmente el agua, puede estar afectada por características edáficas como la textura del suelo (McAuliffe 1994), el pH, el contenido de nutrimentos y la composición química del mismo (Alcántara y Valiente-Banuet 1997). Se ha observado que algunas cactáceas globosas como *Mammillaria crucigera* (Contreras y Valverde 2002) y algunas especies columnares como *Neobuxbaumia tetetzo, Cephalocereus columna-trajani, Pachycereus fulviceps* y *Escontria chiotilla*, se encuentran asociadas a tipos particulares de suelo (i.e. derivados de calizas), generando patrones de distribución directamente asociados a las características del suelo en términos de su capacidad para proveer de humedad a las plantas (Meyrán 1980, Alcántara y Valiente-Banuet 1997, Ortega 2001).

b) Factores bióticos.

La dinámica de las poblaciones y la estructura de las comunidades se ve afectada por un gran número de complejas interacciones bióticas que se establecen entre las diferentes especies que conforman una comunidad (Callaway 1995). La manera en que los organismos se ordenan en el espacio responde tanto a factores ambientales (i.e., los analizados en la sección anterior), como a las interacciones bióticas con otros organismos (Krebs 1994, Begon *et al.* 1996). A continuación se revisa brevemente la forma en la que algunas interacciones bióticas pueden afectar la distribución y abundancia de las especies de cactáceas.

Competencia.

La competencia entre organismos que comparten el requerimiento de uno o más recursos que se encuentran limitados, puede restringir la distribución y la abundancia de algunas especies de plantas (Hassell 1976). Esta competencia se puede dar principalmente por agua, luz, nutrimentos y polinizadores, dando lugar a una reducción de la sobrevivencia, el crecimiento y/o

la reproducción (adecuación) de los individuos competidores (Begon *et al.* 1996). Así, algunas especies presentan diferencias en sus preferencias de hábitat como resultado de presiones competitivas interespecíficas (Fowler 1986, Krebs 1994).

En zonas áridas y semiáridas la mayoría de las especies vegetales presentan distribuciones agregadas. Esto sugiere que no es la competencia, sino otros factores los que determinan la distribución de las plantas (Fowler 1986). Sin embargo, en ambientes en donde cierto recurso es particularmente escaso (e.g., el agua en este caso), la competencia por ese recurso se ve intensificada. Esto se ve apoyado por el hecho de que en muchas cactáceas el patrón de distribución de las plántulas es altamente agregado debajo del dosel de las especies nodrizas, mientras que el de los juveniles y adultos no lo es. Esto sugiriere que se dan procesos de auto-aclareo producto de la competencia intraespecífica. Además, se ha sugerido que conforme crecen las cactáceas columnares establecidas bajo su sombra, disminuye la adecuación de la planta nodriza, desplazándola a través de competencia interespecífica (McAuliffe 1984a, Fowler 1986, Flores-Martínez *et al.* 1994 y 1998).

Herbivoría.

Los efectos de la herbivoría son de gran relevancia en la distribución espacial de muchas especies, principalmente cuando ocurre durante las etapas tempranas de desarrollo de las plantas: en las semillas, plántulas y juveniles (Crawley 1983, Harper 1977). En los sistemas áridos y semiáridos muchas poblaciones de plantas se encuentran sujetas a altos niveles de granivoría, pues el consumo de semillas es una alternativa alimenticia importante para varios grupos de animales, dada la escasez de frutos carnosos. Esto puede limitar la abundancia de las plantas de manera importante (Steenbergh y Lowe 1977, Jordan y Nobel 1981).

Algunos autores han sugerido que las principales causas por las que se encuentran bajos porcentajes de germinación de semillas y establecimiento de plántulas de diferentes especies de cactáceas columnares en el campo, son la baja disponibilidad de agua y la elevada depredación de las semillas y plántulas. Esto se ha observado en *Carnegiea gigantea, Ferocactus wislizeni, F. cylindraceus, Cephalocereus columna-trajani, Pachycereus fulviceps, Neobuxbaumia tetetzo, N. macrocephala y Bakcebergia militaris* (Steenbergh y Lowe 1977, Jordan y Nobel 1981, Alcántara y Valiente-Banuet 1997, Bowers 1997, Gibson *et al.* 1999, Godínez-Alvarez *et al.* 1999, Esparza-Olguín *et al.* 2002). De acuerdo con estos autores, la depredación de semillas y plántulas tiene un papel importante en la dinámica poblacional de las

cactáceas, pues afecta de manera drástica el reclutamiento de nuevos individuos a la población, y determina en alguna medida su patrón de distribución espacial, pues los individuos podrán establecerse sólo en aquellos micrositios en los que escapen a la depredación durante las primeras etapas del ciclo de vida.

Dispersión de semillas.

La dispersión de semillas desempeña un papel fundamental dentro de la dinámica de las poblaciones vegetales. Su importancia radica en que: i) permite el transporte de las semillas lejos de la planta madre hacia microhábitats donde la competencia intraespecífica y la depredación son menos intensas; ii) favorece el transporte dirigido que permite a las semillas alcanzar y colonizar microhábitats apropiados para su germinación y establecimiento; iii) contribuye al incremento del flujo génico entre individuos conespecíficos (Janzen 1970, Howe y Smallwood 1982).

La distribución de las especies a una escala global, puede estar determinada por la capacidad de dispersión de sus semillas a grandes distancias, explicando la presencia o ausencia de las especies en diferentes regiones biogeográficas (Krebs 1994, Begon *et al.* 1996). A una escala local, la dispersión de semillas y los movimientos de los frugívoros dispersores contribuyen a generar y mantener los patrones de distribución espacial de las plantas, pues el comportamiento de éstos determina la manera en la que los propágulos se distribuyen en el espacio (Van der Pijl 1982).

Los vectores de dispersión constituyen un factor importante en la distribución de las cactáceas, pues permiten la llegada de las semillas a sitios seguros (i.e. bajo la copa de árboles y arbustos nodrizas), propicios para su germinación y establecimiento exitosos; esto se refleja positivamente en el reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones de plantas de zonas desérticas (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 1998, 2000, Godínez-Alvarez 2000, Pérez 2000). La mayoría de las cactáceas columnares son dispersadas por aves y murciélagos, por lo que estos grupos pueden ejercer una influencia importante sobre el mantenimiento de las poblaciones de cactáceas (Valiente-Banuet *et al.* 1996, Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 2000). Tal es el caso de *Myrtillocactus geometrizans*, cuyas semillas son dispersadas principalmente por aves (Pérez 2000). Por su parte, *Neobuxbaumia tetetzo, N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* en la región de Tehuacán son polinizadas y dispersadas por murciélagos de la Familia Glossophaginae y algunas aves son también importantes vectores de dispersión

(Valiente-Banuet *et al.* 1997, Arizmendi *et al.* 1998a, 1998b, Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 1998, 2000, Godínez-Alvarez 2000). Otras especies de zonas semiáridas que también son polinizadas y dispersadas por murciélagos son las de los géneros *Stenocereus, Monvillea, Subpilocereus* y *Pilocereus* en Perú, y algunas especies de *Agave, Ipomoea* y *Stenocereus* en México (Soriano y Ruiz 1998, Torres *et al.* 1998, García y Valiente-Banuet 1999).

Comensalismo (Nodricismo)

La disponibilidad de agua, la temperatura y la radiación solar, han sido señalados como los factores más importantes en el establecimiento y crecimiento de las especies de zonas áridas y semiáridas (Noy-Meir 1973, Ehleringer 1984, Nobel 1989). En relación con esto, y con la modificación de estas variables ambientales bajo la copa de árboles y arbustos, se ha identificado la importancia del nodricismo en la determinación de la distribución espacial en cactáceas (Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). En términos generales, esta interacción consiste en el reclutamiento y establecimiento no azaroso de los individuos de una especie bajo la copa de los adultos de otras especies perennes presentes en el hábitat (Cody 1993, Callaway 1995). De esta manera, muchas especies ocupan selectivamente los espacios que conforman su hábitat y dependen de la protección proporcionada por el dosel de otras especies para el establecimiento y la sobrevivencia de sus plántulas. Existen diversos trabajos que abordan el tema del nodricismo, principalmente en cactáceas (Tabla 1.1); entre ellos destacan los de Steenbergh y Lowe (1977), Franco y Nobel (1989), Nobel (1989) y los de Valiente-Banuet y Ezcurra (1991).

La interacción nodriza-cactus surge gracias a la presencia de un ambiente relativamente favorable para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas, pues bajo la sombra de la planta nodriza disminuye la radiación lumínica y la temperatura del suelo aumentando la humedad edáfica, al mismo tiempo que se da un cierto nivel de protección contra algunos depredadores (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Así, los resultados de estos trabajos coinciden en la importancia de las nodrizas como sitios adecuados para el establecimiento de muchas especies bajo su dosel, constituyendo uno de los principales componentes que determinan la estructura, composición y dinámica de las comunidades vegetales en las zonas áridas y semiáridas.

Tabla 1.1. Algunas cactáceas descritas como asociadas a plantas nodrizas.

Especie	Especie nodriza	Localidad	Referencia
Carnegiea gigantea	*Cercidium mycrophyllum* y *Ambrosia deltoidea*	Ajo, Arizona, E.U.	Turner *et al.* (1966), Steenbergh y Lowe (1969), Franco y Nobel (1989)
Cephalocereus hoppenstedtii	*Eupatorium spinosarum*	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Valiente-Banuet *et al.* (1991a)
Coryphantha pallida	*Castela tortuosa*	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Valiente-Banuet *et al.* (1991a)
Echinocereus engelmannii	*Opuntia fulgida*	Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona, E.U.	McAuliffe (1984b)
Ferocactus acanthodes	*Hilaria rigida*	Palm Desert, California, E.U.	Franco y Nobel (1989), Nobel (1989)
Ferocactus peninsulae	*Tecoma stans, Jatropha vernicosa* y *Haematoxylon brasiletto*	Reserva de la Biosfera "Sierra de la Laguna", B.C.S., México	Arriaga *et al.* (1993)
Mammillaria casoi	*Castela tortuosa*	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Valiente-Banuet *et al.* (1991a)
Mammillaria carnea	*Castela tortuosa*	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Rodríguez y Ezcurra (2000)
Mammillaria colina	*Castela tortuosa* y *Caesalpinia melanadenia*	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Valiente-Banuet *et al.* (1991a)
Mammillaria microcarpa	*Opuntia fulgida*	Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona, E.U.	McAuliffe (1984b)
Neobuxbaumia tetetzo	*Mimosa luisana*	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Valiente-Banuet (1991), Valiente-Banuet y Ezcurra (1991), Valiente-Banuet *et al.* (1991b), Flores-Martínez *et al.* 1994
Opuntia acanthocarpa	*Hilaria rigida* y *Krameria sp.*	Desierto de Mojave, California, E.U.	Cody (1993)
Opuntia echinocarpa	*Hilaria rigida* o *Krameria sp.*	Desierto de Mojave, California, E.U.	Cody (1993)
Opuntia leptocaulis	*Larrea tridentata*	Desierto Chihuahuense, E.U.	Yeaton (1978)
Opuntia ramosissima	*Hilaria rigida* y *Krameria sp.*	Desierto de Mojave, California, E.U.	Cody (1993)
Opuntia rileyi	*Agave angustifolia, Bursera laxiflora, Desmanthus covillei, Euphorbia californica* y *Haematoxylon brasiletto*	Isla Mazocahui, Bahía de Topolobampo, Sinaloa, México	Reyes-Olivas *et al.* (2002)
Opuntia spraguei	*Euphorbia californica, Diphysa occidentalis* y *Haematoxylon brasiletto*	Isla Mazocahui, Bahía de Topolobampo, Sinaloa, México	Reyes-Olivas *et al.* (2002)
Opuntia wilcoxii	*Bursera laxiflora* y *Diphysa occidentalis*	Isla Mazocahui, Bahía de Topolobampo, Sinaloa, México	Reyes-Olivas *et al.* (2002)
Peniocereus striatus	*Olneya tesota* y *Larrea tridentata*	Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona, E.U. y Bahía Kino, Sonora, México	Suzán *et al.* (1994)
Stenocereus thurberi	*Tecoma stans, Jatropha vernicosa* y *Haematoxylon brasiletto*	Reserva de la Biosfera "Sierra de la Laguna", B.C.S., México	Arriaga *et al.* (1993)
Trichocereus pasacana	*Larrea divaricata, Prosopis ferox*	Parque Nacional "Los Cardones", Salta, Argentina	De Viana *et al.* (2001)

1.2 La rareza y su importancia ecológica.

Al interior de sus áreas de distribución, las especies pueden aumentar o disminuir su tamaño poblacional, frecuentemente en respuesta a muchos de los factores descritos en la sección anterior. De esta manera, una especie puede ser abundante en ciertas zonas y escasa o rara en otras, y la explicación general a estos cambios de abundancia reside en las variaciones en las características del medio ambiente a través del espacio (Colinvaux 1993, Krebs 1994).

Una de las áreas de mayor interés en el estudio de la abundancia y distribución de las especies vegetales es el análisis de la rareza y de los factores que la determinan, pues una de las características fundamentales de muchas especies raras es, precisamente, su distribución restringida, la especificidad de su hábitat y el tamaño reducido de sus poblaciones (Rabinowitz 1981, Harper 1981, Rabinowitz *et al.* 1986, Gaston 1994). Así, el término "rareza" generalmente ha sido definido con base en la abundancia local, la distribución geográfica y la restricción del hábitat de las especies (Harper 1981, Rabinowitz 1981, Rabinowitz *et al.* 1986, Soulé 1986, Fiedler y Jain 1992, McCoy y Mushinsky 1992, Gaston 1994, Kunin y Gaston 1997).

Se han identificado diferentes variables o características que permiten definir distintos tipos de rareza ecológica. Para el caso de las especies vegetales, Rabinowitz (1981, Rabinowitz *et al.* 1986) sugiere que la rareza puede ser clasificada en tres categorías: i) la rareza biogeográfica está relacionada con la distribución a gran escala de las especies y puede estar asociada a fuertes endemismos geográficos; ii) la rareza de hábitat está dada en función del grado de restricción del tipo de hábitat que ocupan las especies; y iii) la rareza demográfica se refiere a la abundancia de las especies, principalmente cuando presentan bajas densidades en toda su área de distribución. A partir de esto, Rabinowitz (1981) distingue siete formas de rareza biológica presentes en las especies vegetales, que resultan al combinar los estados contrastantes de las tres categorías de rareza propuestas (área de distribución amplia o restringida, especificidad de hábitat alta (hábitat muy restringido) o baja (hábitat poco restringido), y abundancia local alta o baja) (Tabla 1.2).

Tabla 1.2. Clasificación de las formas de rareza basada en el área de distribución, la abundancia y la restricción de hábitat (Tomado de Rabinowitz 1981).

Distribución geográfica	Especificidad de hábitat	Abundancia local	Tipo de rareza y características
Amplia	Baja	Abundante	Especies localmente abundantes con distribución geográfica amplia y presentes en diversos ambientes (especies comunes).
Amplia	Baja	Escasa	**1.** Especies de distribución amplia, presentes en diversos ambientes, pero con bajas abundancias locales.
Amplia	Alta	Abundante	**2.** Especies de distribución amplia, localmente abundantes, pero restringidas a ambientes específicos.
Amplia	Alta	Escasa	**3.** Especies con una distribución amplia, pero restringidas a ambientes específicos y con abundancias locales bajas.
Restringida	Baja	Abundante	**4.** Especies localmente abundantes, localizadas en ambientes diversos, pero de distribución restringida.
Restringida	Baja	Escasa	**5.** Especies localizadas en diversos hábitats, con abundancias locales bajas y distribución restringida.
Restringida	Alta	Abundante	**6.** Especies localmente abundantes en hábitats específicos, restringidas geográficamente.
Restringida	Alta	Escasa	**7.** Especies con distribución restringida, baja abundancia y limitadas a ambientes específicos.

Dado que las especies raras, por sus características intrínsecas, tienen una mayor probabilidad de desaparecer que las especies comunes, el tema de la rareza frecuentemente se ha enmarcado dentro de la biología de la conservación; sin embargo, los estudios que abordan las causas y consecuencias ecológicas y evolutivas de la rareza siguen siendo muy escasos (Rabinowitz 1981, Gaston 1994), por lo que nuestro entendimiento de la rareza como fenómeno biológico sigue siendo relativamente limitado.

El estudio de la rareza en el marco de la biología de la conservación ha tenido aportaciones importantes en la construcción de los fundamentos teóricos y prácticos para la implementación de programas de conservación, pues la mayoría de las especies amenazadas o en peligro de extinción son especies raras (Primack 1993, Gaston 1994). Sin embargo, para comprender los patrones de distribución y abundancia de las especies en la naturaleza, el estudio de las causas

de la rareza es tan importante como lo es el estudio de la dinámica y estructura de las poblaciones y comunidades, las interacciones bióticas y otros procesos ecológicos fundamentales para el funcionamiento de los ecosistemas. Por esta razón, es necesario realizar estudios en los cuales se intenten reconocer las causas y consecuencias tanto ecológicas como evolutivas de la rareza.

Ahora bien, para reconocer las causas de la rareza es fundamental determinar los factores que ocasionan que una especie tenga una abundancia baja y/o una distribución geográfica restringida, tomando en cuenta que: i) en ausencia factores antropogénicos la abundancia y distribución de una especie están limitadas por variables ambientales (abióticas y bióticas), y ii) las poblaciones de especies raras están influenciadas por una gran cantidad de factores estocásticos (i.e. eventos naturales de perturbación, cambios azarosos en las tasas de natalidad y mortalidad, cambios en la calidad del hábitat, depresión endogámica, deriva génica, entre otros), cuyos efectos se ven acentuados en poblaciones pequeñas. De esta manera, es muy probable que la rareza sea el resultado de la combinación de varios factores y no de uno solo (Kruckeberg y Rabinowitz 1985, Soulé 1986, Prober y Austin 1990, Gaston 1994, Begon *et al.* 1996, Root 1998). Adicionalmente, cuando se analiza el tema de la rareza es importante distinguir entre los factores que la causan, y las características que más bien son consecuencia de la rareza, pues en ocasiones podrían confundirse estos dos aspectos (Gaston 1994).

Una de las formas en las que se puede abordar el estudio de la rareza, es a través del análisis comparativo de especies cercanamente emparentadas (por ejemplo, del mismo género) que difieren en su nivel de rareza. Este enfoque permitiría analizar las características ambientales a las que está asociada cada una de las especies, así como las características ecológicas que le permiten a algunas especies tener una distribución más amplia y ser más abundante que otras. En particular, cuando se estudian especies emparentadas, el análisis comparativo resulta más fructífero, pues se parte de la idea de que el efecto de linaje se minimiza, y de que las diferencias entre ellas son de origen reciente y posiblemente han evolucionado en respuesta a presiones específicas de selección natural.

1.3 El fenómeno de la rareza en las cactáceas y sus consecuencias para la conservación.

La familia Cactaceae es endémica de América, cuenta con aproximadamente 110 géneros y 2000 especies distribuidas principalmente en regiones áridas y semiáridas (Arias-Montes 1993). En México están presentes alrededor de 850 especies, de las cuales el 84% (i.e., 715 especies aproximadamente) son endémicas de nuestro país (Bravo-Hollis 1978, Arias-Montes 1993, 1997).

El desierto Sonorense-Chihuahuense, la zona del desierto Queretano-Hidalguense, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y la región de Tehuantepec son las principales regiones de nuestro país que se distinguen por su alta diversidad de cactáceas, así como por su alto grado de endemismos (León de la Luz y Valiente-Banuet 1994, Godínez-Alvarez 1998). En estas zonas, y particularmente en la región de Tehuacán-Cuicatlán, las cactáceas columnares constituyen un componente dominante de diferentes comunidades vegetales, con hasta 1100 ind/ha (León de la Luz y Valiente-Banuet 1994). En la región de Tehuacán-Cuicatlán se encuentra el 19% de las cactáceas de México, siendo la región de mayor diversidad florística de todo el país en lo que a cactáceas se refiere (Arias-Montes 1993).

El tema de la gran riqueza florística de algunas regiones semiáridas de México, como es el caso de Tehuacán-Cuicatlán, tiene implicaciones no sólo a nivel ecológico, sino también en el área de la conservación. Muchas de las especies de la familia Cactaceae que habitan en estas regiones están limitadas a ambientes muy específicos, presentan áreas de distribución restringidas y suelen ser poco abundantes dentro de su área de distribución, por lo que son consideradas raras desde el punto de vista ecológico y biogeográfico (Harper 1981). Lo anterior, aunado a su alto grado de endemismo, a la sobrecolecta de especímenes y a la destrucción o modificación de los hábitats en los que viven, determinan que sea una de las familias de plantas superiores con más especies (299) en la lista de la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) (Arias-Montes 1993). De hecho, la familia entera está incluida en el apéndice II de CITES que establece las restricciones de comercio para las especies con menor grado de amenaza (Sánchez-Mejorada 1982, Hunt 1992, Arias-Montes 1993, Hernández y Godínez-Alvarez 1994, Dávila-Aranda *et al.* 1995).

Las zonas semiáridas de México se encuentran sujetas a una serie de disturbios producto de las presiones que ejercen las comunidades humanas sobre el medio ambiente. Tales disturbios tienen un gran impacto sobre las poblaciones de cactáceas debido a que estas plantas generalmente presentan tasas de crecimiento individual y poblacional muy bajas, ciclos de vida largos y bajas tasas de reclutamiento, por lo que su capacidad de restablecimiento es limitada. Esto se traduce en una gran vulnerabilidad de las cactáceas ante cualquier fuente de disturbio (Hernández y Godínez-Alvarez 1994, Hernández y Bárcenas 1995). Por esta razón, las cactáceas son un grupo cuyos problemas de conservación requieren de atención inmediata. Una de las necesidades prioritarias es generar conocimiento general sobre las especies y los sistemas que se requiere conservar, así como información básica sobre su biología y ecología que permita reconocer aquellos factores que afectan su distribución y abundancia.

Actualmente existen varios estudios sobre la distribución espacial de algunas especies de cactáceas consideradas como amenazadas. Una de estas especies es *Mammillaria pectinifera*, especie endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán y catalogada como amenazada (Hunt 1992). Rodríguez y Ezcurra (2000) analizaron la distribución espacial de esta especie y de *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, observando que los individuos de *M. pectinifera* ocupan indistintamente diversos espacios del ambiente, mientras que *M. carnea* se establece preferentemente debajo de algunas especies perennes que funcionan como nodrizas.

Otra especie catalogada como amenazada es *Mammillaria mathildae*, endémica del estado de Querétaro. Se han realizado estudios de monitoreo de esta especie para analizar el estado actual de sus poblaciones mediante la descripción de su estructura poblacional. La población estudiada está fuertemente afectada por la destrucción de su hábitat, debida principalmente a la explotación de la cantera y a la introducción de ganado caprino (García y Suzán 1998). Por su parte, Leirana-Alcocer y Parra-Tabla (1999) analizaron la distribución y abundancia de *Mammillaria gaumeri*, una especie endémica del estado de Yucatán. Los individuos adultos presentan una distribución agregada, principalmente en sitios desprovistos de vegetación, donde las condiciones de exposición solar directa parecen favorecer el crecimiento y la reproducción vegetativa; sin embargo, la sobrevivencia y establecimiento de las plántulas requieren de la sombra de especies arbustivas que actúan como nodrizas. Las poblaciones de esta especie están fuertemente afectadas y amenazadas por la destrucción de su hábitat debida a disturbios de gran magnitud como incendios, pastoreo y construcción de caminos.

Otra de las especies que se ha estudiado es *Stenocereus eruca,* endémica de una pequeña región de Baja California Sur. Aunque localmente es abundante, su distribución está restringida a hábitats específicos, pues su presencia está asociada a la cobertura de arbustos perennes (Cancino *et al.* 1995). De acuerdo con la estructura genética de *S. eruca*, Clark (2000) sugiere que las poblaciones de esta especie no se encuentran en riesgo de extinción, debido a que sus valores de variabilidad genética son relativamente altos, comparados con los reportados para otras especies endémicas. La estrategia más viable de conservación de la diversidad genética de esta especie es la protección *in-situ* de los hábitats donde ésta se desarrolla. Sin embargo, las poblaciones de *S. eruca* están seriamente amenazadas por la destrucción de su hábitat debida principalmente a inadecuadas prácticas de agricultura, ganadería y construcción de caminos, ocasionando el acelerado deterioro de la cobertura vegetal necesaria para *S. eruca* (Cancino *et al.* 1995, Clark 2000).

Por otro lado, se han realizado estudios demográficos en especies raras, los cuales describen la dinámica poblacional de éstas para evaluar su estado de conservación y proponer lineamientos para proteger las etapas más susceptibles de su ciclo de vida, de tal manera que se asegure la permanencia de sus poblaciones. Tal es el caso de *Mammillaria crucigera*, una especie rara y endémica de una porción del área de Tehuacán-Cuicatlán. En este caso se observó que la población parece estar disminuyendo y que la mayor tasa de mortalidad se presenta en los estados tempranos del ciclo de vida (semillas y plántulas). Además, la permanencia de individuos adultos resulta fundamental para el mantenimiento de la población en sus áreas de distribución, las cuales están expuestas a una acelerada destrucción (Contreras y Valverde 2002).

El género *Neobuxbaumia* es endémico de México, cuenta con ocho especies y en la región de Tehuacán-Cuicatlán se encuentran tres de ellas, una de las cuales es endémica de la zona (Arias-Montes *et al.* 1997). Sobre estas tres especies columnares se han realizado diversos estudios sobre las características demográficas, genéticas, de historia de vida, germinativas, de dispersión, entre otros (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Valiente-Banuet *et al.* 1991b, Flores-Martínez *et al.* 1994, Valiente-Banuet *et al.* 1996 y 1997, Esparza-Olguín 1998, Godínez-Alvarez *et al.* 1999, Chávez 2000, Godínez-Alvarez 2000, Vilchis 2000, Esparza-Olguín *et al.* 2002, Esparza-Olguín y Valverde 2003, Ramírez 2003). Las diferencias en estas características ecológicas para las tres especies congéneres y simpátricas, permiten que algunas de ellas colonicen un mayor número de ambientes y que se presenten en abundancias mayores que

otras. De esta manera, estas tres especies de *Neobuxbaumia* muestran un comportamiento diferente en cuanto a su distribución y su abundancia en la región de Tehuacán-Cuicatlán, y constituyen un ejemplo para abordar el estudio del gradiente de rareza que presentan. Para reconocer las causas de la rareza es necesario determinar qué factores ocasionan las diferencias en la distribución y abundancia de las especies; como se ha explicado anteriormente, las diferencias en la ocupación de los hábitats y en la abundancia local de las especies vegetales, responde a las características del ambiente abiótico y biótico y a sus variaciones, por lo que en este trabajo se plantean los siguientes objetivos:

1.4 Objetivos e hipótesis.

El objetivo general de este trabajo es analizar la distribución y la abundancia de tres especies del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza, a lo largo de sus áreas de distribución en la región de Tehuacán-Cuicatlán.

Los objetivos particulares son: 1) caracterizar los ambientes en los que se distribuye cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas, y 2) conocer los factores abióticos y bióticos a los que se encuentra asociada su presencia y sus mayores abundancias, como un acercamiento al análisis de las variables que determinan la distribución de cada una de ellas, en términos de sus preferencias de hábitat.

De acuerdo con la información disponible sobre la distribución de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas y considerando las principales características que definen los niveles de rareza, se espera que la presencia de la especie más rara (*N. macrocephala)* esté asociada con características bióticas y abióticas específicas y espacialmente más restringidas que las especies comunes. Se espera que las diferencias en la presencia de las especies comunes (*N. mezcalaensis y N. tetetzo*) estén dadas por límites altitudinales y características climáticas asociadas a éstos, aunque ocuparán áreas extensas. La presencia de dos o tres especies ocurrirá cuando se traslapen dichos límites altitudinales.

Capítulo 2
Descripción de las especies y de la zona de estudio

2.1. Características generales de las especies estudiadas.

En este trabajo se aborda el estudio de un sistema de tres especies del género *Neobuxbaumia* (Cactaceae), de distribución simpátrica en la región de Tehuacán-Cuicatlán, que difieren en su nivel de rareza: *N. macrocephala, N. tetetzo y N. mezcalaensis.* Las plantas de este género son arborescentes o columnares, con tallos acostillados. Cuando ramifican, lo hacen de la parte inferior del tallo, el cual puede alcanzar una altura de 5 a 15 m en estado adulto. La zona fértil puede o no estar diferenciada de la infértil. Sus flores son grandes, laterales o terminales y pueden ser diurnas o nocturnas. Los frutos son globosos a ovoides, de color verde a pardo oscuro y sus semillas son reniformes (Arias-Montes *et al.* 1997).

Las tres especies que se incluyen en este estudio se describen brevemente a continuación, empezando por la especie con un mayor nivel de rareza y terminando por la más común.

Neobuxbaumia macrocephala (Weber) es una cactácea columnar que en estado adulto mide entre 3 y 15 m de altura y se ramifica escasamente. La zona fértil está diferenciada de la infértil por un cefalio rojo en la parte apical, sus flores son rojo-purpúreas al igual que sus frutos (Fig. 2.1). La distribución de esta especie se restringe a una pequeña región del Valle de Tehuacán, siendo endémica de esta zona (Arias-Montes *et al.* 1997, Valiente-Banuet *et al.* 1997). Habita en bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos, crece sobre suelos calcáreos en elevaciones de 1600 a 2300 msnm, florece entre marzo y julio y fructifica entre abril y agosto (Arias-Montes *et al.* 1997) (Tabla 2.1). Sus polinizadores son algunas especies de murciélagos y sus semillas son dispersadas principalmente por aves (Valiente-Banuet *et al.* 1997). Características tales como el reducido número de individuos en su limitada área de distribución, las bajas densidades de sus poblaciones (129-200 ind/ha, considerando únicamente a los individuos mayores a un metro de altura) y las serias limitantes que presenta para el crecimiento poblacional la han hecho ser considerada una especie rara (Valiente-Banuet *et al.* 1997, Esparza-Olguín 1998, Esparza-Olguín *et al.* 2002), y a raíz de estudios demográficos recientes se propuso que su estatus de conservación en la Norma Oficial Mexicana se revise para que sea decretada como vulnerable (Proyecto CONABIO R-129, Esparza-Olguín *et al.* 2002).

N. tetetzo (Weber) es una cactácea columnar que se ramifica abundantemente y que en estado adulto mide entre 1.5 y 15 m de altura (Fig. 2.2). La zona fértil en la parte apical de las ramas no está diferenciada de la infértil, sus flores son de verdosas a blanquecinas y sus frutos son verdes. Se distribuye en los bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos de los estados de Oaxaca y Puebla (Arias-Montes *et al.* 1997), particularmente en la región de Tehuacán-Cuicatlán, en donde sus poblaciones llegan a tener densidades de 1200-1800 ind/ha (considerando únicamente a los individuos mayores a un metro de altura) (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991) (Tabla 2.1). Crece sobre suelos calcáreos a altitudes entre los 1000 y 1900 msnm. Su temporada de floración es entre mayo y julio y fructifica entre junio y julio (Arias-Montes *et al.* 1997). Algunas especies de murciélagos polinizan y dispersan las semillas de esta especie, aunque también algunas aves actúan como dispersores (Godínez-Alvarez *et al.* 1999, Godínez-Alvarez 2000).

N. mezcalaensis (Bravo) es una cactácea columnar no ramificada que en estado adulto mide entre 3 y 14 m de altura (Fig. 2.3). La zona fértil se encuentra a todo lo largo del tallo, sus flores son blancas a verde-rojizas y sus frutos son verdes (Arias-Montes *et al.* 1997, Valiente-Banuet *et al.* 1997). Esta especie se distribuye en la cuenca del Río Balsas, abarcando áreas de los estados de Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán y Morelos, y en la región de Tehuacán-Cuicatlán, en Oaxaca y Puebla. Habita en bosques espinosos y bosques tropicales caducifolios, crece sobre suelos calcáreos en elevaciones que van de 800 a 2000 msnm. Florece entre marzo y mayo y fructifica entre mayo y junio (Arias *et al.* 1997). Sus poblaciones presentan densidades de 1000-1700 ind/ha (considerando únicamente a los individuos mayores a un metro de altura) (Valiente-Banuet *et al.* 1997) (Tabla 2.1). Algunas especies de murciélagos fungen como polinizadores y dispersores de sus semillas (Valiente-Banuet *et al.* 1997).

Las tres especies estudiadas difieren en su grado de rareza, desde la más común (*N. mezcalaensis*) hasta la más rara (*N. macrocephala*), con la peculiaridad de que, además, presentan áreas de distribución que se superponen en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Además, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*, que son más comunes que *N. macrocephala*, presentan un patrón diferente de abundancia y distribución: *N. mezcalaensis* presenta un área de distribución más extensa, abarcando varios estados de la república, mientras que *N. tetetzo* tiene una distribución un poco más restringida, aunque en estas zonas presenta poblaciones muy densas, particularmente en la región de Tehuacán-Cuicatlán (Figura 2.4).

Figura 2.1. *Neobuxbaumia macrocephala*

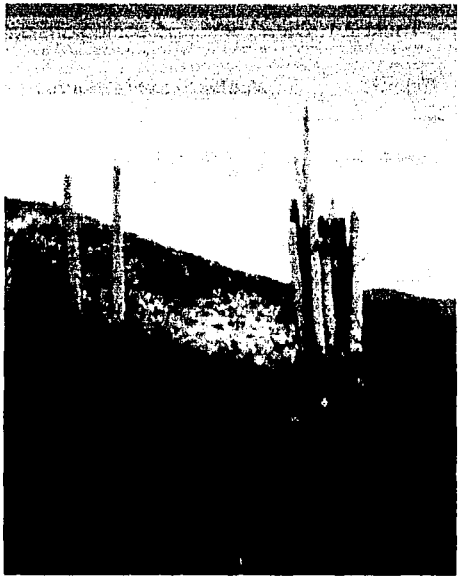


Figura 2.2. *Neobuxbaumia tetetzo*

Figura. 2.3. *Neobuxbaumia mezcalaensis*

Tabla 2.1. Características ecológicas de las tres especies en estudio.

Especie	***Neobuxbaumia macrocephala***	***Neobuxbaumia tetetzo***	***Neobuxbaumia mezcalaensis***
Distribución	Valle de Tehuacán en el estado de Puebla (1)	Región de Tehuacán-Cuicatlán en los estados de Puebla y Oaxaca (1)	Cuenca del Río Balsas en los estados de Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán y Morelos. Región de Tehuacán-Cuicatlán en los estados de Puebla y Oaxaca (1)
Tipo de vegetación	Matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio (1)	Matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio (1)	Bosque espinoso y bosque tropical caducifolio (1)
Altitud (msnm)	1600 a 2300 (1) 1500 a 2040 (4)	1000 a 1900 (1) 600 a 1900 (4)	800 a 2000 (1) 1000 a 2000 (4)
Suelo	Calcáreo (1)	Calcáreo (1)	Calcáreo (1)
Densidad (ind/ha)	130 a 200 * (2) 120 a 940 (4)	1200 a 1800* (2) 1200 a 8500 (4)	1000 a 1700* (2) 700 a 5300 (4)
Asociación con otras especies perennes	*Calliandra* sp. *Aeschynomene* sp. *Mimosa* sp. *Echinocactus platyacanthus* *Neobuxbaumia mezcalaensis* (4)	*Cercidium praecox* *Hechtia podantha* *Fouquieria* sp. *Mimosa luisana* *Acacia constricta* (4)	*Acacia constricta* *Aeschynomene* sp. *Lippia graveolens* *Tecoma stans* *Bursera* sp. *Caesalpinia* sp. *Neobuxbaumia macrocephala* *Calliandra* sp. (4)
Polinizadores	*Leptonycteris curasoae,* *L. nivalis,* *Choeronycteris mexicana* (2)	*Leptonycteris curasoae,* *Artibeus jamaicensis,* *Choeronycteris mexicana* (2)	*Leptonycteris curasoae,* *L. nivalis, Choeronycteris mexicana* (2)
Dispersores		*Leptonycteris curasoae,* *Zenaida asiatica, Carpodacus mexicanus* (3)	

1) Arias-Montes *et al.* 1997 2) Valiente-Banuet *et al.* 1997 (* Densidades reportadas solamente para individuos mayores a un metro de altura). 3) Godínez-Alvarez 2000 4) Las asociaciones con otras especies, las altitudes y las densidades medias reportadas corresponden a las observadas en los muestreos realizados en este trabajo, incluyendo individuos de todas las categorías de tamaño.

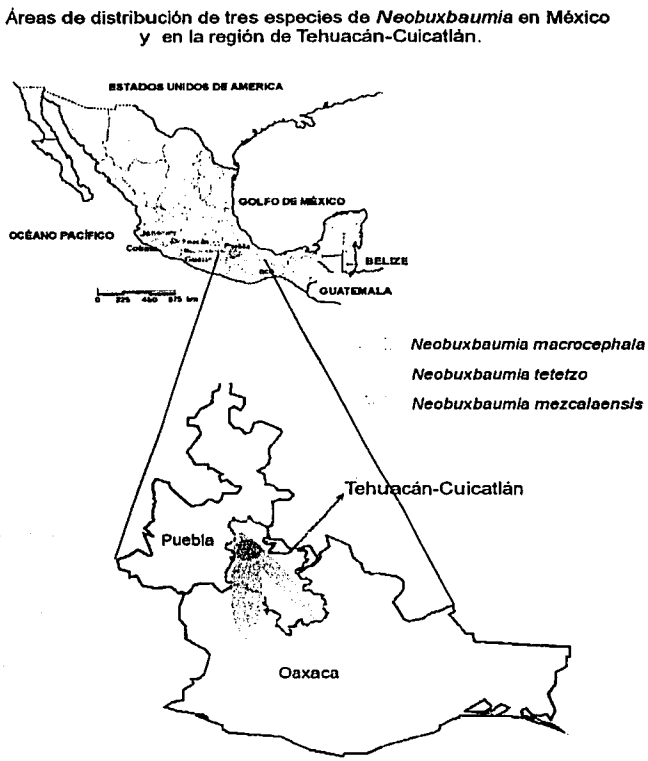


Figura 2.4. Mapa de distribución general de las tres especies de estudio.
(Basado en Arias-Montes *et al.* 1997)

2.2. Zona de estudio.

Este estudio se realizó en toda el área de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán (Puebla y Oaxaca), la cual se considera como uno de los centros más importantes de diversidad biológica en México (Rzedowski 1978, Dávila *et al.* 2002). Su gran diversidad florística y de formas de vida, así como su alto índice de endemismos, hacen de esta región un sitio de gran relevancia para la conservación, siendo éstos algunos de los argumentos más sólidos para decretar esta zona como Reserva de la Biosfera en 1998 (SEMARNAP 1998). La provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán forma parte de la región xerofítica mexicana (Rzedowski 1978) y se localiza en la parte sureste del estado de Puebla y noroeste de Oaxaca, entre los 17°39' y 18°53' de latitud norte y los 96°55' y 97°44' de longitud oeste (Fig. 2.5) (Dávila-Aranda *et al.* 1995 y 2002).

2.2.1 Características físicas

2.2.1.1 Fisiografía

La región de Tehuacán-Cuicatlán se extiende longitudinalmente entre dos complejos montañosos y abarca varios valles, entre los que destacan los de Cuicatlán, Huajuapan, Tehuacán, Tepelmeme y Zapotitlán, ocupando aproximadamente 9,000 Km^2. Sus principales límites orográficos son al Noreste la Sierra Madre Oriental, que en esta parte se conoce como Sierra de Zongolica; los valles que conforman la región están limitados por una serie de serranías, entre las que destacan al Este la Sierra Mazateca, al Oeste la Sierra de Zapotitlán, al Suroeste la Sierra de Nochixtlán y la Sierra de Juárez al sur (INEGI 1981a y b, Zavala-Hurtado 1982, Villaseñor *et al.* 1990) (Fig. 2.5).

La región de Tehuacán-Cuicatlán presenta una topografía muy compleja, con variaciones altitudinales que van de los 500 msnm en la Cañada de Cuicatlán a los 3,200 msnm en la cima de las Sierras de Juárez y Mazateca. Debido a esto, se presentan condiciones climáticas contrastantes provocadas en parte por diferencias en la altitud y por las corrientes descendentes de aire. El rango altitudinal dominante en la zona es el de los 1,500 a 2,400 msnm, cubriendo el 69.5% de su superficie. Dentro de este rango se encuentran las planicies del Valle de Tehuacán y las tierras altas de Oaxaca ubicadas entre Asunción Nochixtlán y San Juan Bautista Cuicatlán (INEGI 1981a y b, Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998). Este gradiente altitudinal permite la presencia de diferentes tipos de vegetación que van desde los matorrales xerófilos a los bosques templados subhúmedos en las cimas de las serranías.

La región de Tehuacán-Cuicatlán forma parte de la Cuenca Alta del Río Papaloapan y en menor proporción de la Cuenca Alta del Río Balsas; es irrigada por el sistema del Río Salado en el área norte y por el Río Grande o Tomellín en la parte sur. Estos dos sistemas se unen cerca de Quiotepec, formando el Río Santo Domingo que atraviesa la Sierra Madre de Oaxaca en dirección este y forma parte del sistema del Río Papaloapan. Aunque estos ríos y algunos de sus tributarios llevan agua todo el año, la gran mayoría de los tributarios menores llevan agua solamente durante la época de lluvias (Zavala-Hurtado 1982, Villaseñor *et al.* 1990).

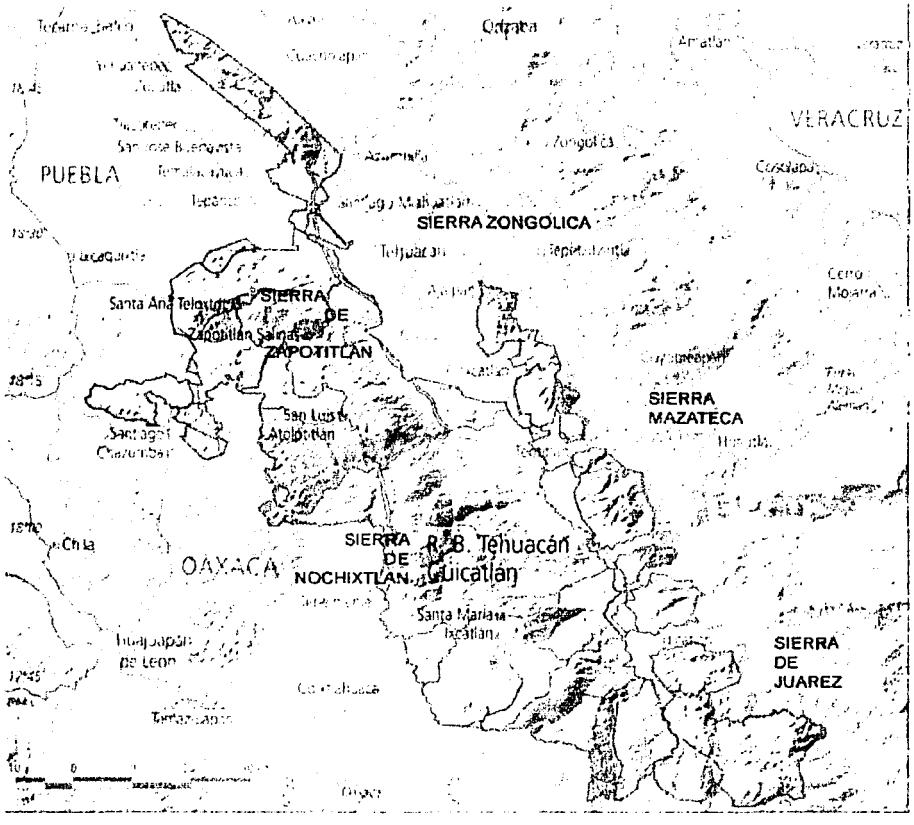


Figura 2.5. Localización de la región de Tehuacán-Cuicatlán en los estados de Puebla y Oaxaca. (Fuente: www.conanp.gob.mx/anp/Tehuacán).

2.2.1.2 Clima

El clima de la mayor parte de la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán es semiárido, cálido y con un régimen de lluvias de verano con canícula bien definida a mitad del periodo de lluvias. La aridez de esta región es producto del efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental (Villaseñor *et al.* 1990, Dávila *et al.* 1995).

a) Temperatura. El área de la reserva puede dividirse, por sus valores de temperatura media anual, en cuatro pisos o zonas térmicas que se describen en la Tabla 2.2. Por otro lado, de acuerdo con la oscilación anual de las temperaturas medias mensuales (diferencia entre la temperatura media del mes más caliente y del mes más frío) se distinguen dos grandes áreas: con poca oscilación (entre 5 y 7°C), localizada en el lado oriental de la reserva, y con oscilación

extremosa (entre 7 y 14°C), ubicada en la región central (Hernández *et al.* 1998, Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

Tabla 2.2. Zonas térmicas de la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán, de acuerdo con Hernández *et al.* 1998.

Zona térmica	Temperatura media anual	Rango altitudinal	Área que abarca
Cálida	Entre 22 y 26°C	Hasta 1,200 msnm	Cuenca del Río Salado-Quiotepec.
Semicálida	Entre 18 y 22°C	1,200 a 1,800 msnm	Laderas oeste de las sierras de Zongolica, Juárez e Ixtlán. Laderas orientales de las sierras de Zapotitlán, Tamazulapan y de Nochixtlán
Templada	Entre 12 y 18°C	1,800 a 2,600 msnm	Parte de las sierras de Zongolica, Juárez, Ixtlán, Zapotitlán, Tamazulapan, Nochixtlán y de Tecamachalco
Semifría	Entre 5 y 12°C	Arriba de los 2,600 msnm	Partes altas de las sierras de Zongolica, Juárez, Ixtlán, Zapotitlán, Tamazulapan, Nochixtlán y de Tecamachalco

b) Precipitación. La mayor parte de la reserva recibe entre 400 y 500 mm de precipitación al año, aunque en las áreas localizadas por arriba de los 1,000 msnm llueve más de 600 mm al año. Los mayores volúmenes de precipitación (más de 900 mm anuales) se registran en la parte sureste de la reserva, que corresponde a las laderas de la Sierra de Juárez, ocupando una pequeña proporción de los terrenos de la reserva. La porción más seca se observa en la zona norte del Valle de Cuicatlán, donde los volúmenes de lluvia disminuyen hasta menos de 400 mm de precipitación anual. Las laderas de la Sierra de Nochixtlán orientadas hacia el este, reciben más de 500 mm de lluvia anual y comprenden una alta proporción de los terrenos de la reserva (Hernández *et al.* 1998).

La distribución de la precipitación a lo largo del año en la región está caracterizada por un régimen de lluvias de verano, el cual presenta el fenómeno de sequía intraestival o canícula, durante el que disminuye la precipitación. La temporada de lluvias normalmente inicia a principios de mayo y termina en septiembre, con una temporada corta de sequía en agosto. El porcentaje de lluvia invernal en la mayor parte de la región es menor de 5% de la precipitación anual, aunque en el extremo norte aumenta a valores entre 5 y 10% (Hernández *et al.* 1998, Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998, Ochoa 2001).

c) Evapotranspiración. Los mayores volúmenes de evapotranspiración potencial anual (más de 140 mm) se registran en el Valle de Cuicatlán. Los valores disminuyen conforme aumenta la altitud, de tal manera que los valores menores a 80 mm al año se presentan sobre las sierras de Tecamachalco, Zapotitlán, Tamazulapan, Nochixtlán, Juárez e Ixtlán (Hernández *et al.* 1998, Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

Debido a las variaciones locales en la precipitación y temperatura, cuyos valores dependen en parte del relieve y de la circulación atmosférica, el clima es heterogéneo en las distintas regiones de la reserva de Tehuacán-Cuicatlán. Se presentan 20 climas en esta región por lo que se pueden observar zonas áridas, semiáridas y subhúmedas (Hernández *et al.* 1998, Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

La zona semiárida (BS_1) abarca el 40.8% de la extensión de la reserva y se localiza a altitudes entre los 1,500 y los 2,400 msnm sobre las laderas orientales de las Sierras de Zapotitlán, Tamazulapan y Nochixtlán, y parte del Valle de Zapotitlán; en el extremo sur y occidente de la reserva, se localiza entre los 1,200 y 2,900 msnm sobre el Cañón de Tomellín, Valle de Cuicatlán y laderas occidentales de las sierras de Zongolica y de Juárez. La zona árida (BS_0) ocupa el 25.5% del área de la reserva y cubre parte de los valles de Tehuacán, Zapotitlán y Cuicatlán, se encuentra entre los 1,000 y los 2,000 msnm (Hernández *et al.* 1998, Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998, Ochoa 2001).

Entre los climas subhúmedos, la reserva se subdivide en tres subgrupos. El de menor humedad (w_0) se encuentra en las partes altas de las sierras de Zapotitlán, Tamazulapan y Nochixtlán, entre altitudes de 2,100 a 2,400 msnm. En el sur se localiza sobre las laderas oeste de las sierras de Ixtlán, Juárez y Zongolica, entre los 1,200 y 2,800 msnm. El subgrupo w_1 se encuentra en las partes altas de las laderas de la sierra de Tecamachalco, en el lado occidental del Valle de Zapotitlán a altitudes de 1,500 a 1,800 msnm, y también en pequeñas porciones de las laderas oeste de las Sierras de Juárez, Zongolica e Ixtlán. Por último, el subgrupo más húmedo (w_2) está representado en las porciones más altas de las sierras Tecamachalco, Ixtlán y Juárez (Hernández *et al.* 1998, Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

2.2.1.3 Suelos

La variación en las características topográficas (i.e. altitud, pendiente y orientación) y climáticas (i.e. temperatura y precipitación), así como diversos factores bióticos (i.e. desarrollo de las comunidades vegetales y actividad de microorganismos), intervienen en la intemperización de la roca madre formando diferentes tipos de suelos (Aguilera 1970). En el área que comprende la reserva de Tehuacán-Cuicatlán se presentan nueve unidades de suelo principales: cambisoles, rendzinas, feozem, xerosoles, regosoles, litosoles, acrisoles, luvisoles y castañozem (INEGI 1984a y b). Debido al relieve montañoso de la región, en la mayor parte de la superficie se presentan suelos con desarrollo escaso (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

En las planicies del Valle de Tehuacán-Cuicatlán existe una gran diversidad de afloramientos geológicos con diferentes tipos de roca que dan origen a suelos someros, pedregosos, halomórficos con distintos estados de alcalinidad y salinidad. Entre estos se encuentran los cambisoles cálcicos y los xerosoles cálcicos derivados de evaporitas del Cretácico inferior. Estos suelos son típicos de zonas áridas y semiáridas con vegetación de matorral xerófilo (Aguilera 1970, Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998). En los alrededores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán hay suelos calcáreos, salinos calcáreos y yesosos de lomerío, la mayoría son suelos de rendzinas, poco desarrollados y con diferentes estados de alcalinidad y salinidad (Aguilera 1970). Los luvisoles y los castañozem se encuentran en la Sierra de Juárez y tienen un buen contenido de materia orgánica que permite rendimientos agrícolas medios a altos (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

2.2.2 Diversidad biológica.

Una de las características más distintivas de la región de Tehuacán-Cuicatlán es su alta diversidad biológica. Desde el punto de vista florístico, Rzedowski (1978) definió a la zona como *Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán*, perteneciente a la *Región Fitogeográfica Xerofítica Mexicana,* y ha sido señalada como una de las regiones con mayor porcentaje de endemismo florístico de nuestro país (14.2%) (Villaseñor *et al.* 1990, Arriaga *et al.* 2000, Dávila *et al.* 2002). Las plantas son el grupo taxonómico mejor inventariado de la región; a la fecha, el listado florístico más completo es la *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* de Dávila *et al.* (1993), en el que se señala que se presentan en la región un total de 180 familias, 891 géneros y cerca de 2,621 especies de plantas vasculares (Dávila *et al.* 2002).

Para la fauna, los inventarios y bases de datos son más escasos; las aves y los mamíferos son los grupos mejor estudiados. Existen 91 especies de aves, de las cuales 10 son endémicas (Arizmendi y Espinosa de los Monteros 1996, Dávila *et al.* 2002); para los mamíferos, los murciélagos son el grupo mejor documentado, la quiropterofauna del valle consta de 34 especies (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet 1996, Dávila *et al.* 2002). Por otra parte, se han registrado 11 especies de anfibios y 48 de reptiles (Dávila *et al.* 2002). Finalmente, los registros de insectos y otros invertebrados, así como de hongos y líquenes, presentan una enorme carencia de información (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998, CONANP 2000).

2.2.2.1 Vegetación

Se han desarrollado diversos trabajos que describen la diversidad florística de la región de Tehuacán-Cuicatlán (Zavala-Hurtado 1982, Dávila 1983, Jaramillo y González 1983, Villaseñor *et al.* 1990, Dávila *et al.* 1993, Osorio *et al.* 1996, Flores-Hernández *et al.* 1999, Valiente-Banuet *et al.* 2000). En estos trabajos se reconocen diferentes tipos de vegetación y de asociaciones vegetales, principalmente en función de las especies dominantes y de las características ambientales que imperan en las distintas zonas que componen a la reserva. Uno de estos trabajos es el de Valiente-Banuet *et al.* (2000), en el que de acuerdo con criterios estructurales, fisonómicos y de la composición de especies, se reconocen 29 asociaciones vegetales asociadas a los tipos climáticos donde se encuentran con mayor frecuencia. Estas asociaciones están agrupadas en seis categorías:

a) Bosques de cactáceas columnares.

Se presentan en climas tipo Bs, e incluye a nueve asociaciones dominadas por cactáceas columnares como *Escontria chiotilla*, *Pachycereus weberi*, *Stenocereus stellatus*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Pachycereus fulviceps*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. mezcalaensis*, *N. macrocephala*, *Stenocereus dumortieri* y *Polaskia chichipe*.

b) Plantas arbóreas de zonas bajas (< 1,800 m de altitud).

Se presentan en climas Bs y comprenden cuatro asociaciones de selvas bajas caducifolias caracterizadas por la dominancia de especies como *Prosopis laevigata*, *Bursera* sp. y *Fouquieria* sp. Asimismo, incluye tres izotales de *Beaucarnea gracilis*, *B. purpusii* y *Yucca periculosa*.

c) Plantas arbóreas de zonas altas (1,900 - 2,900 m de altitud).

El izotal de montaña de *Nolina longifolia* se encuentra en un tipo de clima Bs. También se presentan cuatro tipos de bosques de *Juniperus flaccida* y *J. deppeana*, y de encino y pino (puros y mixtos), con especies como *Quercus glaucophylla, Q. sebifera, Q. magnoliifolia, Pinus oaxacana* y *P. oocarpa*. Estas asociaciones están presentes en zonas con clima Cb.

d) Plantas arbóreas y herbáceas asociadas a ríos con agua permanente.

Los bosques de galería de *Taxodium mucronatum* y *Astianthus viminalis*, y el tular de *Typha dominguensis* se presentan en zonas con clima Bs.

e) Plantas arbustivas espinosas perennifolias.

Se encuentran en climas Bs e incluyen tres matorrales espinosos con especies como *Mimosa luisana, Cordia curassavica, Caesalpinia melanadenia, Echinocactus platyacanthus, Dasylirion* sp., *Agave* sp. y *Hechtia* sp. También incluye al candelillar de *Euphorbia antisyphilitica*.

f) Plantas arbustivas inermes perennifolias.

Comprende al matorral esclerófilo perennifolio (mexical) con especies como *Quercus sebifera, Rhus virens, R. standleyi* y *Vauquelinia australis*, entre otras. Asimismo, incluye al matorral de *Gochnatia hypoleuca*; ambos matorrales se presentan en zonas con clima Bs.

Por su parte, Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas (1998), en una clasificación más general reconocen 19 unidades de vegetación, incluyendo seis variantes de vegetación secundaria (unidades definidas por la presencia de especies diferentes), así como cinco clases de uso de suelo y suelo desnudo, definidas a partir de imágenes de satélite para la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán (Hernández-Cárdenas y Zavala-Hurtado 1998). En la Tabla 2.3 se presentan estas unidades. En el presente trabajo se incluyeron puntos de muestreo principalmente en áreas con algún tipo de matorral xerófilo y de selva baja caducifolia, por lo que a continuación se describen con mayor detalle estos tipos de vegetación.

Tabla 2.3. Categorías de vegetación y uso del suelo de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. (Tomado de Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

Clave	Descripción	Sup (ha)	%
	Sin datos de imagen	2773.4	0.6
MC	Matorral crasicaule	38749.0	7.9
MCs	Matorral crasicaule con vegetación secundaria	19018.4	3.9
MDR	Matorral desértico rosetófilo	36556.6	7.4
MDRs	Matorral desértico rosetófilo con vegetación secundaria	31220.6	6.3
Mz	Mezquital	5484.6	1.1
SBC	Selva baja caducifolia	73746.0	14.9
SBCs	Selva baja caducifolia con vegetación secundaria	26085.2	5.3
TSBCs	Transición de selva baja caducifolia con vegetación secundaria	19243.1	3.9
Chaparral	Chaparral (encinos chaparros y táscate)	18940.7	3.8
Palmar	Palmas (*Brahea nitida*)	21696.5	4.4
MQ	Matorral de encino	12289.0	2.5
BT	Bosque de táscate (*Juniperus sp.*)	25164.0	5.1
Q	Encino	6579.4	1.3
Qs	Encino con vegetación secundaria	36096.8	7.3
Qp	Encino con pino	15365.9	3.1
Qps	Encino con pino con vegetación secundara	996.5	0.2
P	Pino conservado	25431.5	5.2
Pq	Pino encino conservado	12042.0	2.4
BMM	Bosque mesófilo de montaña	603.4	0.1
Pzi	Pastizal inducido	24747.1	5.0
AG-R	Agricultura de riego	8031.6	1.6
AG-T	Agricultura de temporal	16600.7	3.4
AG-T(p)	Agricultura de temporal con cultivo de perennes	0.0	0.0
Sd	Suelo desnudo	11576.9	2.3
N	Nubes	793.1	0.2
Ciudad	área urbana	3549.2	0.7

Nota: La notación de los tipos de vegetación está basada en la clasificación propuesta por Rzedowski (1978).

a) Matorral Xerófilo (MX)

Este tipo de ecosistema ocupa la mayor proporción del área de la reserva (32.9 %). Los tipos de vegetación incluidos en esta categoría son el *matorral crasicaule* (MC), *matorral desértico rosetófilo* (MDR), *mezquital* (Mz), *chaparral* (Chaparral) y *matorral de encino* (MQ). Todos estos muestran una clara asociación con rocas sedimentarias (calizas, areniscas, conglomerados y

lutitas) y aluviones. Se presentan en zonas con climas áridos y semiáridos con lluvias en verano. Las pendientes sobre las que se desarrollan son moderadas (8° a 15°) en altitudes menores a los 2,200 msnm, en sierras bajas, lomeríos, valles aluviales y bajadas de las sierras altas. En la reserva, se distribuyen desde el noroeste de Tehuacán hasta Tecamachalco y hacia el sureste hasta la Cañada de Cuicatlán en la Barranca de Tomellín, donde se combinan con elementos de la selva baja caducifolia, principalmente *Bursera* sp. (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

El matorral crasicaule se caracteriza por la presencia de especies de cactáceas columnares (*Cephalocereus columna-trajani, Cephalocereus crysacanthus, Neobuxbaumia tetetzo, Neobuxbaumia mezcalaensis, Neobuxbaumia macrocephala* y *Myrtillocactus geometrizans*, entre otras) muchas de las cuales son endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, y algunas especies arbustivas características (como *Eysenhardtia polystachya*, palo dulce). En el matorral desértico rosétofilo dominan especies como *Dasylirion serratifolia, Agave* sp. y *Hechtia* sp. entremezclándose con algunas cactáceas columnares y yucas (*Yucca periculosa*). Esta última especie es la que domina en el matorral denominado izotal. En el cardonal se encuentran especies de cactáceas columnares muy ramificadas (*Stenocereus stellatus, Pachycereus* sp., *Escontria chiotilla*), ubicados en las bajadas de las sierras altas.

Los mezquitales se encuentran en las planicies aluviales y la especie dominante de este tipo de vegetación es el mezquite, *Prosopis laevigata*, que frecuentemente se encuentra asociado a *Vallesia glabra*, *Flaveria* sp., *Arundo donax*, *Cercidium praecox* y a algunas cactáceas columnares como *Myrtillocactus geometrizans* y *Pachycereus weberi*. Los chaparrales se encuentran en la porción noroeste de Tehuacán y aparecen también como vegetación de transición en la parte baja de las sierras altas complejas. Este tipo de vegetación se desarrolla sobre rocas sedimentarias (predominando calizas) y algunas volcánicas (basaltos y andesitas). Los climas en los que se presentan los chaparrales son los templados subhúmedos y templados secos con lluvias en verano. Los matorrales de encino son comunidades arbustivas, más o menos caducifolias que prosperan sobre suelos someros y pedregosos en las laderas de los cerros (Rzedowski 1978), algunas especies características son *Quercus ceripes* y *Q. schenckiana* (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

b) Selva Baja Caducifolia (SBC)

Es el segundo tipo de vegetación dominante en la reserva de Tehuacán-Cuicatlán, con un 24.1% de la superficie total. Este tipo de vegetación presenta una gran variedad en su composición florística, mezclando elementos del matorral crasicaule y del cardonal. Para la zona comprendida entre Teotitlán y Tehuacán, se reportan como especies dominantes *Bursera morelensis*, *Bursera odorata*, *Ceiba parvifolia*, *Pseudosmodingium multifolium*, *Cyrtocarpa procera*, *Cercidium praecox*, *Fouquieria formosa* y *Gyrocarpus americanus;* en las inmediaciones de Cuicatlán y Dominguillo la especie dominante es *Lysiloma microphylla*. Entre las cactáceas columnares que se encuentran en esta zona están *Neobuxbaumia tetetzo*, *Pachycereus weberi*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus stellatus*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Mitrocereus fulviceps* y *Pachycereus hollianus*.

La SBC se desarrolla sobre un sustrato de calizas, areniscas y conglomerados en climas de tipo semiárido a subhúmedo, con variantes de muy cálido a templado, con lluvias en verano y sobre laderas con pendiente moderada (8° a 15°) a fuerte (15° a 40°). Es importante señalar que este tipo de vegetación es el que se encuentra más perturbado de todos los ecosistemas que existen en la reserva, presentando un alto porcentaje en estado de regeneración secundaria. Los estratos herbáceo y arbustivo están severamente afectados por el sobrepastoreo de ganado caprino, disminuyendo su cobertura en favor del estrato arbóreo que no sufre la misma presión (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

Otros tipos de vegetación que se encuentran en áreas más reducidas de la reserva de Tehuacán-Cuicatlán son los *bosques templados*. Los encinares puros se localizan en las partes altas de las sierras, a altitudes mayores de los 1,900 msnm, se presentan en climas templados subhúmedos con lluvia en verano y, en menor medida, bajo condiciones secas-templadas y semicálidas-húmedas. Los pinares puros se localizan a altitudes mayores a los 2,600 msnm, en las cimas de la Sierra Mazateca y de Juárez, en climas templados húmedos. El bosque mesófilo de montaña se localiza en la parte sureste, sobre la Sierra de Juárez; se encuentra en climas templados húmedos entre los 1,700 y 2,200 msnm. El palmar de *Brahea nitida* (palma blanca) se localiza principalmente en la planicie de Santa Ana Teloxtoc y en Santiago Nopala. El bosque de táscate (*Juniperus* sp.) se encuentra formando franjas transicionales entre el bosque de *Quercus* y de *Pinus* (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

Capítulo 3
Métodos

3.1. Selección de los sitios de muestreo.

La selección de los sitios de muestreo se realizó a partir de un análisis cartográfico de la reserva de Tehuacán-Cuicatlán y con apoyo en la información sobre los sitios de colecta de cada una de las especies de *Neobuxbaumia* estudiadas, de acuerdo con los registros de los principales herbarios del país. Los herbarios consultados fueron el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la UNAM, el Herbario de la Facultad de Ciencias de la UNAM (FC), el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, el Herbario de la Universidad Autónoma Metropolitana - Unidad Iztapalapa y el Herbario del Instituto de Ecología A.C., en Xalapa, Veracruz. Con base en los datos de las localidades de colecta de cada especie, se realizaron recorridos preliminares dentro del área de estudio para confirmar la presencia de cada especie.

El análisis cartográfico se realizó con base en un mapa de vegetación y uso de suelo de la reserva de Tehuacán-Cuicatlán (Hernández-Cárdenas y Zavala-Hurtado 1998, UAMI-INE 1998). El área de estudio se dividió en 12 cuadros de 15' de longitud X 15' de latitud (Fig. 3.1), dentro de los cuales se muestreó un promedio de cinco a siete puntos por cuadro. Inicialmente se localizaron en el mapa las localidades de colecta de cada especie obtenidas de los ejemplares de herbario y confirmadas con las visitas preliminares, en estos casos la selección de los sitios de muestreo fue dirigida, identificando las posibles vías de acceso a dichas poblaciones. Los demás sitios de muestreo se eligieron tratando de cubrir la mayor parte posible del área de la reserva y considerando cuestiones prácticas, tales como las rutas de acceso.

La selección precisa de los sitios de muestreo se hizo de manera subjetiva, tomando como criterio principal que la vegetación (matorral xerófilo o selva baja) estuviera en buen estado de conservación, aunque las posibilidades de acceso y la existencia de un área suficientemente grande para realizar el muestreo, fueron también criterios importantes. Se incluyeron puntos en los que se distribuyen las especies de estudio (una, dos o tres especies simultáneamente), así como puntos en los que no se presentan (Fig. 3.1). En el Apéndice I se incluyen los nombres y la ubicación geográfica de todos los sitios de muestreo, que son 80 en total, y que se visitaron a través de salidas mensuales de campo, entre septiembre de 2000 y febrero de 2002.

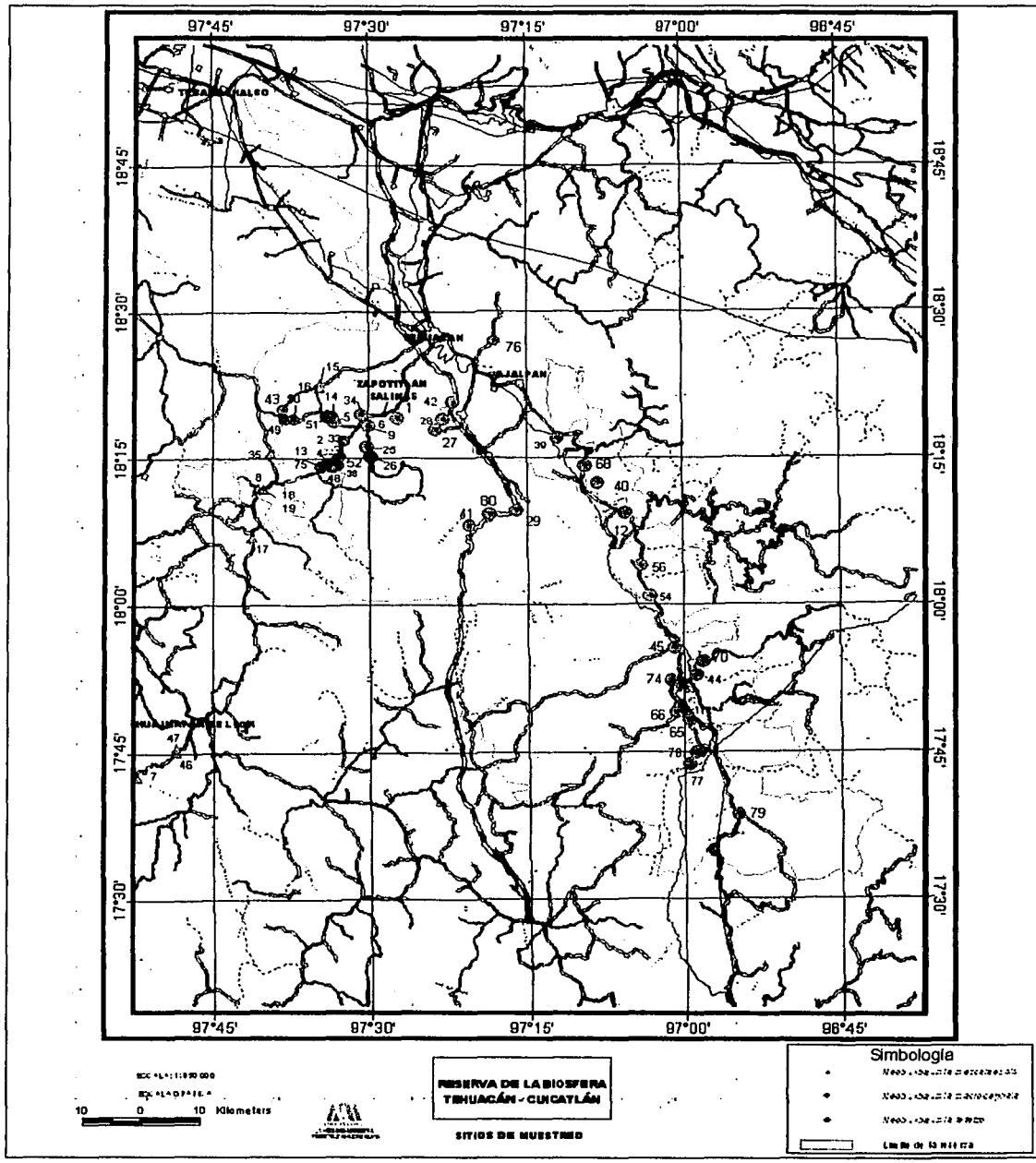


Figura 3.1. Localización de los puntos de muestreo de acuerdo con la presencia de las diferentes especies de *Neobuxbaumia* en cada uno de ellos.

3.2. Registro de datos.

3.2.1. Distribución.

El análisis de la distribución diferencial de las tres especies de *Neobuxbaumia* en la región de Tehuacán-Cuicatlán, se realizó a través de la evaluación de las preferencias de hábitat de cada una de ellas. Para esto se caracterizó el ambiente, tanto físico-químico como biótico, en cada uno de los puntos de muestreo, anotando además, la(s) especie(s) de *Neobuxbaumia* presente(s) en cada uno de ellos. Las características del ambiente que se registraron en cada sitio de muestreo se describen a continuación.

3.2.1.1. Caracterización del ambiente físico en los sitios de muestreo.

La caracterización del medio físico en los sitios de muestreo se realizó por medio de la cuantificación de tres tipos de variables: geográficas y geomorfológicas (latitud, longitud, altitud, orientación y pendiente de la ladera), climáticas (precipitación media anual, temperatura media anual) y edáficas (contenido de nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio, sodio, pH, contenido de materia orgánica, conductividad eléctrica, capacidad de intercambio catiónico, textura y capacidad de retención de agua). A continuación se describen los procedimientos utilizados para esta cuantificación.

a) Variables geográficas y geomorfológicas.

Las coordenadas geográficas (latitud y longitud) de cada sitio de muestreo se obtuvieron a partir de un GPS Garmin modelo 12XL y se utilizaron para localizar cada punto en un mapa de la zona (Figura 3.1). Para medir la altitud, se utilizó un altímetro marca Pretel modelo Altiplus A2, con una resolución de 5 ±2.5 m. La inclinación de la pendiente se midió por medio de un clicímetro SUUNTO Mod. PM-5/360PC graduado en grados; su orientación se determinó con la ayuda de una brújula. Las coordenadas geográficas y los datos de altitud correspondientes a cada sitio de muestreo se presentan en el Anexo I.

b) Variables climáticas.

Debido a que la ubicación de la mayor parte de los sitios de muestreo no coincidió con ninguna estación meteorológica, los datos climáticos se obtuvieron a partir de un Sistema de Información Geográfica (SIG) elaborado para la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán (Hernández-Cárdenas y Zavala-Hurtado 1998). De esta forma se obtuvieron los datos puntuales correspondientes a la precipitación promedio anual y a la temperatura promedio anual estimadas para cada sitio.

c) Variables edáficas.

En cada sitio se trazó un transecto de 50 x 10 m para muestrear las poblaciones de *Neobuxbaumia*, como se explicará más adelante. Únicamente para obtener las muestras de suelo, los transectos se prolongaron 10 m más y sobre su eje central se tomaron cuatro muestras a una distancia aproximada de 20 m entre ellas; el suelo se colectó abarcando un rango de 0 a 30 cm de profundidad. Las muestras, de aproximadamente 500 g, se extrajeron con una pala de jardinero, procurando que estuvieran libres de hojarasca y de raíces, y se depositaron en bolsas de polietileno negro debidamente etiquetadas para ser transportadas al laboratorio. Una vez en la Ciudad de México, las muestras se mantuvieron en refrigeración hasta el momento en que se mandaron a analizar, para evitar que aquellas que estuvieran húmedas sufrieran algún proceso de descomposición. Antes de mandarse a analizar, las muestras se tamizaron, utilizando un tamiz de 2 mm de abertura de malla; posteriormente se mezclaron cantidades iguales (250 g) de cada una de las cuatro muestras colectadas por sitio, de tal manera que quedara una sola muestra compuesta por sitio. En total se obtuvieron 80 muestras de suelo. Esto se hizo una vez que las muestras de los primeros 22 sitios se analizaron por separado (i.e., individualmente cada una de las cuatro muestras por sitio) y se vio que la variación al interior de cada sitio era bastante baja (Apéndice II).

A partir de cada una de estas muestras compuestas se describieron las siguientes variables edáficas: pH, porcentaje de materia orgánica, contenido de N total, de P disponible, de K, Ca, Mg y Na intercambiables, capacidad de intercambio catiónico, conductividad eléctrica, textura y capacidad de retención de agua. Los análisis químicos de las 80 muestras fueron realizados por el Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Posgraduados de la Universidad Autónoma Chapingo, los métodos utilizados se describen brevemente en el Apéndice II.

3.2.2. Densidad y estructura de las poblaciones de *Neobuxbaumia*.

En cada sitio se realizó el muestreo de un área de 500 m^2. Para ello se trazó un transecto de 50 x 10 m en el que se cuantificó el número de individuos de cada especie de *Neobuxbaumia* presente, de acuerdo con su categoría de tamaño. Los individuos se clasificaron en cinco categorías de tamaños, de acuerdo con su altura acumulada: 0-20 cm, 21-100 cm, 101-300 cm, 301-500 cm y más de 500 cm (Tabla 3.1), para el posterior análisis de la estructura poblacional. Con estos datos se calcularon las densidades de cada especie por sitio (ind/ 500 m^2) y finalmente estas densidades se extrapolaron a número de individuos por hectárea.

Tabla 3.1 Categorización por altura total acumulada (suma de la altura total de cada rama), para individuos de *N. mezcalaensis, N. tetetzo y N. macrocephala.*

Altura total (cm)	Categoría
0 a 20	Plántulas (1)
21 a 100	Juveniles (2)
101 a 300	Juveniles (3)
301 a 500	Adultos (4)
> 500	Adultos (5)

3.2.3. Descripción del ambiente biótico: especies nodrizas y acompañantes.

A lo largo del eje central de cada transecto, utilizándolo como una línea de Canfield, se registraron todas las especies arbustivas (i.e., nodrizas potenciales) y su cobertura en centímetros para estimar la proporción del área cubierta por cada una de ellas y la proporción de sitios descubiertos. Esto pretendió describir de manera general cada comunidad, no sólo en términos de su composición específica y abundancia relativa, sino también en términos de la disponibilidad de micrositios de diferentes tipos (i.e., descubiertos o cubiertos por diferentes especies de nodrizas) para la germinación y establecimiento de individuos de *Neobuxbaumia*. Además, para completar la lista de composición específica de cada sitio, también se registró la presencia de otras especies perennes acompañantes.

Por otro lado, al muestrear la población de la(s) especie(s) de *Neobuxbaumia* presente(s) en cada sitio, se registró si los individuos de la primera categoría de tamaño estaban o no asociados a alguna especie de nodriza. Se consideró como asociados a todos aquellos individuos (menores de 20 cm de altura) que estuvieran debajo de la proyección vertical de la copa de otra especie perenne.

En cada sitio de muestreo, se colectaron ejemplares de las diferentes especies arbustivas muestreadas en la línea de Canfield para su posterior identificación. Cada ejemplar se prensó, debidamente etiquetado, indicando el punto de muestreo, la fecha y lugar de colecta, así como su identificación provisional. Posteriormente, en el herbario se determinó la identidad taxonómica de cada ejemplar. En algunos casos sólo se pudo determinar el género de la planta debido, principalmente, a que en el momento de la colecta la planta no presentaba estructuras reproductoras (flores y/o frutos), indispensables para la determinación de algunas especies.

3.3. Construcción de las matrices de datos para el análisis multivariado.

Con la información de las diferentes variables bióticas y abióticas consideradas, se construyeron distintas matrices de datos con N sitios de muestreo X p variables, para su posterior análisis estadístico, individual o simultáneo, por medio de diferentes métodos multivariados.

a) Matriz del ambiente físico.

La matriz ambiental incluyó todas las variables abióticas (geográficas y geomorfológicas, climáticas y edáficas) de cada punto de muestreo. Se utilizaron variables numéricas que correspondieron a los valores de cada variable ambiental.

b) Matriz de la comunidad vegetal.

Esta matriz se construyó incluyendo sólo los datos de presencia/ausencia de las tres especies de *Neobuxbaumia* y de las especies perennes acompañantes registradas en la línea de Canfield y en observaciones fuera del transecto. Las variables utilizadas en esta matriz fueron binarias, de tal manera que el valor 0= ausencia y 1= presencia de las diferentes especies en cada sitio de muestreo.

c) Matriz de densidades de las especies de Neobuxbaumia.

Se obtuvo una matriz de abundancia para cada especie de *Neobuxbaumia* muestreada en los diferentes sitios. Esta incluyó la densidad (ind/ha), así como la abundancia relativa de los individuos de la primera categoría de tamaño (< 20 cm) y de los individuos de la categoría 2 a la 5 (> 20 cm). Además, se incluyeron las principales variables ambientales asociadas a la distribución de las especies de *Neobuxbaumia*, de acuerdo con los análisis multivariados que se describen más adelante. La distinción entre individuos menores y mayores a 20 cm se hizo debido a que en algunas localidades se registró una gran cantidad de individuos menores a 20 cm y se deseaba detectar aquellas variables ambientales a las que se encontraba asociado un mayor establecimiento de plántulas y con ello la regeneración de las poblaciones de cada especie de *Neobuxbaumia*.

3.4. Análisis estadístico multivariado.

Dado que los diversos procesos ecológicos son producto de una gran cantidad de factores que interactúan entre sí, la información contenida en las matrices de datos se sometió a dos tipos de análisis multivariados (i.e., análisis de componentes principales y análisis de correspondencia canónica). Estos análisis permiten explorar el comportamiento de los diversos factores considerados y detectar aquellos que constituyen las principales fuentes de variación entre los sitios de muestreo y que, a su vez, son importantes para explicar la distribución diferencial de las tres especies de *Neobuxbaumia* que se distribuyen en la región de Tehuacán-Cuicatlán.

3.4.1. Técnicas de Ordenación.

Cuando se tiene una gran cantidad de variables que determinan un fenómeno (en este caso la presencia/ausencia de las diferentes especies de *Neobuxbaumia*), es recomendable depurarlas y detectar aquellas variables que son importantes para explicar la variación global del fenómeno y que, por lo tanto, deben ser incluidas en los análisis posteriores, y aquellas que deben eliminarse para evitar redundancia y simplificar el análisis (McGarigal *et al.* 2000). De esta manera, es necesario identificar y eliminar las variables que tienen un comportamiento parecido, con el fin de tener elementos más claros en la selección de variables para realizar análisis posteriores de regresión múltiple que permitan examinar de manera más fina el fenómeno en cuestión (Zavala-Hurtado 1986, McGarigal *et al.* 2000).

El **Análisis de Componentes Principales (ACP)** es una técnica muy útil para separar o seleccionar aquel subconjunto de variables, de entre un conjunto más complejo, que son de mayor importancia para explicar el comportamiento de un fenómeno. Esta técnica se utiliza frecuentemente como un primer paso en el análisis de datos multivariados para identificar las variables más relevantes con las que se pueden realizar otros análisis más finos. El ACP consiste en el eigenanálisis de una matriz de covarianza o de correlación, calculada a partir de los valores originales de las variables. La matriz de correlación se usa cuando los datos de las diferentes variables se estandarizan (llevándolos a media cero y varianza igual a uno) por encontrarse en diferentes escalas, o bien, por corresponder a ordenes de magnitud diferentes (Zavala-Hurtado 1986, Jonhson 2000, McGarigal *et al.* 2000), como ocurrió con los datos del presente trabajo.

En un ACP, los eigenvalores que se obtienen como parte del análisis indican la varianza explicada por cada uno de los ejes obtenidos como "componentes principales" y aparecen en los resultados en orden decreciente. Los eigenvectores representan los componentes de carga para cada eje; estas cargas se pueden considerar una medida de la importancia relativa de cada variable y su relación con los ejes componentes principales extraídos, de acuerdo con el signo de dichas cargas (Jonhson 2000, McGarigal *et al.* 2000). Estos resultados se pueden representar gráficamente por medio de vectores que corresponden a los eigenvectores o componentes de carga para las variables analizadas, y que indican la dirección en que incrementan los valores de cada variable y su tasa de cambio, según su longitud, a través del diagrama. La posición de los puntos que representan a los sitios está determinada por sus calificaciones ("scores"), e indica la manera en que se distribuyen a lo largo del gradiente ambiental (Jongman *et al.* 1995, Kovach 1999).

La técnica de ACP ha sido utilizada con gran éxito en algunos trabajos que analizan la distribución de especies vegetales. Por ejemplo, esta técnica permitió identificar algunos atributos del medio ambiente, como la cobertura de arbustos y herbáceas, así como el tamaño del grupo de individuos, como factores importantes en la distribución de *Stenocereus eruca*, una cactácea endémica y amenazada de Baja California Sur (Cancino *et al.* 1995). Por su parte, López (1997) analizó la distribución y abundancia de cinco especies de vara blanca (*Croton* sp.) en el estado de Sinaloa, identificando a la altitud y la precipitación como los principales factores físicos que determinan la distribución de las distintas especies. También detectó la importancia de algunas características edáficas como el pH y el contenido de potasio, fósforo, materia orgánica y nitrógeno, que se asocian a las mayores densidades de estas especies.

Una vez que se han identificado las variables de mayor importancia en la explicación de un fenómeno a través de un ACP, se pueden realizar otros análisis complementarios, considerando ahora a dichas variables.

Otra técnica estadística multivariada que se utiliza frecuentemente para detectar patrones de variación en la distribución de especies y sus principales relaciones con diferentes parámetros ambientales, es el **Análisis de Correspondencia Canónica (ACC).** Este es un método de análisis directo de gradientes, y relaciona directamente los datos de presencia/ausencia de las especies vegetales con los valores de las variables ambientales de manera simultánea. El ACC es un método derivado del análisis de correspondencia y arroja resultados a partir de

regresiones múltiples consecutivas de las diversas combinaciones lineales de variables ambientales y especies. Esta técnica selecciona aquellas combinaciones que maximizan la dispersión de las calificaciones ("scores") de las especies en el espacio de ordenación y las asocia con los ejes de ordenación. El primer eigenvalor que resulta del análisis corresponde a la combinación de variables ambientales que explica la mayor variación en la presencia de las especies. Las combinaciones de variables que definen los ejes de ordenación tienen un peso o coeficiente canónico (eigenvector) para cada variable ambiental, que junto con las correlaciones de éstas con cada eje (correlaciones intraset), definen las contribuciones de cada una de las variables para la determinación del gradiente ambiental y la distribución de las especies en éste (Jongman *et al.* 1995, McGarigal *et al.* 2000). En una representación gráfica, al igual que en el ACP, las variables ambientales y las especies presentes en la comunidad están representadas por vectores que indican la dirección y la magnitud del gradiente ambiental (biótico y abiótico); los vectores más largos tienen una mayor correlación con los ejes de ordenación y, por lo tanto, están más relacionados con el patrón de variación en la composición de especies que muestra el diagrama de ordenación. La posición de los puntos que representan a los sitios indica la manera en que se distribuyen a lo largo del gradiente ambiental (Jongman *et al.* 1995, Kovach 1999).

Un ejemplo de la utilización de esta técnica es el análisis del ambiente físico y biótico en la determinación de la distribución y abundancia regional de *Pachycereus grandis*, *Stenocereus dumortieri* y *S. queretaroensis* en la Cuenca de Sayula, Jalisco (Huerta-Martínez *et al.* 1999). El ACC detectó que la distribución de las especies se relaciona con un gradiente de humedad determinado principalmente por la latitud. *Stenocereus dumortieri* se presenta en ambientes secos, en la parte sur de la cuenca y las otras dos especies de cactáceas columnares están ampliamente distribuidas, incluso en ambientes húmedos hacia el norte de la cuenca. El contenido de fósforo, potasio, arena y la capacidad de intercambio catiónico del suelo fueron las principales variables edáficas que explicaron la variación de la comunidad vegetal.

3.4.2. Caracterización de las áreas de distribución de las tres especies de *Neobuxbaumia*.

La caracterización e identificación de las áreas en las que se distribuyen las diferentes especies de *Neobuxbaumia* se realizó, en primer término, a través de análisis de componentes principales (ACP) para la matriz de variables ambientales y para la de composición específica de la comunidad vegetal.

3.4.2.1. Matriz del ambiente físico.

Para la ordenación de los sitios de muestreo de acuerdo con las variables ambientales, se realizó un primer análisis (ACP) incluyendo todas las variables ambientales y posteriormente se realizaron varios "ensayos" eliminando algunas variables cuyos componentes de carga fueron muy bajos en los primeros tres ejes del espacio de ordenación. Algunos datos "outliers" correspondientes a sitios en los que los valores de algunas variables edáficas estuvieron muy disparados, se asumieron como errores de muestreo y también fueron eliminados. Esto se hizo para observar el comportamiento de los datos al eliminar las variables que explican muy poca variabilidad entre los sitios de muestreo, enfatizando la importancia de las variables que explican una mayor variabilidad en el ambiente.

3.4.2.2. Matriz de la comunidad vegetal.

La ordenación de los sitios de muestreo con respecto a la composición específica de la comunidad vegetal (i.e., nodrizas potenciales de las tres especies de *Neobuxbaumia*, así como otras especies acompañantes), se hizo a partir de varios ensayos en el ACP omitiendo algunas variables (especies) con valores de carga muy bajos, es decir, aquellas que explicaban una proporción muy baja de la variación en la composición de las comunidades muestreadas. Los resultados más claros se obtuvieron al realizar el ACP eliminando las especies con vectores muy cortos (cargas muy pequeñas) y los sitios donde no se presenta ninguna especie de *Neobuxbaumia*.

Para analizar simultáneamente la matriz ambiental y la matriz de especies, con el fin de detectar las relaciones existentes entre ellas, se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC). El análisis simultáneo de los diferentes factores tanto abióticos como bióticos permitió determinar aquellos a los que está asociada la presencia de cada una de las especies estudiadas. Ambos análisis (i.e., ACP y ACC) se llevaron a cabo utilizando el paquete estadístico MultiVariate Statistical Package (MVSP plus) versión 3.1 (Kovach 1999).

3.4.3. Análisis de la abundancia.

Para evaluar los factores que afectan la abundancia de cada una de las especies de estudio, se llevaron a cabo regresiones múltiples por pasos por eliminación sucesiva de variables, utilizando como variables independientes a aquellas que resultaron de importancia significativa en los análisis multivariados, y al logaritmo de la densidad de la población de *Neobuxbaumia* presente en cada sitio de muestreo, como variable dependiente. De esta manera, se pudieron identificar las variables que ejercen una mayor influencia sobre la abundancia de cada especie de *Neobuxbaumia*.

3.4.4. Análisis de las estructuras poblacionales.

Para cada punto de muestreo, se graficaron las estructuras poblacionales, en términos de la abundancia relativa de los individuos de las diferentes categorías de tamaño, para cada especie de *Neobuxbaumia* (Apéndice III). Por otro lado, se llevaron a cabo correlaciones entre los valores de las variables ambientales particularmente importantes, utilizadas en el análisis de abundancia (e.g., precipitación), y la proporción de individuos de *Neobuxbaumia* que se encuentran en diferentes categorías de tamaño (e.g., proporción de plántulas). De esta manera se pudo evaluar si existe alguna relación entre dichas variables y la abundancia relativa de los individuos de diferente categoría de tamaño (particularmente de la primera categoría), al interior de cada población de *Neobuxbaumia*.

3.4.5. Evaluación del nodricismo.

Se deseaba determinar si algunas especies particulares de plantas perennes tienden a fungir como nodrizas con cierto nivel de especificidad para cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas. Para esto, se analizó la distribución de las frecuencias observadas y esperadas (de acuerdo con la cobertura relativa de cada especie perenne obtenida a partir de las líneas de Canfield) del número de individuos pequeños de *Neobuxbaumia* encontrados bajo el dosel de las diferentes especies perennes. Se trabajó con la hipótesis nula de que el número de cactus encontrados en los sitios abiertos o por debajo de las copas de las especies perennes es proporcional al área que cada tipo de unidad ocupa respecto al área del transecto. Para demostrarlo se realizó una prueba estadística de X^2 de bondad de ajuste (Sokal y Rohlf 1979), para evaluar si la distribución de plántulas de *Neobuxbaumia* bajo la copa de diferentes

plantas perennes es una función solamente de la cobertura relativa de éstas, o si existe una asociación significativa entre ellas.

En caso de resultar significativa la prueba de X^2 de bondad de ajuste, se evaluó la asociación de las plántulas de *Neobuxbaumia* con cada una de las diferentes especies perennes a través de un análisis de residuales (Everitt 1977). Este análisis permitió conocer la significancia estadística y el signo de cada asociación particular. Considerando que los residuales se distribuyen de manera normal con media cero y varianza igual a uno, cualquier valor absoluto mayor a dos (aproximadamente el 5% de la distribución normal) resulta significativo (Everitt 1977). Los resultados de este análisis permitieron identificar si la presencia de las nodrizas idóneas pudiera ser un factor que limite o determine la abundancia de cada especie de *Neobuxbaumia* en la región estudiada.

Capítulo 4
Resultados

4.1. Ordenación de los sitios de muestreo.

4.1.1. Matriz del ambiente físico.

De manera general, en los distintos ensayos se observó un comportamiento muy similar de las variables que explicaron la mayor variación ambiental entre los sitios de muestreo y las tendencias en la ordenación espacial de los puntos fueron consistentes. Los resultados fueron más claros al realizar el ACP eliminando los datos correspondientes a la orientación de la ladera y al contenido de potasio en el suelo. El criterio para eliminar a estas variables del análisis fueron sus bajos valores de componente de carga. Los eigenvalores resultantes de este ACP indican que los primeros cinco ejes componentes principales explican la mayor variabilidad ambiental observada en el área de muestreo. El primer eje explicó el 27.09% de la variación en los factores ambientales, mientras que los siguientes ejes explicaron el 14.14% (eje 2), 10.46% (eje 3), 7.55% (eje 4) y 7.11% (eje 5). Estos cinco ejes, en conjunto, explican el 66.34% de la variabilidad total en los valores de los factores ambientales medidos (Tabla 4.1). La representación gráfica y la interpretación de las variables que definen el gradiente ambiental en la zona de estudio, se realizó con base en los tres primeros ejes del espacio de ordenación, por lo que sólo éstos se detallarán más adelante.

Tabla 4.1. Eigenvalores y porcentaje de la varianza explicada por cada eje Componente Principal para la matriz ambiental. En negritas se señalan los valores del porcentaje acumulado que explican la mayor variabilidad de los datos.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Eje 5	Eje 6	Eje 7	Eje 8
Eigenvalor	5.145	2.687	1.987	1.434	1.351	1.043	0.945	0.866
Porcentaje	27.081	14.141	10.46	7.549	7.113	5.488	4.976	4.558
Porcentaje acumulado	**27.081**	**41.222**	**51.681**	**59.23**	**66.343**	71.832	76.807	81.365

Los resultados de los eigenvectores señalan que el eje 1 estuvo fuertemente asociado con 14 de las 19 variables ambientales consideradas en el análisis, definiendo un gradiente ambiental en el espacio de ordenación. Las variables asociadas a este eje fueron climáticas y geomorfológicas (temperatura, precipitación, pendiente, altitud) y algunas variables edáficas como el porcentaje de arcilla, el contenido de calcio y la capacidad de intercambio

catiónico (Tabla 4.2, Fig. 4.1 y 4.2). El eje 2 estuvo asociado con 15 variables, siendo las asociaciones más fuertes con algunas variables edáficas, tales como el contenido de fósforo, el porcentaje de limo, el pH y la capacidad de retención de agua del suelo (Tabla 4.2, Fig. 4.1). El gradiente ambiental en el eje 3 del espacio de ordenación está definido principalmente por características edáficas, como el porcentaje de limo y de arena, así como la conductividad eléctrica del suelo (Tabla 4.2, Fig. 4.2).

Tabla 4.2. Componentes de carga (eigenvectores) de las variables ambientales en los ejes componentes principales. En negritas se señalan los valores de aquellos componentes con mayor importancia relativa en cada eje.

Variables Ambientales	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Eje 5
Longitud	**-0.222**	**0.256**	**0.12**	-0.052	0.198
Latitud	**0.136**	**-0.191**	**-0.201**	**0.599**	-0.168
Altitud	**0.34**	**-0.122**	**-0.275**	0.03	-0.172
Pendiente	**-0.216**	**0.101**	**0.148**	**-0.122**	-0.129
Precipitación	**0.229**	**-0.113**	-0.06	**-0.483**	-0.118
Temperatura	**-0.339**	**0.129**	**0.269**	0.02	0.118
* pH	0.025	**-0.227**	**0.211**	**0.139**	0.603
* Conductividad Eléctrica	-0.03	0.003	**0.404**	0.005	-0.478
* Materia Orgánica	**0.321**	**0.328**	0.064	-0.088	-0.087
* N	**0.306**	**0.328**	0.061	-0.045	-0.115
* P	0.002	**0.353**	0.088	**0.478**	-0.126
* Ca	**0.305**	0.036	**0.215**	-0.032	0.214
* Mg	**0.164**	**0.326**	**0.235**	**0.24**	0.137
* Na	-0.018	0.036	**0.158**	**-0.218**	-0.059
* Capacidad de Intercambio Catiónico	**0.28**	0.098	-0.086	0.026	0.073
* Capacidad de Retención de Agua	**0.231**	**0.34**	0.056	**-0.137**	0.136
* Arena (%)	**-0.244**	**0.317**	**-0.397**	-0.044	0.004
* Limo (%)	0.049	**-0.268**	**0.485**	0.061	-0.282
* Arcilla (%)	**0.302**	**-0.213**	**0.137**	0.009	0.24

* Variables edáficas

Los resultados de este análisis sugieren que la variabilidad en las condiciones ambientales entre los diferentes sitios de muestreo está dada en función de un gradiente ambiental definido principalmente por las variables mencionadas. En la Figura 4.1 se observa la distribución de los sitios de muestreo con respecto a los dos primeros ejes del espacio de ordenación. De acuerdo con la presencia/ausencia de cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia* en los sitios de muestreo, se puede observar que aquellos en donde se presenta *N. tetetzo* se encuentran distribuidos principalmente en la parte central e izquierda

del espacio de ordenación. Los sitios en los que se presenta *N. mezcalaensis* están dispuestos en la parte central derecha y los sitios correspondientes a *N. macrocephala* se encuentran ligeramente hacia la derecha y en la parte inferior; en la parte central se traslapan las "nubes" de puntos correspondientes a cada especie, indicando la coexistencia de dos o tres especies. Curiosamente, los sitios en los que no se presenta ninguna especie de *Neobuxbaumia* no forman una "nube" definida de puntos separada de los sitios que sí presentan alguna especie de *Neobuxbaumia;* algunos de estos sitios están totalmente inmersos en la nube de puntos donde se encuentran los sitios con *Neobuxbaumia*, mientras que otros están claramente en regiones extremas del espacio de ordenación.

Al sobreponer los vectores que representan la variación de los factores ambientales sobre la distribución de los sitios de muestreo respecto a los tres primeros ejes en el espacio de ordenación (Fig. 4.1 y 4.2), podemos tener una primera idea de los factores ambientales a los que está asociada la presencia de cada especie de *Neobuxbaumia*. Se puede observar, por ejemplo, que los sitios donde está presente *N. tetetzo*, están dispuestos en un gradiente ambiental definido principalmente por la temperatura, longitud, pendiente y porcentaje de arena. Los sitios correspondientes a *N. mezcalaensis* se distribuyen hacia las zonas de mayor altitud, precipitación, contenido de arcilla, capacidad de intercambio catiónico, porcentaje de materia orgánica y contenido de nitrógeno del suelo. La presencia de *N. macrocephala* se da a lo largo de un gradiente de latitud, altitud y precipitación, así como del contenido de arcilla y limo en el suelo. En el caso de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala,* se observa un grupo de sitios asociados a altos contenidos de arcilla en el suelo. Esto es muy importante, pues en función de la proporción de arcilla en el suelo, otras características edáficas se ven afectadas, tales como la aireación, la retención y el movimiento de agua en el suelo (Honorato 2000), lo que puede afectar, a su vez, las probabilidades de establecimiento de plántulas, principalmente.

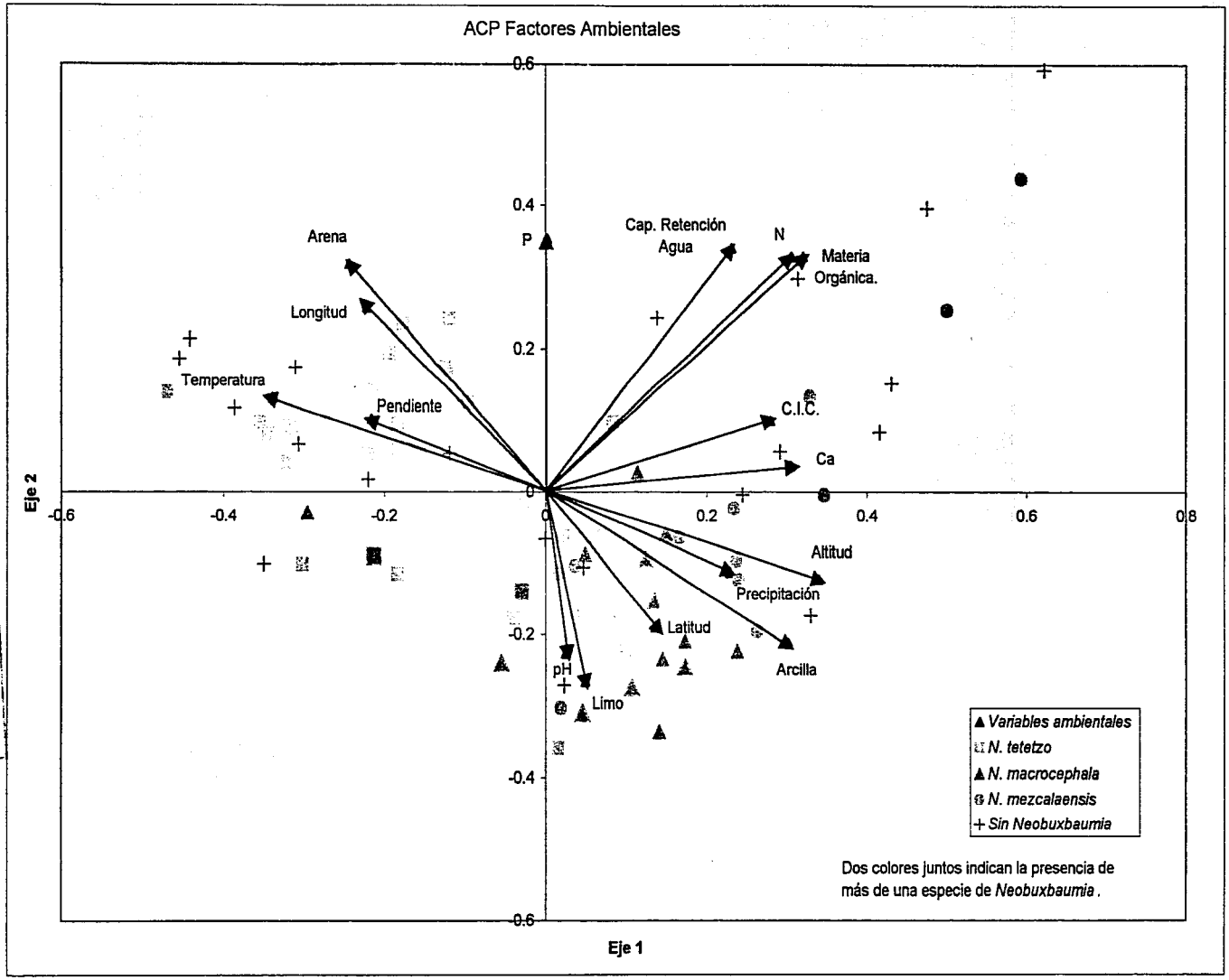


Figura. 4.1. Diagrama de ordenación bipolar de los sitios de muestreo con cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia*, en función de las variables ambientales. Se presenta el eje 1 vs eje 2.

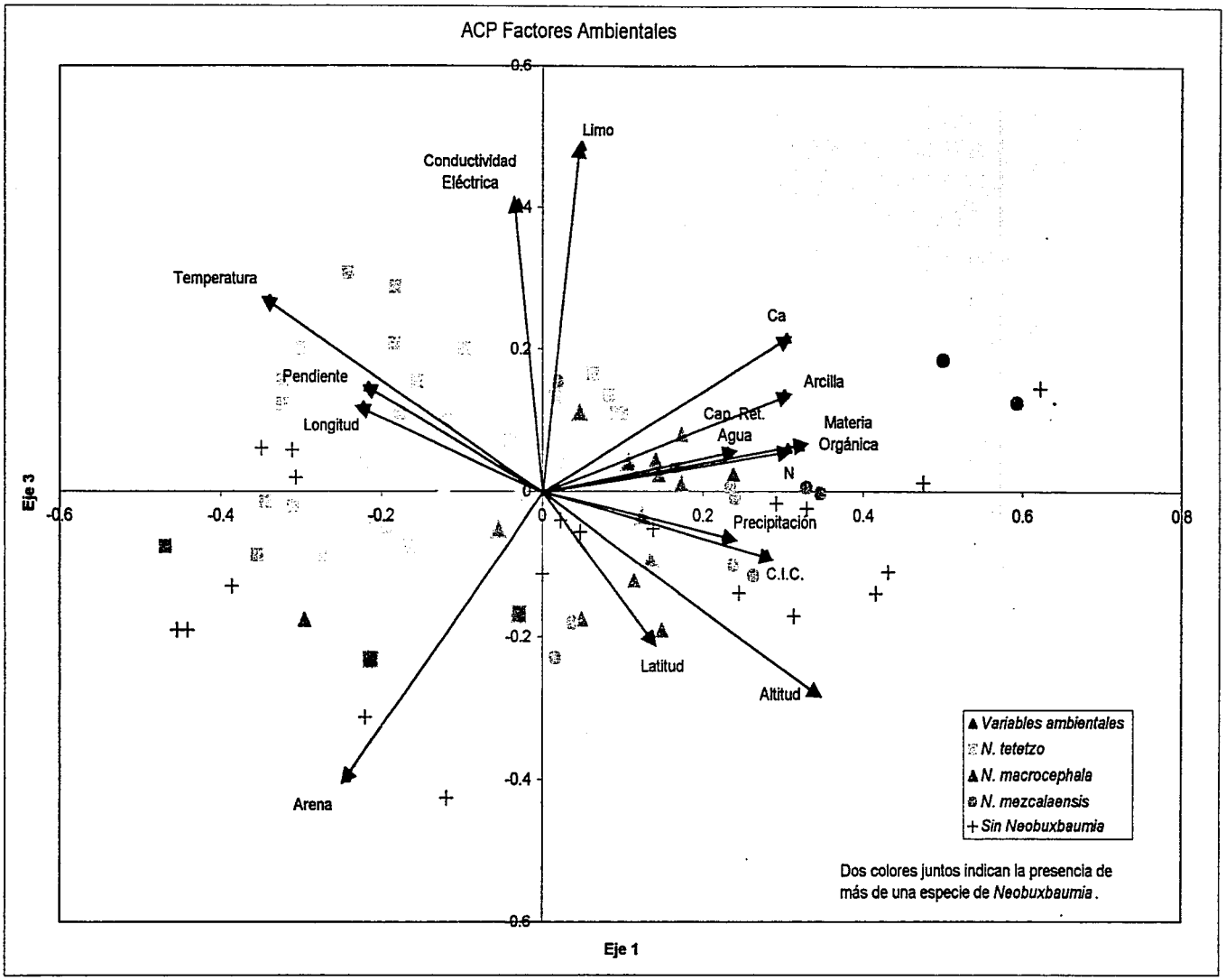


Figura 4.2. Diagrama de ordenación bipolar de los sitios de muestreo con cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia* en función de las variables ambientales. Eje 1 vs Eje 3.

4.1.2. Matriz de la comunidad vegetal.

Al igual que en el análisis de ordenación para los factores abióticos, se realizaron varios ensayos omitiendo algunas variables (especies) con valores de carga muy bajos, es decir, aquellas que explicaban una proporción muy baja de la variación en la composición de las comunidades muestreadas. Los resultados más claros se obtuvieron al realizar el ACP eliminando las especies con vectores muy cortos (cargas muy pequeñas) y los sitios donde no se presenta ninguna especie de *Neobuxbaumia*. Este ACP señala que los primeros seis ejes componentes principales explican el 58.97% de la variabilidad de los datos (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Eigenvalores y porcentaje de la varianza explicada por cada eje Componente Principal para la matriz de la comunidad vegetal. En negritas se señalan los valores del porcentaje acumulado que explican la mayor variabilidad de los datos.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Eje 5	Eje 6	Eje 7	Eje 8
Eigenvalor	1.342	0.684	0.48	0.4	0.356	0.305	0.264	0.261
Porcentaje	22.19	11.308	7.931	6.619	5.885	5.039	4.365	4.322
Porcentaje acumulado	**22.19**	**33.497**	**41.428**	**48.047**	**53.932**	**58.971**	63.336	67.658

Algunas de las 16 variables (especies) que mostraron un mayor valor de componente de carga asociado al primer eje fueron: *Neobuxbaumia tetetzo*, *Calliandra* sp., *Aeschynomene* sp., *N. macrocephala*, *Cercidium praecox*, *Ipomoea arborescens* y *Gochnatia hypoleuca* (Tabla 4.4, Fig. 4.3 y 4.4). El eje 2 estuvo asociado con 15 de las 33 especies consideradas en el análisis, principalmente con *Castela tortuosa*, *Hechtia podantha*, *Mimosa luisana*, *Mammillaria* sp. y *Lippia graveolens* (Tabla 4.4, Fig. 4.3). En el eje 3 del espacio de ordenación fueron importantes *Hechtia podantha*, *Mammillaria* sp., *Cnidosculus tehuacanensis*, *Mimosa luisana*, *Fouquieria* sp., *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *Prosopis laevigata* y *Euphorbia* sp. (Tabla 4.4, Fig. 4.4). Esto significa que la mayor variabilidad en los sitios de muestreo en cuanto a su composición específica, se encuentra relacionada con un gradiente de la presencia de estas especies y/o géneros.

Tabla 4.4. Componentes de carga (Eigenvectores) de las variables originales (especies) en los primeros cinco ejes componentes principales. En negritas se señalan los valores de aquellos componentes con mayor importancia relativa en cada eje.

Especies	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Eje 5
Acacia cochliacantha	**0.191**	**-0.151**	**0.142**	**0.376**	0.064
Acacia constricta	**-0.269**	**0.321**	**-0.104**	**0.123**	-0.046
Acacia sp.	-0.021	0.052	**-0.245**	**-0.241**	**0.131**
Aeschynomene sp.	**-0.322**	0.036	**0.177**	**-0.176**	**0.198**
Bursera sp.	**0.217**	**-0.164**	0.063	**-0.34**	**0.208**
Caesalpinia sp.	-0.053	-0.003	**-0.157**	-0.039	**0.181**
Calliandra sp.	**-0.335**	0.076	**0.216**	-0.07	0.06
Castela tortuosa	0.071	**0.372**	-0.047	0.013	**-0.219**
Celtis sp.	0.023	0.036	-0.004	0.023	**0.126**
Cercidium praecox	**0.28**	**0.23**	0.077	-0.048	-0.077
Cnidosculus tehuacanensis	**0.101**	0.071	**0.21**	0.008	**0.635**
Echinocactus platyacanthus	**-0.204**	**0.182**	0.004	**0.135**	-0.005
Euphorbia sp.	0.048	0.04	**0.227**	0.016	**0.15**
Ferocactus latispinus	-0.026	**0.305**	**-0.155**	-0.058	-0.019
Fouquieria sp.	0.097	**0.171**	**-0.29**	**0.407**	**0.152**
Gochnatia hypoleuca	**-0.23**	0.031	**0.141**	**0.125**	**-0.11**
Hechtia podantha	0.039	**0.355**	**0.241**	**-0.28**	**-0.125**
Ipomoea arborescens	**-0.243**	-0.067	**0.278**	0.01	-0.005
Leucaena sp.	0.097	0.029	0.081	**0.174**	**0.162**
Lippia graveolens	**-0.141**	**0.268**	-0.085	**0.174**	0.046
Mammillaria sp.	**0.117**	**0.322**	**0.26**	0.028	**0.15**
Mimosa luisana	0.063	**0.245**	**-0.304**	**-0.173**	**0.362**
Mimosa sp.	-0.043	0.044	**0.148**	**0.35**	**0.103**
Myrtillocactus geometrizans	**0.1**	0.065	**0.112**	**-0.18**	0.016
Neobuxbaumia macrocephala	**-0.297**	0.069	**0.119**	**-0.115**	0.005
Neobuxbaumia mezcalaensis	**-0.2**	**-0.23**	**-0.272**	0.037	**0.176**
Neobuxbaumia tetetzo	**0.345**	**0.123**	**0.133**	0.004	-0.05
Pachycereus hollianus	0.026	**0.17**	**-0.1**	0.054	-0.092
Prosopis laevigata	0.066	0.02	**-0.229**	**-0.157**	**-0.147**
Stenocereus sp.	0.061	0.033	0.06	**0.177**	0.091
Tecoma stans	-0.033	-0.035	-0.021	**0.156**	-0.02
Yucca periculosa	-0.085	0.065	**-0.232**	-0.045	**0.193**

En la Figura 4.3 se observa la distribución de los sitios de muestreo en el espacio de ordenación. Se puede observar que los sitios donde se presenta *N. tetetzo* se encuentran distribuidos hacia la derecha y en la parte media y superior del espacio de ordenación. Los sitios donde se presenta *N. mezcalaensis* están dispuestos hacia la izquierda y en la parte

central e inferior. Los sitios correspondientes a *N. macrocephala* se encuentran en el extremo izquierdo y en la parte central del espacio de ordenación.

De igual forma que en la ordenación de las variables ambientales, la sobreposición gráfica de la presencia de cada una de las especies de *Neobuxbaumia* en los sitios de muestreo respecto a los tres primeros ejes de ordenación, permitió visualizar las tendencias de asociación de cada especie de *Neobuxbaumia* con otras especies perennes (Fig. 4.3 y 4.4). En estas figuras se puede observar que los sitios en donde está presente *N. tetetzo*, así como su vector correspondiente, están asociados principalmente a la presencia de *Cercidium praecox, Mimosa luisana, Castela tortuosa, Bursera* sp., *Acacia cochliacantha* y *Fouquieria* sp. Los sitios y el vector correspondientes a *N. mezcalaensis* se encuentran asociados a la presencia de *Ipomoea arborescens, Gochnatia hypoleuca, Calliandra* sp., *Aeschynomene* sp. y *N. macrocephala*. La presencia de *N. macrocephala* se da de manera conjunta con *Aeschynomene* sp., *Calliandra* sp., *Echinocactus platyacanthus, Gochnatia hypoleuca* y frecuentemente con *N. mezcalaensis*.

En los diagramas de ordenación, cada especie de *Neobuxbaumia* tiene componentes de carga (vectores) muy grandes en magnitud y con direcciones muy distintas (Fig. 4.3 y 4.4). Esto sugiere que la presencia de cada especie de *Neobuxbaumia* se da, en la mayoría de los casos, de manera separada. Sin embargo, *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* se encuentran frecuentemente compartiendo los mismos sitios. Es necesario señalar que en estos casos, una de las dos especies casi siempre se presenta en bajas densidades y en las áreas aledañas a las poblaciones más densas de la otra especie.

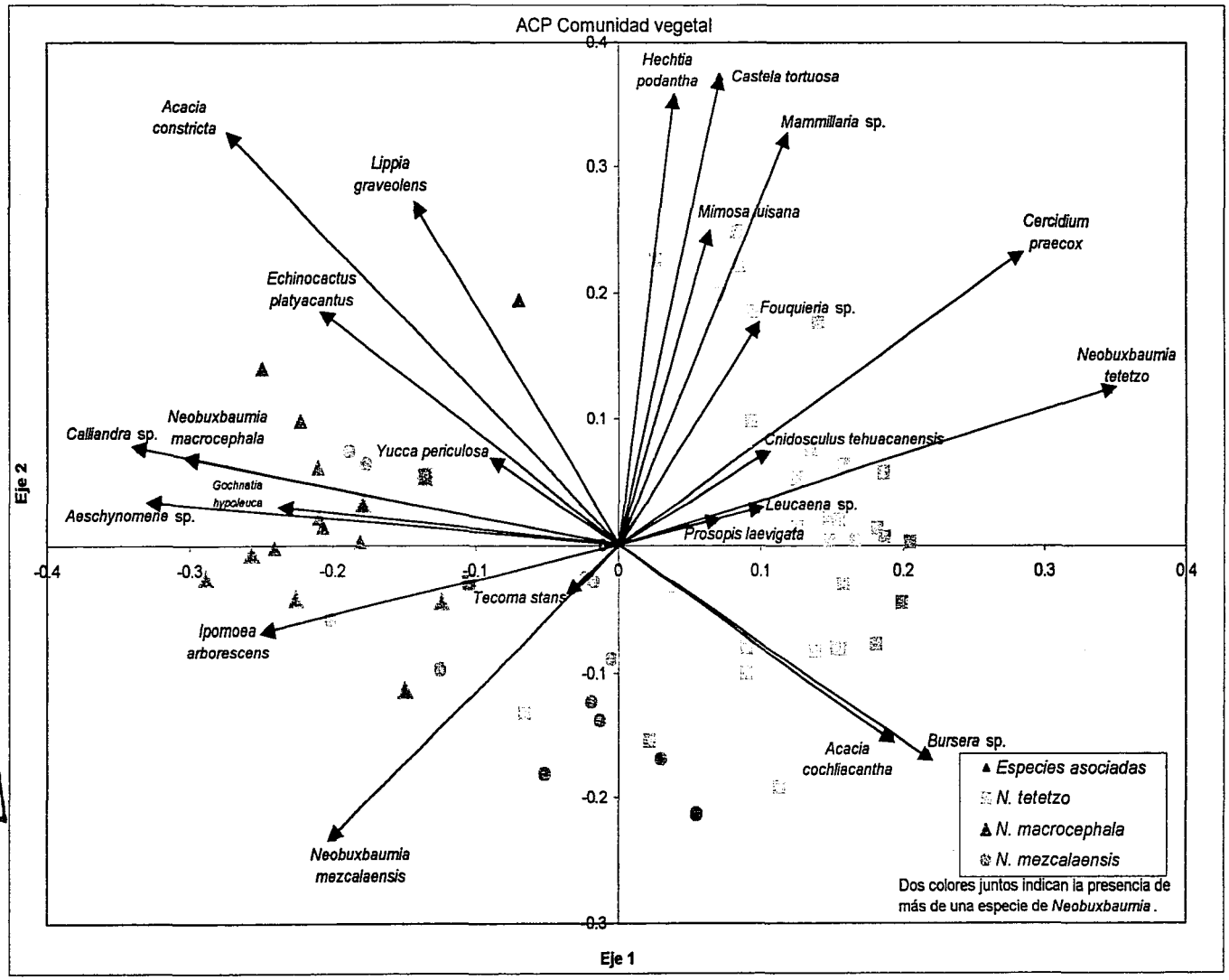


Figura 4.3. Diagrama de Ordenación bipolar de los sitios de muestreo con cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia* en función de las especies perennes asociadas. Se presenta el Eje 1 vs Eje 2.

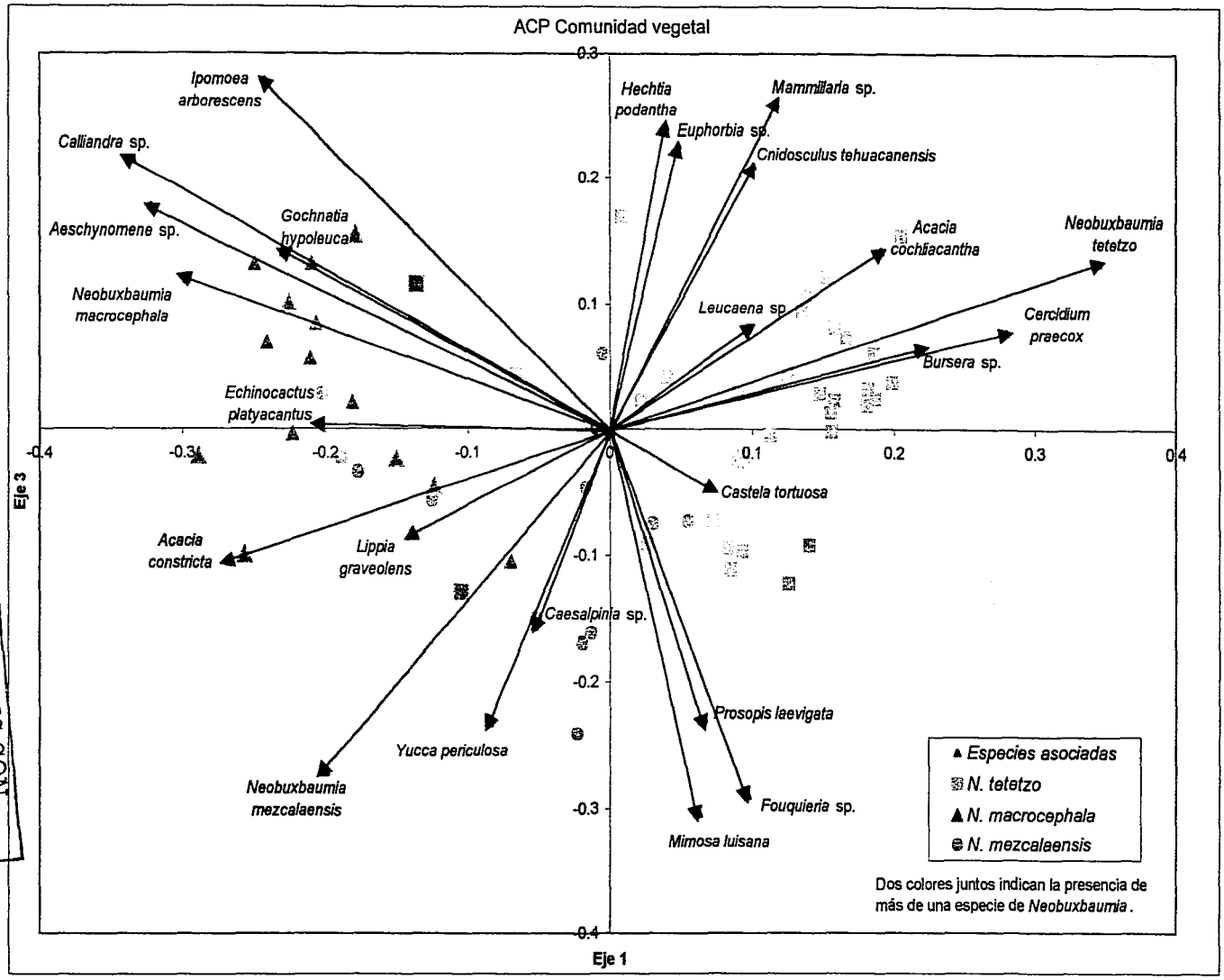


Figura 4.4. Diagrama de Ordenación bipolar de los sitios de muestreo con cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia* en función de las especies perennes asociadas. Se presenta el Eje 1 vs Eje 2.

4.2. Análisis de la distribución.

Para analizar simultáneamente los diferentes factores tanto abióticos como bióticos que pueden ser importantes en la determinación de las áreas de distribución de las tres especies de *Neobuxbaumia*, se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC).

De manera general, los resultados de los eigenvalores señalan que los primeros cuatro ejes explican el 66.6% de las correlaciones entre las variables ambientales y la presencia de las diferentes especies, tanto de *Neobuxbaumia*, como de otras perennes (Tabla 4.5).

Tabla 4.5. Eigenvalores y porcentaje de varianza explicada por cada eje del Análisis de Correspondencia Canónica para la matriz ambiental y de la comunidad vegetal. En negritas se señalan los valores del porcentaje acumulado que explican la mayor variabilidad de los datos.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Eje 5	Eje 6	Eje 7	Eje 8
Eigenvalor	0.326	0.152	0.093	0.085	0.074	0.052	0.037	0.034
Porcentaje	15.43	7.189	4.417	4.009	3.484	2.462	1.741	1.59
Porcentaje acumulado	15.43	22.618	27.035	31.044	34.528	36.99	38.731	40.321
Porcentaje acumulado restringido	**33.133**	**48.569**	**58.053**	**66.662**	74.143	79.43	83.169	86.583

Los coeficientes canónicos definen los ejes de ordenación como combinaciones lineales de variables ambientales y, junto con las correlaciones entre estas variables y los ejes, permiten evaluar la importancia relativa de cada variable ambiental para la determinación de la composición específica de la comunidad. La Tabla 4.6 muestra los coeficientes canónicos que definen los tres primeros ejes del espacio de ordenación y las correlaciones de las variables ambientales con estos ejes. De acuerdo con estos resultados, puede verse que las variables ambientales que tuvieron una mayor importancia en la determinación de la composición de especies fueron la altitud, precipitación, temperatura, latitud, longitud y pendiente, así como algunas variables edáficas, tales como la textura (contenido de arcilla, limo y arena), contenido de materia orgánica, fósforo, calcio y capacidad de intercambio catiónico.

Tabla 4.6. Coeficientes Canónicos y correlaciones de las variables ambientales con los tres primeros ejes del espacio de ordenación. En negritas se señalan los valores de los coeficientes y correlaciones con mayor importancia relativa en cada eje.

Variable Ambiental	Coeficientes Canónicos			Correlaciones		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Longitud	-0.023	-0.383	**-0.562**	**0.556**	-0.323	-0.253
Latitud	-0.034	0.006	**-0.545**	**-0.457**	-0.269	0.079
Altitud	**-0.918**	**-0.894**	-0.267	**-0.976**	-0.087	0.142
Pendiente	-0.091	-0.244	**-0.483**	**0.456**	-0.22	**-0.469**
Precipitación	-0.198	**0.765**	**-0.529**	**-0.611**	**0.626**	0.021
Temperatura	0.059	-0.105	-0.327	**0.919**	-0.046	-0.107
* pH	0.005	0.317	-0.017	-0.108	0.145	-0.125
* Conduc. Eléctrica	0.075	0.206	-0.147	0.101	-0.122	0.336
* Materia Orgánica	0.08	0.237	0.305	-0.236	**0.408**	0.078
* N	0.039	0.314	-0.149	-0.243	0.381	-0.14
* P	-0.008	-0.3	**0.417**	0.371	0.012	0.171
* Ca	-0.06	-0.353	**-0.416**	-0.105	0.205	-0.054
* Mg	-0.049	0.338	-0.13	0.222	0.223	-0.082
* Na	-0.062	-0.107	0.343	0.058	-0.156	0.397
* Capacidad de Intercambio Catiónico	-0.049	-0.219	0.316	**-0.408**	0.035	-0.02
* Capacidad de Retención de Agua	-0.03	-0.106	-0.368	0.135	0.272	-0.397
* Arena (%)	0	0	0	0.273	0.124	**-0.464**
* Limo (%)	0.122	-0.041	0.572	0.03	0.029	**0.559**
* Arcilla (%)	0.042	-0.209	-0.048	**-0.456**	-0.223	0.178

* Variables edáficas

Por otro lado, las calificaciones ("scores"= medida de la correlación de cada variable con cada eje) de las especies indicaron que las correlaciones más fuertes con los primeros tres ejes del espacio de ordenación, estuvieron dadas por la presencia de *Leucaena* sp., *Stenocereus* sp., *Acacia cochliacantha*, *Caesalpinia* sp., *Pachycereus hollianus*, *Gochnatia hypoleuca*, *Cercidium praecox*, *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo*, *N. mezcalaensis*, *Echinocactus platyacanthus*, *Yucca periculosa*, *Calliandra* sp., *Aeschynomene* sp., *Myrtillocactus geometrizans*, *Tecoma stans*, *Ipomoea arborescens* y *Prosopis laevigata* (Tabla 4.7).

Tabla 4.7. Calificaciones de las especies en los tres primeros ejes del ACC. En negritas se señalan los valores de las calificaciones (correlaciones) con mayor importancia relativa en cada eje.

Especie	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Acacia cochliacantha	**1.078**	**0.64**	-0.311
Acacia constricta	-0.476	-0.129	0.15
Acacia sp.	-0.19	0.332	0.247
Aeschynomene sp.	**-0.622**	-0.291	-0.225
Bursera sp.	0.456	0.242	0.025
Caesalpinia sp.	**-1.055**	**0.96**	-0.053
Calliandra sp.	**-0.794**	-0.441	-0.282
Castela tortuosa	0.199	-0.432	0.524
Celtis sp.	0.397	-0.154	-0.635
Cercidium praecox	**0.859**	-0.349	0.113
Cnidosculus tehuacanensis	0.369	0.118	-0.224
Echinocactus platyacanthus	**-0.826**	-0.245	0.218
Euphorbia sp.	0.489	-0.145	-0.419
Ferocactus latispinus	-0.182	-0.255	0.378
Fouquieria sp.	0.247	0.57	0.325
Gochnatia hypoleuca	**-0.929**	-0.381	0.071
Hechtia podantha	0.081	-0.201	-0.01
Ipomoea arborescens	**-0.611**	-0.292	-0.549
Leucaena sp.	**1.443**	0.088	**-0.957**
Lippia graveolens	-0.205	-0.006	-0.008
Mammillaria sp.	0.227	-0.141	-0.098
Mimosa luisana	0.044	0.064	0.077
Mimosa sp.	0.083	-0.01	0.057
Myrtillocactus geometrizans	**0.707**	-0.265	0.374
Neobuxbaumia macrocephala	**-0.815**	**-0.575**	-0.159
Neobuxbaumia mezcalaensis	**-0.715**	1.11	0.115
Neobuxbaumia tetetzo	**0.74**	-0.215	-0.043
Pachycereus hollianus	0.026	-0.636	**1.516**
Prosopis laevigata	0.37	0.392	**0.798**
Stenocereus sp.	**1.418**	0.139	**-0.837**
Tecoma stans	**-0.775**	**1.908**	-0.381
Yucca periculosa	**-0.763**	**0.808**	-0.009

Así, las variables ambientales y las especies mencionadas anteriormente definen un gradiente ambiental, dentro del cual se distribuyen de manera diferencial las tres especies de *Neobuxbaumia* en estudio. La distribución de *N. tetetzo* está asociada a sitios de baja altitud (600 a 1,650 msnm), con temperaturas relativamente altas (entre 18.2 y 24°C) y valores de precipitación comparativamente bajos (400 a 560 mm); las pendientes son pronunciadas y

los suelos presentan un alto contenido de arena (60%) y de fósforo (21 ppm), comparados con los suelos donde se presentan las otras dos especies. Esta especie frecuentemente se presenta asociada a algunas especies acompañantes, tales como *Cercidium praecox, Leucaena* sp., *Celtis* sp. *y Acacia cochliacantha;* otras especies acompañantes importantes son *Bursera* sp., *Cnidosculus tehuacanensis, Prosopis laevigata, Pachycereus hollianus* y *Hechtia podantha* (Fig. 4.5).

Neobuxbaumia mezcalaensis está presente en sitios relativamente elevados (1,600 a 2,000 msnm) y con pendientes poco pronunciadas; las temperaturas son bajas (15 a 19°C) y los niveles de precipitación altos (450 a 750 mm) respecto a los sitios de distribución de las otras dos especies estudiadas. Los suelos presentan contenidos relativamente altos de materia orgánica (5 a 20%), de nitrógeno (1%) y de arcilla (30 a 60%). Esta especie se encuentra asociada a *Tecoma stans*, *Caesalpinia* sp., *Aeschynomene* sp., *Gochnatia hypoleuca, Echinocactus platyacanthus, N. macrocephala y Calliandra* sp. (Fig. 4.5).

Neobuxbaumia macrocephala se establece en los sitios con mayores altitudes (1,500 a 2,050 msnm), poca pendiente, niveles de precipitación intermedios (530 a 650 mm) y temperaturas relativamente bajas (entre 17.5 y 18.5°C). El suelo tiene valores comparativamente elevados de contenido de calcio (31.7 a 54.6 meq/100g) y de porcentaje de arcilla (35 a 60%), y valores intermedios de materia orgánica (2 a10%) y capacidad de intercambio catiónico (10 a 29 meq/100g). Los individuos de esta especie se encuentran asociados a especies perennes como *Calliandra* sp. y *Aeschynomene* sp.; otras especies acompañantes de *N. macrocephala* son *Echinocactus platyacanthus, Gochnatia hypoleuca, N. mezcalaensis* e *Ipomoea arborescens* (Fig. 4.5).

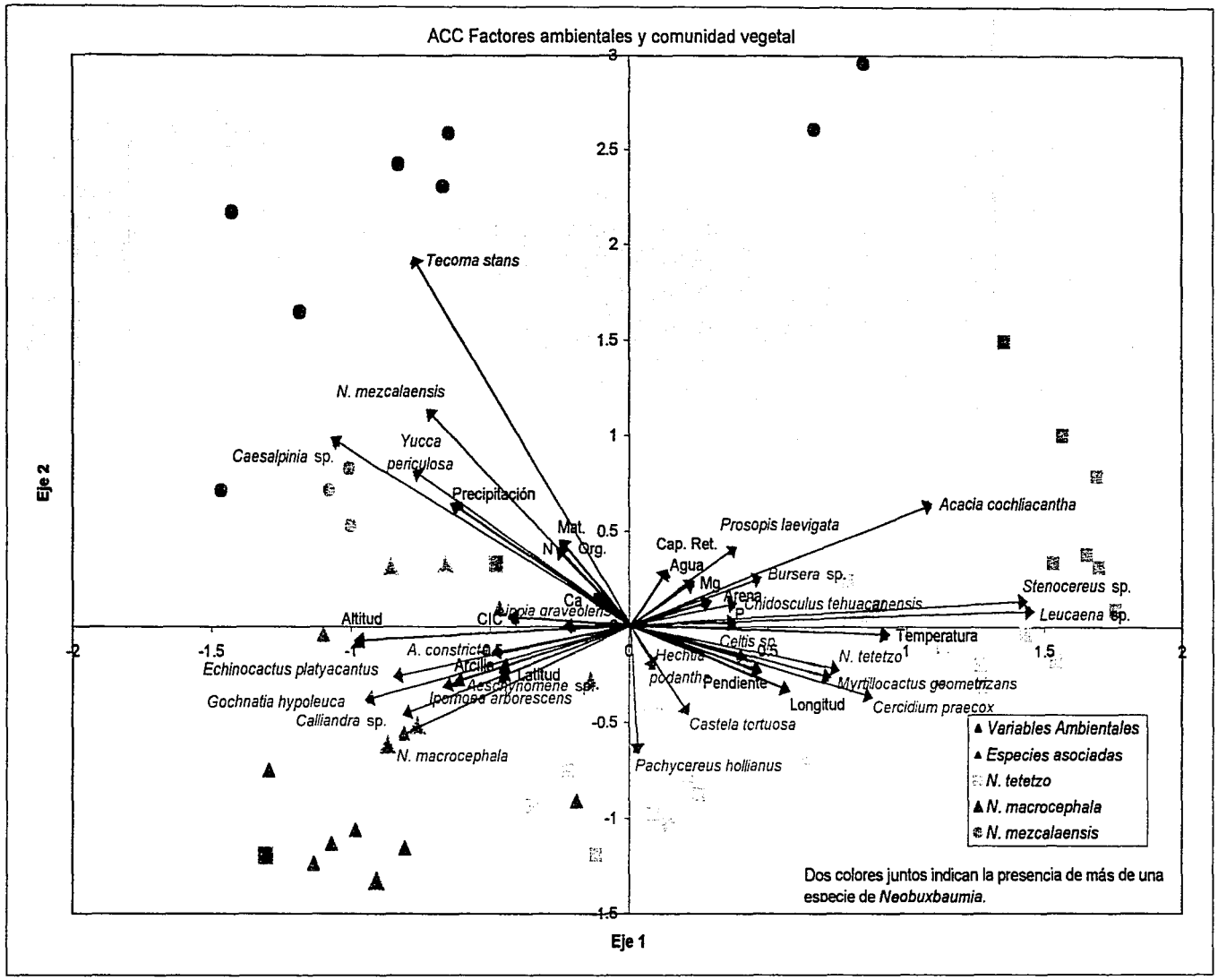


Figura 4.5. Diagrama de Ordenación de los sitios de muestreo con cada especie de *Neobuxbaumia*, en función del efecto conjunto de las variables ambientales y las especies perennes asociadas. Eje 1 vs Eje 2

4.3. Análisis de la abundancia.

4.3.1. Densidades

Las densidades observadas en las diferentes poblaciones de cada especie mostraron variaciones importantes (Tabla 4.8). ***N. tetetzo*** presentó densidades máximas que fluctuaron entre los 8,500 y 14,000 ind/ha; este último dato se obtuvo en una localidad ubicada en las cercanías del poblado de Cuicatlán. Las mayores densidades de ***N. mezcalaensis*** variaron de 10,000 a 16,000 ind/ha y se encontraron cerca de Huajuapan de León. ***N. macrocephala*** resultó ser la especie menos abundante, con densidades máximas de 500 a 1,200 ind/ha; el sitio con mayor densidad correspondió a una localidad cercana al poblado de Acatepec.

Tabla 4.8. Densidad poblacional para cada especie de *Neobuxbaumia* en algunas localidades muestreadas*.

Especie	Localidad	Densidad (ind/ha)
N. tetetzo	Cerca Los Reyes M. (c/*N. macrocephala*)	140
N. tetetzo	Santiago Dominguillo	1140
N. tetetzo	Cerca Teotitlán	2120
N. tetetzo	Cuicatlán	3940
N. tetetzo	Camino Los Reyes Metzontla	4120
N. tetetzo	J. Botánico Zapotitlán Salinas	4600
N. tetetzo	Puente Calapa	6000
N. tetetzo	Calipan	8520
N. tetetzo	Ixcatlán (Cerca de Cuicatlán)	14060
N. mezcalaensis	San Juan Raya (c/*N. macrocephala*)	100
N. mezcalaensis	El Murciélago	680
N. mezcalaensis	Santiago Chazumba	740
N. mezcalaensis	San Marcos Arteaga	840
N. mezcalaensis	Acatepec	1960
N. mezcalaensis	Frente a El Murciélago	2400
N. mezcalaensis	San Sebastián Frontera	3700
N. mezcalaensis	Huapanapan	10140
N. mezcalaensis	Yosocuta (Cerca Huajuapan de L.)	14740
N. macrocephala	Cerca de Acatepec (c/*N. mezcalaensis*)	120
N. macrocephala	El Volcancillo	360
N. macrocephala	Junto a la hectárea (El Volcancillo)	480
N. macrocephala	Acatepec (c/*N. mezcalaensis*)	560
N. macrocephala	Acatepec	1180

* Nota: Se presentan valores sólo de algunas de las localidades muestreadas, ejemplificando densidades poblacionales mínimas, intermedias y máximas para cada especie.

La densidad promedio de las poblaciones de las tres especies de *Neobuxbaumia* presentaron diferencias significativas entre ellas (F= 6.745, p= 0.0022). De manera particular, la densidad promedio de *N. macrocephala* (la especie menos abundante) difirió significativamente de la de *N. mezcalaensis* (p=0.0401) y de *N. tetetzo* (p= 0.0075); entre estas últimas no se encontraron diferencias significativas en lo que respecta a su densidad en la región de Tehuacán-Cuicatlán (p= 0.7814).

Las densidades de las poblaciones muestreadas de *N. macrocephala* estuvieron entre 100 y 2,000 ind/ha (Fig. 4.6). En el caso de *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo*, la mayor parte de los sitios muestreados presentaron densidades entre 100 y 2,000 ind/ha, aunque también se encontraron varios sitios con densidades entre 2,000 y 6,000 ind/ha, y sólo unos cuantos sitios con densidades de 14,000 a 18,000 ind/ha (Fig. 4.6). Estas densidades tan altas fueron producto de la presencia de una gran cantidad de individuos menores a 20 cm de altura en algunas poblaciones (pues en los transectos se contabilizaron individuos de todas las categorías de tamaño), seguramente como resultado de eventos de reclutamiento masivo. Sin embargo, la densidad de estas poblaciones podría disminuir considerablemente con el tiempo, debido a que las plántulas son muy vulnerables a las condiciones ambientales adversas y presentan altas probabilidades de mortalidad.

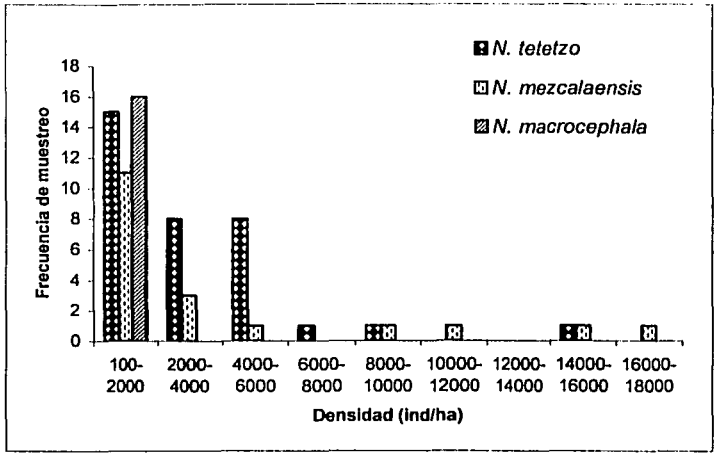


Figura 4.6. Frecuencia de muestreos con diferentes densidades de cada especie de *Neobuxbaumia*.

Se realizó un análisis más detallado de la abundancia de las tres especies de *Neobuxbaumia*, considerando las variables ambientales que ejercen una mayor influencia sobre la distribución de las especies de estudio, de acuerdo con los resultados de los análisis multivariados reportados en la sección anterior. La abundancia de *N. tetetzo* se vio afectada significativamente por la longitud (p= 0.007), así como por el contenido de fósforo (P) (p=0.026) y arena en el suelo (p= 0.035). Las densidades máximas de esta especie se presentaron en sitios localizados en la parte oriental del área de estudio, es decir, con valores comparativamente altos de longitud en el sistema de coordenadas UTM; en suelos con altos contenidos de fósforo (5 a 21 ppm) y porcentajes de arena bajos a intermedios (18 a 50%) con relación al resto de los sitios donde se presenta esta especie. El coeficiente de determinación indicó que el 39% de la variación en la densidad de esta especie se explicó por el efecto de dichas variables (Tabla 4.9).

Con respecto a *N. mezcalaensis,* se observó que la precipitación influyó de manera significativa sobre su abundancia (p= 0.043): las localidades con mayor abundancia de esta especie fueron sitios con valores comparativamente elevados de precipitación (640 a 750 mm). El coeficiente de determinación indicó que el 46% de la variación en la densidad de esta especie se explica por el efecto de esta variable ambiental (Tabla 4.10).

En el caso de *N. macrocephala,* se observó que las diversas variables ambientales que ejercieron una influencia importante sobre su abundancia fueron: la latitud (p= 0.001), la pendiente de la ladera (p= 0.012), la temperatura (p= 0.003) y algunas variables edáficas, tales como el contenido de materia orgánica (p= 0.0102), la capacidad de intercambio catiónico (p= 0.0107), porcentaje de arcilla (p= 0.017) y contenido de calcio (p= 0.034). Las mayores densidades a las que se presentó *N. macrocephala* se asociaron a los sitios localizados en la parte norte de su área de distribución, en laderas con pendiente pronunciada (9° a 16°) respecto a los otros sitios donde de encuentra esta especie, y valores relativamente bajos de temperatura (17.4 a 18°C). El suelo de estas localidades presentó valores bajos de materia orgánica (5.2 a 6.2 %) y de porcentaje de arcilla (39 a 45%), así como alto contenido de calcio (45 a 54 meq/100g) y capacidad de intercambio catiónico (20.2 a 24.6 meq/100g), con relación al resto del área donde se distribuye esta especie. Todas estas variables ambientales se relacionaron de manera significativa con la abundancia de *N. macrocephala* y explicaron el 89 % de la variación en la densidad de sus poblaciones (Tabla 4.11).

Aunque se detectó una asociación entre la abundancia de las tres especies de *Neobuxbaumia* y las variables ambientales mencionadas en los párrafos anteriores, la capacidad predictiva de los análisis de regresión resultó ser pobre, según los valores de r^2 que se reportan en las Tablas 4.9, 4.10 y 4.11. Sin embargo, las variables a las que se asoció la mayor abundancia de cada una de las especies de estudio fueron diferentes. De esta manera, los resultados de los análisis de regresión múltiple se complementan con los obtenidos a partir de los métodos multivariados y muestran que las especies de *Neobuxbaumia* estudiadas tienen preferencias de hábitat muy distintas.

Tabla 4.9. Resultados del análisis de regresión múltiple entre los valores de diversas variables ambientales y la densidad de ***N. tetetzo***. Las variables significativas se indican con negritas.

R^2= 0.3915 R^2ajustada= 0.3076 $F_{(4,29)}$ = 4.6652 p = 0.0049

	BETA	Error Estándar de BETA	t(29)	p
LONGITUD	**0.496**	0.171	2.894	**0.007**
PRECIPITACIÓN	-0.260	0.168	-1.542	0.133
FÓSFORO (P)	**0.355**	0.152	2.332	**0.026**
% ARENA	**-0.378**	0.171	-2.204	**0.036**

Tabla 4.10. Resultados del análisis de regresión múltiple entre los valores de diversas variables ambientales y la densidad de ***N. mezcalaensis***. Las variables significativas se indican con negritas.

R^2= 0.4600 R^2ajustada= 0.3058 $F_{(4,14)}$ = 2.9824 p = 0.0564

	BETA	Error Estándar de BETA	t(14)	p
PRECIPITACIÓN	**0.482**	0.216	2.224	**0.043**
ALTITUD	-0.377	0.201	-1.871	0.082
MATERIA ORGÁNICA %	-0.743	0.420	-1.770	0.098
NITRÓGENO (N)	0.669	0.408	1.639	0.123

Tabla 4.11. Resultados del análisis de regresión múltiple entre los valores de diversas variables ambientales y la densidad de ***N. macrocephala***. Las variables significativas se indican con negritas.

R^2= 0.8960 R^2ajustada= 0.8050 $F_{(7,8)}$ = 9.8504 p = 0.0022

	BETA	Error Estándar de BETA	t(8)	p
LATITUD	**1.335**	0.288	4.625	**0.001**
PENDIENTE	**0.475**	0.149	3.186	**0.012**
TEMPERATURA	**-1.386**	0.340	-4.075	**0.003**
MATERIA ORGÁNICA %	**-0.587**	0.176	-3.341	**0.010**
CALCIO	**0.601**	0.236	2.546	**0.034**
CAPACIDAD INT. CATIÓNICO	**0.581**	0.175	3.310	**0.010**
ARCILLA (%)	**-0.413**	0.138	-2.976	**0.017**

4.3.2. Estructura poblacional.

En la sección anterior se observó que las densidades a las que se presenta cada especie de *Neobuxbaumia* pueden ser muy variables. Como se explicó anteriormente, la mayoría de los sitios con densidades muy elevadas presentaron una alta proporción de individuos en la primera categoría de tamaño (menores de 20 cm). Con base en la categorización de los individuos según su altura total acumulada (Tabla 3.1), se graficaron las estructuras poblacionales observadas en cada sitio de muestreo (Apéndice III). Para cada especie la estructura de tamaños varió en las diferentes localidades muestreadas. De manera general, se observó que las poblaciones de *N. tetetzo* presentaron una estructura dominada por los individuos de las primeras dos categorías (0- 20 cm y 21- 100 cm) (Apéndice III). En el caso de *N. mezcalaensis*, la categoría de tamaño con una mayor proporción de individuos fue diferente en cada caso, pues en algunos sitios estuvo mejor representada la primera categoría (0-20 cm), en otros casos la categoría 3 (101-300 cm), y en otros la categoría 5 (> 500 cm) (Apéndice III). En las poblaciones de *N. macrocephala* estuvieron mejor representadas las dos últimas categorías (301-500 cm y > 500 cm) (Apéndice III).

Se realizaron correlaciones de la abundancia relativa de cada categoría de tamaño con las variables que resultaron de importancia significativa en los análisis multivariados. Este análisis se concentró particularmente en los individuos de la primera categoría de tamaño, para detectar aquellas variables ambientales a las que se asocia un mayor establecimiento

de plántulas de cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia* y, por lo tanto, una regeneración más activa de las poblaciones.

De manera general, los resultados de las correlaciones mostraron que la abundancia relativa de los individuos de la primera categoría de *N. tetetzo* tuvo una estrecha relación negativa con la precipitación (r= -0.42, p= 0.014), mientras que la abundancia relativa de las categorías de tamaño mayores a 20 cm de altura, se correlacionaron negativamente con la temperatura (r= -0.36, p= 0.038)) y con el Mg (r= -0.44, p= 0.009), y positivamente con la altitud (r= 0.36, p= 0.037. En el caso de *N. mezcalaensis*, la abundancia relativa de los individuos de la primera categoría de tamaño se correlacionó negativamente con la latitud (r=-0.67, p= 0.002) y con la conductividad eléctrica del suelo (r= -0.47, p= 0.044); el porcentaje de los individuos de las siguientes categorías estuvo correlacionado negativamente con la precipitación (r= -0.48, p= 0.036) y positivamente con la capacidad de intercambio catiónico del suelo (r= 0.50, p= 0.029), capacidad de retención de agua (r= 0.48, p= 0.034) y contenido edáfico de Mg (r= 0.64, p= 0.003). El porcentaje de individuos de la primera categoría de *N. macrocephala* se asoció de manera positiva con la capacidad de intercambio catiónico del suelo (r= 0.56, p= 0.023) y negativamente con el contenido de limo del mismo (r= -0.55, p= 0.026).

4.4. El ambiente biótico: especies nodrizas y acompañantes.

De manera general, fue bajo el porcentaje (10 a 26%) de individuos menores a 20 cm de altura de las tres especies de *Neobuxbaumia* que se encontraron en espacios descubiertos de vegetación (sin asociación) (Fig. 4.7), y no se detectaron diferencias entre las tres especies en esta variable (F= 2.313, p= 0.108). Esto significa que los juveniles de las tres especies estudiadas frecuentemente se asocian con alguna especie perenne, que puede fungir como nodriza de estos cactus (Fig. 4.7, Apéndice III).

Las especies arbustivas que se observaron con mayor frecuencia como nodrizas de los individuos pequeños de *Neobuxbaumia* fueron *Mimosa luisana, Acacia constricta, Cercidium praecox, Lippia graveolens, Castela tortuosa, Calliandra* sp., *Aeschynomene* sp. y *Bursera* sp. Estas mismas especies también fueron las que mostraron un mayor porcentaje de cobertura en las líneas de Canfield trazadas en los diferentes sitios de muestreo, lo que podría sugerir que su elección como nodrizas se debió a su alta abundancia relativa. Sin

embargo, al evaluar las frecuencias observadas y esperadas (de acuerdo con la cobertura relativa de cada especie perenne) del número de juveniles de *Neobuxbaumia* encontrados bajo el dosel de las diferentes especies perennes, se encontraron algunas asociaciones importantes.

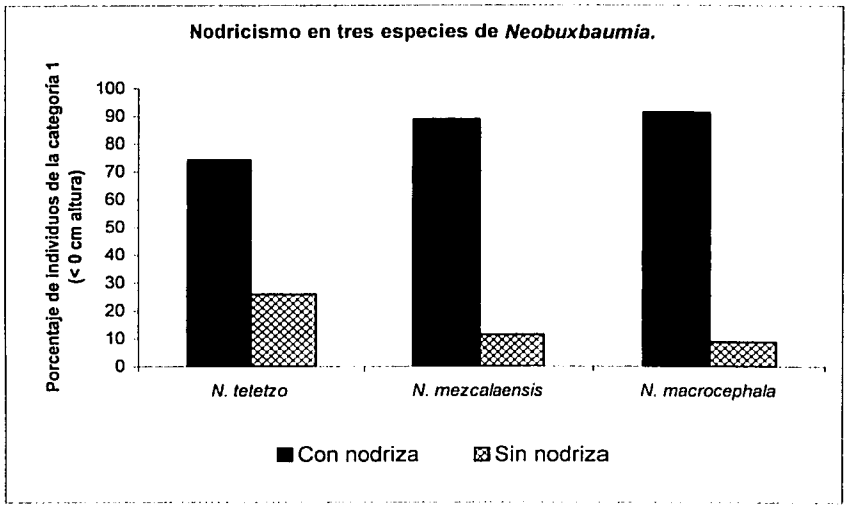


Figura 4.7. Porcentaje de individuos de la primera categoría de tamaño (< 20 cm altura) de cada especie de *Neobuxbaumia* asociados y no asociados a otras especies perennes.

De los 80 sitios de muestreo que se analizaron, se agruparon los sitios pertenecientes a unidades de vegetación similares, con base en la similitud de especies presentes en cada sitio de muestreo y en la ordenación de los mismos a través del ACP para la matriz de la comunidad vegetal (Figura 4.3). Se identificaron dos unidades de vegetación donde se presentan *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*, y éstas fueron matorral xerófilo y selva baja caducifolia, respectivamente. Por su parte, *N. macrocephala* únicamente se encontró en vegetación de matorral xerófilo. De esta manera, se conjugaron los datos de campo para dar lugar a cinco grupos de puntos de muestreo, de acuerdo con la presencia de cada especie de *Neobuxbaumia* en cada una de las unidades de vegetación identificadas.

Como se detalla más adelante, las pruebas de X^2 para comparar las frecuencias observadas y esperadas de juveniles de *Neobuxbaumia* bajo la copa de las diferentes nodrizas potenciales en cada grupo de sitios de muestreo, resultaron significativas. El posterior

análisis de los residuales permitió conocer la significancia estadística y el signo de cada asociación particular. De esta manera se pudo establecer qué especies tienen una mayor contribución al valor de X^2 y conocer cuáles son las especies con las que los individuos de *Neobuxbaumia* se asocian con una mayor frecuencia de lo que se esperaría por azar.

a) *Neobuxbaumia tetetzo*

Para el grupo de sitios de matorral xerófilo, se rechazó la hipótesis nula de que el número de individuos de *N. tetetzo* encontrados debajo de cada especie nodriza es proporcional a su cobertura relativa (X^2= 312.88, g.l.= 12, p= 0.000001). El análisis de residuales mostró que las especies con las que *N. tetetzo* se asocia de manera positiva en los matorrales xerófilos son *Cercidium praecox, N. tetetzo, Fouquieria* sp. y *Hechtia podantha* (Tabla 4.12, Fig. 4.8a). Esto sugiere que la presencia de estas especies nodrizas es un factor importante para el establecimiento de *N. tetetzo.* Además, se observó una asociación negativa con *Prosopis laevigata*, así como con *Cnidosculus tehuacanensis, Yucca periculosa* y *Beaucarnea gracilis*, éstas últimas incluidas en la categoría "otras especies" (Tabla 4.12).

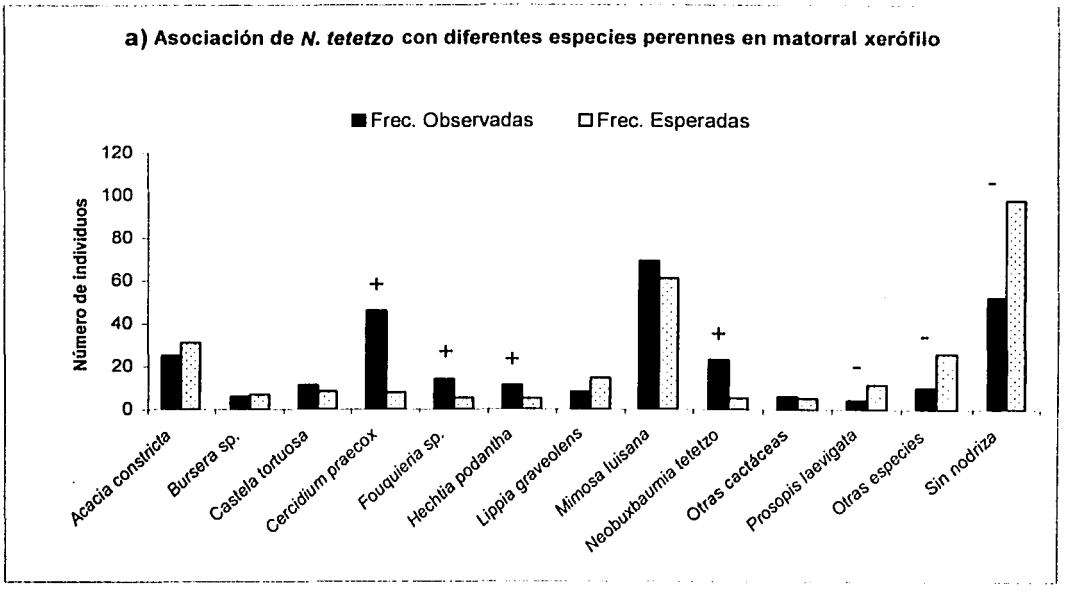
Tabla. 4.12. Distribución espacial de ***N. tetetzo*** bajo diferentes especies perennes en ambientes con un tipo de vegetación de **matorral xerófilo**. Los residuales con un valor absoluto >2 (marcados en negritas) indican la significancia al 5 %.

Especie nodriza	Cobertura (%)	Frec. Observadas	Frec. Esperadas	Residual (eij)
Acacia constricta	10.866	25	30.967	-1.072
Bursera sp.	2.428	6	6.921	-0.350
Castela tortuosa	2.914	11	8.306	0.935
Cercidium praecox	2.743	46	7.817	**13.656**
***Fouquieria* sp.**	1.828	14	5.211	**3.849**
Hechtia podantha	1.771	11	5.048	**2.649**
Lippia graveolens	5.143	8	14.657	-1.739
Mimosa luisana	21.371	69	60.908	1.036
Neobuxbaumia tetetzo	1.8	23	5.13	**7.889**
Otras cactáceas	1.786	6	5.089	0.403
Prosopis laevigata	3.971	4	11.318	**-2.175**
Otras especies	9.085	10	25.894	**-3.123**
Sin nodriza	34.291	52	97.730	**-4.626**
TOTAL	100	285	285	

Por otro lado, en las selvas bajas, la presencia de *N. tetetzo* bajo las diferentes especies de arbustos tampoco resultó ser una función de la cobertura relativa de éstas (X^2= 718.71, g.l.=23, p= 0.00001). *N. tetetzo* se encontró asociada de manera positiva con especies como *Hechtia podantha, Opuntia* sp., *N. tetetzo, Agave karwinskii* y *Agave* sp. (Tabla 4.13, Fig. 4.8b). Es importante señalar que, aunque en las selvas bajas la mayor proporción de las plántulas de *N. tetetzo* se encontraron bajo alguna especie nodriza (74%), el número de individuos sin asociación fue mayor al que se esperaría de acuerdo con la extensión del área sin cubierta vegetal. Las especies con las que presentó una asociación negativa fueron *Mimosa* sp., *Acacia cochliacantha, Lippia graveolens, Ceiba parvifolia, Leucaena* sp. y *Euphorbia* sp. (Tabla 4.13).

Tabla. 4.13. Distribución espacial de ***N. tetetzo*** bajo diferentes especies perennes en ambientes con un tipo de vegetación de **selva baja caducifolia**. Los residuales con un valor absoluto >2 (marcados en negritas) indican la significancia al 5 %.

Especie nodriza	Cobertura (%)	Frec. Observadas	Frec. Esperadas	Residual (eij)
Acacia cochliacantha	4.53	15	59.892	**-5.800**
Aeschynomene sp.	0.7	4	9.254	-1.727
Agave karwinskii	0.482	25	6.380	**7.371**
***Agave* sp.**	1.382	43	18.278	**5.782**
Bursera sp.	12.456	159	164.675	-0.442
Castela tortuosa	0.925	17	12.231	1.363
Ceiba parvifolia	2.0348	6	26.899	**-4.029**
***Celtis* sp.**	0.582	1	7.702	**-2.415**
Cercidium praecox	10.987	137	145.247	-0.684
Cnidosculus tehuacanensis	1.2	19	15.864	0.787
***Euphorbia* sp.**	1.217	5	16.094	**-2.765**
Fouquieria sp.	1.948	19	25.750	-1.330
Hechtia podantha	4.795	179	63.398	**14.518**
Jatropha sp.	1.274	20	16.841	0.769
***Leucaena* sp.**	1.830	5	24.198	**-3.903**
Lippia graveolens	4.361	28	57.651	**-3.905**
***Mimosa* sp.**	9.208	64	121.727	**-5.232**
Neobuxbaumia tetetzo	2.270	81	30.015	**9.306**
***Opuntia* sp.**	2.026	79	26.785	**10.089**
Otras cactáceas	1.082	4	14.312	**-2.726**
Prosopis laevigata	0.394	7	5.207	0.785
Senna sp.	0.934	7	12.346	-1.521
Otras especies	8.525	16	112.703	**-9.109**
Sin nodriza	24.852	382	328.545	**2.949**
TOTAL	100	1322	1322	



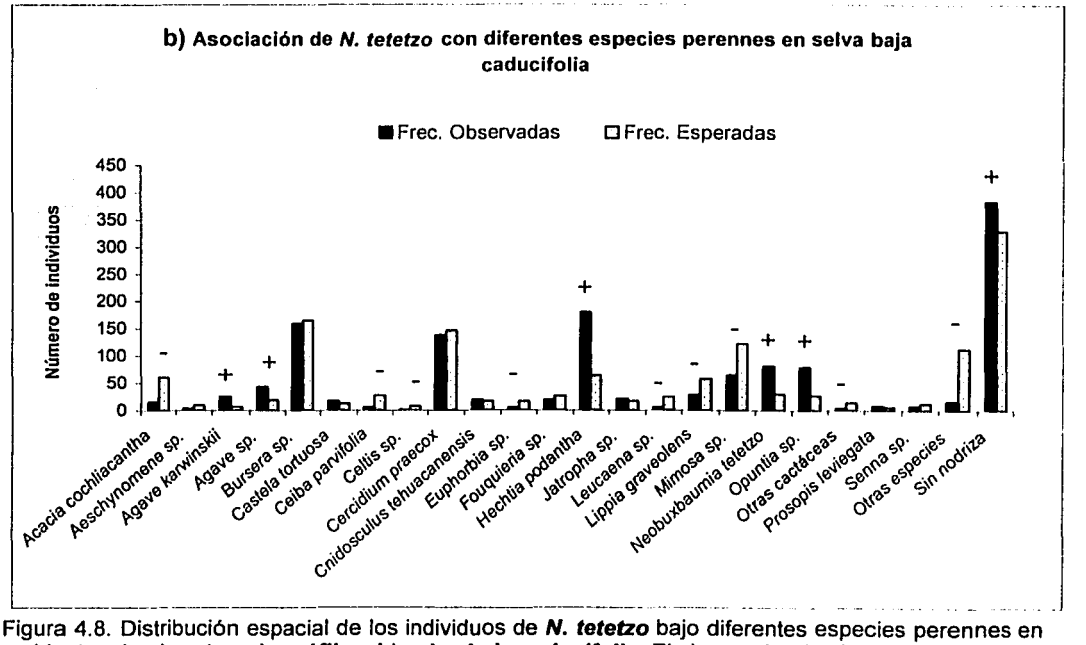


Figura 4.8. Distribución espacial de los individuos de ***N. tetetzo*** bajo diferentes especies perennes en ambientes de **a) matorral xerófilo** y **b) selva baja caducifolia**. El signo sobre las barras indica el tipo de asociación con cada especie, con una significancia al 5 % de acuerdo con el análisis de residuales (ver tablas correspondientes).

b) *Neobuxbaumia mezcalaensis*

La presencia de plántulas de *N. mezcalaensis* asociadas a diferentes especies perennes no fue proporcional a la cobertura de éstas en las distintas unidades de vegetación donde se distribuye esta cactácea columnar. En sitios de matorral xerófilo (X^2= 119.48, g.l.= 11, p=0.000001), se asoció de manera positiva con *Acacia constricta, Aeschynomene* sp., *Lippia graveolens y Mimosa luisana* (Tabla 4.14, Fig. 4.9a). Las especies con las que mostró una asociación negativa fueron *Pseudosmodingium multifolium, Ipomoea arborescens, Prosopis laevigata, Hechtia podantha* y *Cnidosculus tehuacanensis* (éstas últimas incluidas en la categoría "otras especies"); asimismo, mostró una asociación negativa con los sitios sin cubierta vegetal.

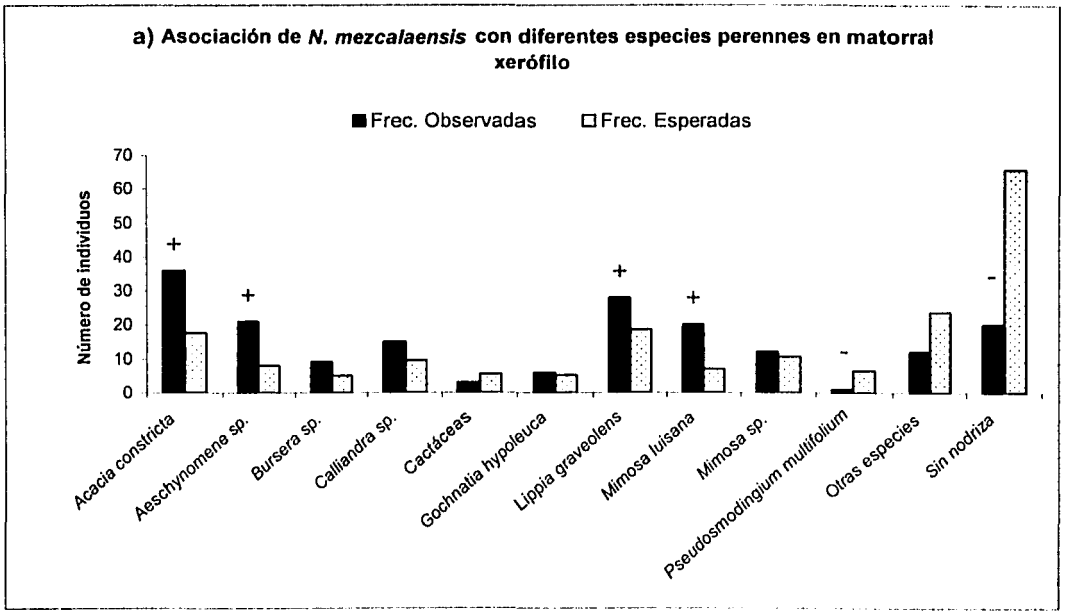
Tabla. 4.14. Distribución espacial de ***N. mezcalaensis*** bajo diferentes especies perennes en ambientes con un tipo de vegetación de **matorral xerófilo**. Los residuales con un valor absoluto >2 (marcados en negritas) indican la significancia al 5 %.

Especie nodriza	Cobertura (%)	Frec. Observadas	Frec. Esperadas	Residual (eij)
Acacia constricta	9.616	36	17.598	**4.386**
***Aeschynomene* sp.**	4.346	21	7.953	**4.626**
Bursera sp.	2.747	9	5.028	1.771
Calliandra sp.	5.233	15	9.576	1.752
Cactáceas	3.009	3	5.508	-1.068
Gochnatia hypoleuca	2.872	6	5.256	0.324
Lippia graveolens	10.156	28	18.585	**2.184**
Mimosa luisana	3.821	20	6.993	**4.918**
Mimosa sp.	5.782	12	10.582	0.436
Pseudosmodingium multifolium	3.534	1	6.468	**-2.150**
Otras especies	12.946	12	23.691	**-2.402**
Sin nodriza	35.933	20	65.758	**-5.643**
TOTAL	100	183	183	

En unidades de vegetación de selva baja caducifolia (X^2= 7393.27, g.l.= 22, p= 0.00001), los individuos jóvenes de *N. mezcalaensis* se presentaron con mayor frecuencia que la esperada, asociados con *Acacia cochliacantha, Bursera* sp., *Acacia bilimekii, Calliandra* sp., *Lantana* sp., *Lippia graveolens, Mimosa* sp., *N. mezcalaensis, Prosopis laevigata y Tecoma stans* (Tabla 4.15, Fig. 4.9b). Se observó una asociación negativa con *Mimosa luisana, Senna* sp., *Acacia* sp. y otras especies como *Plumeria* sp. y *Jatropha* sp., así como con los sitios desprovistos de cubierta vegetal.

Tabla. 4.15. Distribución espacial de ***N. mezcalaensis*** bajo diferentes especies perennes en ambientes con un tipo de vegetación de **selva baja caducifolia**. Los residuales con un valor absoluto >2 (marcados en negritas) indican la significancia al 5 %.

Especie nodriza	Cobertura (%)	Frec. Observadas	Frec. Esperadas	Residual (eij)
Acacia bilimekii	0.711	108	15.872	**23.125**
Acacia cochliacantha	0.333	163	7.44	**57.031**
***Acacia* sp.**	2.344	23	52.328	**-4.054**
Agave sp.	1.022	15	22.816	-1.636
***Bursera* sp.**	3.344	308	74.648	**27.008**
Caesalpinia sp.	5.3	104	118.296	-1.314
***Calliandra* sp.**	0.489	71	10.912	**18.190**
***Fouquieria* sp.**	0.933	33	20.832	**2.665**
Gochnatia hypoleuca	0.311	11	6.944	1.539
Hechtia podantha	0.711	6	15.872	**-2.478**
***Karwinskia* sp.**	2.8	15	62.496	**-6.008**
***Lantana* sp.**	1.978	145	44.144	**15.179**
Lippia graveolens	7.366	300	164.424	**10.573**
Mimosa luisana	3.693	17	82.435	**-7.207**
***Mimosa* sp.**	3.366	235	75.144	**18.441**
Neobuxbaumia mezcalaensis	0.255	37	5.704	**13.104**
Opuntia sp.	0.244	8	5.456	1.089
Prosopis laevigata	1.266	144	28.272	**21.765**
Pseudosmodingium multifolium	0.289	25	6.448	**7.306**
***Senna* sp.**	3.155	5	70.432	**-7.796**
Tecoma stans	2.244	153	50.096	**14.539**
Otras especies	14.744	17	329.096	**-17.204**
Sin nodriza	43.095	289	961.8928	**-21.696**
TOTAL	100	2232	2232	



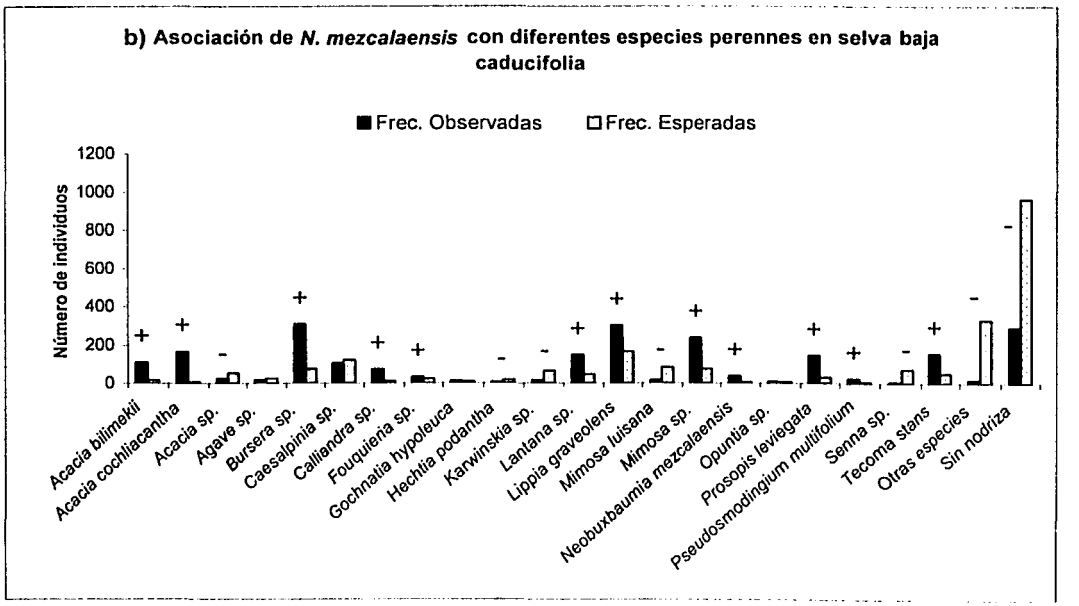


Figura 4.9. Distribución espacial de los individuos de ***N. mezcalaensis*** bajo diferentes especies perennes en ambientes de **a) matorral xerófilo** y **b) selva baja caducifolia**. El signo sobre las barras indica el tipo de asociación con cada especie, con una significancia al 5 % de acuerdo con el análisis de residuales (ver tablas correspondientes).

c) *Neobuxbaumia macrocephala*

N. macrocephala se presentó solamente en sitios con características propias de matorral xerófilo, donde se agrupó bajo diversas plantas nodrizas con una frecuencia diferente a la esperada de acuerdo con su cobertura relativa (X^2= 216.46, g.l.= 7, p= 0.00001). El análisis de residuales mostró una fuerte asociación positiva con *Calliandra* sp., *Aeschynomene* sp. y *Mimosa* sp. (Tabla 4.16, Fig. 4.10). La presencia de *N. macrocephala* bajo la copa de otras especies leñosas como *Castela tortuosa, Agave* sp. y *Yucca periculosa,* así como en espacios abiertos, ocurrió con menor frecuencia que la esperada por azar (Tabla 4.16, Fig. 4.10).

Tabla. 4.16. Distribución espacial de ***N. macrocephala*** bajo diferentes especies perennes en ambientes con un tipo de vegetación de **matorral xerófilo**. Los residuales con un valor absoluto >2 (marcados en negritas) indican la significancia al 5 %.

Especie nodriza	Cobertura (%)	Frec. Observadas	Frec. Esperadas	Residual (eij)
Acacia constricta	10.136	6	10.541	-1.398
***Aeschynomene* sp.**	4.786	18	4.977	**5.837**
Cactáceas	6.124	7	6.369	0.250
***Calliandra* sp.**	7.257	40	7.547	**11.813**
Lippia graveolens	7.743	10	8.052	0.686
***Mimosa* sp.**	3.086	7	3.209	**2.116**
Otras especies	16.74	7	17.409	**-2.495**
Sin nodriza	44.128	9	45.894	**-5.446**
TOTAL	100	104	104	

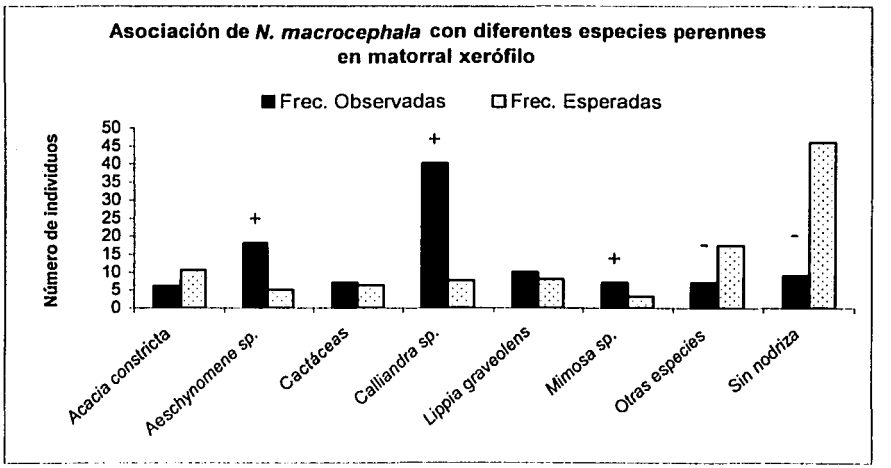


Figura 4.10. Distribución espacial de los individuos de ***N. macrocephala*** bajo diferentes especies perennes en ambientes de **matorral xerófilo.** El signo sobre las barras indica el tipo de asociación con cada especie, con una significancia al 5 % de acuerdo con el análisis de residuales (ver tabla correspondiente).

Capítulo 5
Discusión

El estudio de la distribución y abundancia de las especies vegetales, particularmente de las especies raras, es fundamental para identificar los factores que determinan su presencia o ausencia en los diferentes ambientes que comprenden su área de distribución geográfica (Kershaw 1973). Esto, a su vez, permite generar hipótesis sobre los factores asociados a las causas de la rareza de las especies. Este estudio permitió tener un conocimiento general sobre las condiciones ambientales en las que se desarrollan las especies de *Neobuxbaumia* estudiadas en Tehuacán-Cuicatlán, así como la interacción con otras especies perennes, que tienen un efecto sobre la distribución y la abundancia de las mismas.

5.1. Heterogeneidad ambiental y análisis de la distribución de las tres especies de *Neobuxbaumia*.

Las variaciones espacio-temporales de los diversos factores abióticos y bióticos determinan la distribución y la abundancia de las especies (Kershaw 1973). La estrategia utilizada para analizar la variación y el efecto de los distintos factores considerados en este estudio, sobre la distribución a nivel regional y la abundancia de las tres especies de *Neobuxbaumia* permitió reconocer las principales variables ambientales que caracterizan el tipo de hábitat en que se presenta cada especie de *Neobuxbaumia* en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Los resultados de los análisis multivariados utilizados fueron consistentes y complementarios entre sí, permitiéndonos distinguir los factores más importantes en la determinación de la heterogeneidad ambiental.

5.1.1. Las variables ambientales.

Se ha señalado el efecto que algunas variables físico-químicas tienen sobre la distribución y abundancia de las cactáceas; entre ellas, algunas variables climáticas (e.g., temperatura mínima y precipitación), variables geomorfológicas como la altitud, y algunas variables edáficas están ampliamente documentadas (Nobel 1989, Parker 1991, McAuliffe 1994, Alcántara y Valiente-Banuet 1997, Fernández 1999, Ortega 2001). En este estudio, se observó que los sitios donde se distribuyen las tres especies de *Neobuxbaumia* presentan una gran heterogeneidad en las condiciones ambientales. Las variables climáticas ejercen una fuerte influencia sobre la heterogeneidad ambiental del área de estudio. La temperatura

media anual y la precipitación definen un gradiente ambiental en sentido opuesto, relacionado a su vez con la altitud; se observa en general, un aumento de la temperatura y una disminución de la precipitación en los sitios de menor altitud. Se observaron rangos de temperatura, precipitación y altitud muy amplios (15 a 23.9°C, 408 a 750 mm y 600 a 2,040 msnm respectivamente), definiendo sitios con una gran variedad de condiciones climáticas.

La latitud y la longitud desempeñan un papel importante en la variabilidad ambiental del área de estudio, pues abarca una gran superficie y presenta varios sistemas montañosos que le confieren diferentes características climáticas y geomorfológicas (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998), determinando diferencias en las condiciones del gradiente ambiental mencionado.

Por otro lado, se ha reconocido la importancia de las características del ambiente edáfico en los ecosistemas áridos o semiáridos (Parker 1991, McAuliffe 1994, Fernández 1999). Entre las variables edáficas que ejercen una mayor influencia sobre la heterogeneidad ambiental se encuentra la textura, que es la propiedad física más importante del suelo. La textura se refiere a la proporción de arena, limo y arcilla, la cual afecta el comportamiento de otras propiedades edáficas, como la porosidad, aireación, la retención y movimiento del agua (escurrimiento superficial e infiltración, drenaje y permeabilidad), la estabilidad de los agregados y la susceptibilidad a la erosión (McAuliffe 1994, Honorato 2000). De manera general, los suelos de los sitios muestreados presentaron porcentajes similares de arena y arcilla, mientras que el porcentaje de la fracción de limo fue ligeramente menor. Sin embargo, los suelos de algunos sitios de muestreo presentaron mayores porcentajes de arena y limo, o de arcilla y limo. De esta manera, la proporción de arena y arcilla mostró un comportamiento opuesto en el espacio de ordenación (Fig. 4.1 y 4.2), lo cual puede determinar la presencia de comunidades vegetales diferentes, como se discutirá más adelante.

Curiosamente, la textura del suelo se asoció fuertemente con la altitud, de tal manera que los mayores contenidos de arcilla se presentaron en los sitios más elevados y los suelos arenosos predominaron en sitios de menor altitud (Fig. 4.1).

Algunas de las variables edáficas consideradas que están estrechamente relacionadas con la textura y que también mostraron tener importancia en la variabilidad de las condiciones

ambientales, fueron la Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC), la capacidad de retención de agua y el pH. La capacidad de intercambio catiónico se refiere a la cantidad total de cationes adsorbidos (Ca, Mg, K, Na), y depende del porcentaje de arcillas y humus presentes en el suelo, así como del pH (Honorato 2000). Los valores más altos de CIC y de capacidad de retención de agua se encontraron, en general, en los suelos con un mayor contenido de arcilla y de materia orgánica (Fig. 4.1 y 4.2).

La capacidad de retención de agua, expresada en términos del porcentaje de humedad retenida en el suelo, fue otra de las variables edáficas fundamentales de la heterogeneidad ambiental registrada en este estudio. Diversos autores han señalado que los procesos ecológicos que determinan la composición, estructura y dinámica de los sistemas áridos y semiáridos son regulados por la entrada de agua (Noy-Meir 1973, McAuliffe 1994). Sin embargo, la disponibilidad de humedad para las plantas no sólo depende de la cantidad de lluvia que se precipite, sino también de las características del suelo que determinan la infiltración, el movimiento y el almacenamiento de agua (McAuliffe 1994). La importancia de las características del suelo en la determinación de la composición de las comunidades vegetales en sistemas áridos ha sido ampliamente estudiada en abanicos aluviales, donde se presentan suelos con diferente grado de desarrollo a lo largo de la pendiente que forma el abanico. Las diferencias en las características del suelo se reflejan en comportamientos hídricos distintos, que parecen ser la causa principal de los patrones de distribución espacial y abundancia de las especies vegetales detectados en estos ambientes (McAuliffe 1991, McAuliffe 1994, Fernández 1999, Ortega 2001).

Otra variable importante en la definición del gradiente ambiental muestreado fue el contenido de materia orgánica en el suelo. La presencia de materia orgánica en el suelo tiene efectos sobre sus propiedades físico-químicas, pues mejora la agregación del suelo y permite el desarrollo de las raíces, incrementa la absorción de agua y el contenido de aire, dando lugar a un aumento en la capacidad de intercambio catiónico y un mayor aporte de N, S y P por la mineralización de la materia orgánica (Honorato 2000).

Las cantidades de materia orgánica de los suelos de la región de Tehuacán-Cuicatlán variaron de 1.9 a 15.6%. Comparado con los suelos de otras zonas áridas, estos valores son altos. Por ejemplo, en los suelos del Valle del Mezquital, el contenido de materia orgánica fluctúa entre 0.77 y 6.06% (Muñoz 1999). Los altos contenidos de materia orgánica

reportados en el presente trabajo estuvieron estrechamente relacionados con las cantidades relativamente elevadas de nitrógeno, así como con una alta capacidad de retención de agua.

5.1.2. La comunidad vegetal.

Las especies que integran una comunidad vegetal comparten ciertos requerimientos ambientales y, a la vez, establecen interacciones de diversos tipos entre sí, de tal manera que pueden coexistir en un mismo sitio (Kershaw 1973, Begon *et al.* 1996). La heterogeneidad en el ambiente abiótico se ve reflejada en la composición de especies de la comunidad, estableciéndose diferentes grupos de especies que forman asociaciones particulares (Jaramillo 1982), como las observadas en los diferentes tipos de matorrales xerófilos (i.e., matorral crasicaule, matorral desértico rosétofilo, mezquital y chaparral) y en las selvas bajas caducifolias de la región de Tehuacán-Cuicatlán, donde se presentaron las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas.

En estos dos grandes tipos de vegetación se pudieron detectar diferentes comunidades vegetales caracterizadas por la presencia de distintas especies perennes, como *Agave* sp., *Hechtia podantha*, *Yucca periculosa*, *N. macrocephala* y *Acacia constricta* en un matorral desértico rosétofilo; en selva baja caducifolia se observó la asociación de *Bursera* sp., *Ceiba parvifolia*, *Cercidium praecox*, *Fouquieria formosa*, *N. tetetzo* y *Pachycereus weberi,* entre otras especies. Estas asociaciones son de gran relevancia para muchas cactáceas, pues algunas especies pueden actuar como nodrizas (Steenbergh y Lowe 1977, Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Cody 1993).

La interacción conocida como nodricismo (i.e., el reclutamiento y establecimiento no azaroso de los individuos jóvenes de una especie bajo la copa de adultos de otras especies) es de gran importancia en ecosistemas áridos y semiáridos y ha sido descrita reiteradamente en los desiertos de Norteamérica (Tabla 1.1, Cap. 1). De acuerdo los resultados obtenidos, un alto porcentaje de los individuos jóvenes de *Neobuxbaumia* se encuentra asociado a diferentes especies arbustivas y arbóreas (potenciales nodrizas), al igual que otras cactáceas globosas y columnares (Valiente-Banuet *et al.* 1991a); las características de estos microambientes aparentemente aumentan sus probabilidades de establecimiento y sobrevivencia (Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Suzán *et al.* 1994). Las condiciones proporcionadas por el dosel de las plantas nodrizas, desempeñan un papel

fundamental en la dinámica poblacional de muchas cactáceas columnares, como lo indican Godínez-Alvarez (2000) y Ortega (2001) para *N. tetetzo* y *Escontria chiotilla*, respectivamente.

Se podría hipotetizar que las especies leñosas dominantes en cada comunidad son las que tienen un papel preponderante como nodrizas de las especies de *Neobuxbaumia* asociadas; sin embargo, esto no fue siempre así. Las especies que por su presencia fueron dominantes en las comunidades muestreadas, no necesariamente resultaron importantes como nodrizas, y viceversa.

Los resultados obtenidos a partir del ACP y a partir del análisis de las nodrizas podrían parecer contradictorios, pues las especies importantes según el ACP, no necesariamente fueron nodrizas importantes. No obstante, es importante considerar que cada análisis generó información diferente. El análisis de ordenación (ACP) permitió identificar aquellas especies que se presentan muy frecuentemente coexistiendo con cada especie de *Neobuxbaumia*, lo cual nos hablaría de una asociación a nivel de su distribución regional. Por otro lado, la evaluación directa de la especificidad del nodricismo, a través del análisis de chi cuadrada y de los residuales, señaló las principales tendencias en la ocupación selectiva de los espacios que conforman el hábitat por parte de cada especie de *Neobuxbaumia*.

a) Neobuxbaumia tetetzo.

Esta especie se encontró tanto en sitios de matorral xerófilo, como en selva baja caducifolia. En cada tipo de comunidad algunas especies arbóreas y arbustivas características mostraron ser importantes como plantas nodrizas, por ejemplo, *Cercidium praecox*, *Fouquieria* sp., *Hechtia podantha* y *N. tetetzo* en los matorrales xerófilos. Estas especies también se identificaron como "importantes" de acuerdo con el ACP y su presencia se asoció a la de *N. tetetzo* (Fig. 4.3 y 4.4). Se encontraron individuos jóvenes de *N. tetetzo* creciendo debajo del dosel de estas especies con mayor frecuencia de la esperada de acuerdo con su cobertura (Tabla 4.12); sin embargo, la asociación positiva de las plántulas con individuos adultos de *N. tetetzo*, puede deberse a la caída de semillas cerca de la planta madre y no a que ésta actúe como nodriza.

El ACP detectó una asociación de *N. tetetzo* con otras especies, tales como *Mimosa luisana* y *Castela tortuosa*, que no mostraron un efecto significativo como nodrizas (Tabla 4.12). Aparentemente estos dos resultados no concuerdan con la estrecha asociación documentada entre *N. tetetzo* y *Mimosa luisana* (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Valiente-Banuet *et al.* 1991a y b). No obstante, la prueba de residuales que se llevó a cabo para evaluar el nodricismo señaló que el dosel de estas especies está siendo utilizado de acuerdo con su abundancia relativa. Entonces, la asociación de *N. tetetzo* con *M. luisana* y *Castela tortuosa* parece ser el resultado de las abundancias relativas de éstas últimas en la comunidad. Ahora bien, esto no significa que *M. luisana* no sea una nodriza importante, sino solamente que es ocupada como tal de acuerdo con su abundancia relativa local. El hecho de que el ACP haya mostrado que su presencia es de gran importancia en las áreas de distribución de *N. tetetzo* sugiere que ambas especies tienen preferencias de hábitat similares y que siempre que *M. luisana* está presente, es utilizada como nodriza.

Otras especies perennes presentes en las comunidades en las que habita *N. tetetzo* son utilizadas como nodrizas sólo ocasionalmente, este es el caso de *Acacia constricta*, *Castela tortuosa* y *Lippia graveolens*; mientras que otras especies, como *Prosopis laevigata,* son "evitadas" por las plántulas de *N. tetetzo*, quizá a causa de la densa sombra que proyectan estos árboles.

Cuando *N. tetetzo* se encontró en selva baja caducifolia, algunas especies perennes importantes como nodrizas fueron *Agave karwinskii*, *Agave* sp., *Hechtia podantha* y *Opuntia* sp. Estas especies conservan sus hojas durante todo el año y su morfología ofrece condiciones microambientales de sombra más intensa y mayor humedad, permitiendo que un gran número de plántulas de *N. tetetzo* se encuentren preferentemente debajo de ellas. Sin embargo, en este tipo de vegetación las plántulas que se encontraron sin asociación con nodrizas fueron más de las esperadas por azar. Esto puede deberse a la mayor altura y densidad del dosel de este tipo de vegetación en comparación con los matorrales xerófilos, lo que seguramente produce una sombra que beneficia a las plántulas al disminuir la temperatura y la pérdida de humedad.

b) *Neobuxbaumia mezcalaensis.*

Algunas de las especies perennes presentes en las comunidades de matorral xerófilo que resultaron importantes como nodrizas de *N. mezcalaensis*, fueron *Acacia constricta*, *Aeschynomene* sp., *Lippia graveolens* y *Mimosa luisana*. Sin embargo, también en este caso se identificaron especies que son nodrizas importantes a pesar de que, de acuerdo con el ACP, su presencia no está estrechamente asociada con *N. mezcalaensis*. Este fue el caso de *Mimosa luisana*, cuya presencia se asoció más bien a las localidades donde se presentó *N. tetetzo,* pero que cuando se encontró compartiendo hábitat con *N. mezcalaensis*, resultó ser una de sus nodrizas importantes. Aparentemente, la presencia de especies como *Bursera* sp. y *Mimosa luisana* en las localidades de *N. mezcalaensis* fue ocasional, pero cuando estuvieron presentes, su sombra fue ocupada por las plántulas con mayor frecuencia de la esperada por azar.

En los sitios de selva baja, *N. mezcalaensis* estableció una asociación significativa con especies arbustivas y arbóreas como *Acacia bilimekii*, *Acacia cochliacantha*, *Bursera* sp., *Calliandra* sp., *Fouquieria* sp., *Lantana* sp., *Lippia graveolens*, *Mimosa* sp., *N. mezcalaensis*, *Prosopis laevigata*, *Pseudosmodingium multifolium* y *Tecoma stans*. Otras especies como *Agave* sp., *Caesalpinia* sp., *Gochnatia hypoleuca* y *Opuntia* sp., fueron utilizadas de manera ocasional y de acuerdo con su cobertura relativa.

c) *Neobuxbaumia macrocephala.*

La especie más rara de las tres estudiadas se encontró presente sólo en comunidades de matorral xerófilo, asociada a *Lippia graveolens*, *Echinocactus platyacanthus*, *Calliandra* sp., *Aeschynomene* sp., *Gochnatia hypoleuca* e *Ipomoea arborescens*. De estas especies, *Aeschynomene* sp., *Calliandra* sp. y *Mimosa* sp. mostraron una asociación positiva significativa con las plántulas de *N. macrocephala*. Por otro lado, especies como *Acacia constricta* y *Lippia graveolens* fueron componentes importantes de la comunidad vegetal asociada a *N. macrocephala*, pero fueron utilizadas como nodrizas sólo en la misma proporción de su abundancia relativa.

La importancia de las nodrizas para muchas especies de cactáceas se ha documentado ampliamente. Las explicaciones de este fenómeno frecuentemente hacen referencia a la formación de microhábitats con condiciones favorables para el desarrollo de las plántulas y su establecimiento exitoso (Steenbergh y Lowe 1977, Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet

y Ezcurra 1991, Suzán *et al.* 1994). En este sentido, ciertas plantas nodrizas podrían ofrecer mejores condiciones microambientales bajo sus copas que otras, por presentar características particulares relacionadas con su forma de vida, arquitectura, tamaño y fenología foliar, entre otras (Ortega 2001), mostrando cierta especificidad en la asociación. Esto se observa en las nodrizas de *N. macrocephala* que, de manera general, resultaron ser arbustos pequeños y de cobertura muy cerrada; esto sugiere una alta vulnerabilidad de las plántulas de esta especie y requerimientos de condiciones muy específicas para establecerse, como lo muestra el bajo número de individuos pequeños encontrados fuera del dosel de sus nodrizas (Fig. 4.7, Apéndice III).

La agregación de plántulas bajo las nodrizas puede ser explicada por diversos fenómenos, tales como la dispersión no azarosa (dirigida) de semillas por animales (Steenbergh y Lowe 1977, Godínez-Alvarez 2000), la germinación y la sobrevivencia diferencial entre microhábitats (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Esparza-Olguín *et al.* 2002, Ortega 2001) y una menor mortalidad por depredación bajo las nodrizas (McAuliffe 1984b, Suzán *et al.* 1994). Así, la interacción cactus-nodriza es influenciada también por otras interacciones que establecen el cactus y la nodriza, con otros organismos como los polinizadores, dispersores y herbívoros (Godínez-Alvarez *et al.* 1999, Godínez-Alvarez 2000). En el caso de las tres especies estudiadas, la dispersión dirigida de semillas y su germinación y establecimiento exitoso, parecen explicar la distribución agregada de plántulas de *N. tetetzo* bajo otras especies perennes, pues por las características morfológicas de éstas últimas, ofrecen poca protección contra depredadores; además, es posible encontrar una gran cantidad de plántulas sin asociación con alguna nodriza, por lo que sus requerimientos para establecerse no son tan específicos. Por otra parte, una mayor germinación y establecimiento, así como el menor riesgo de depredación, se relacionan más con la agregación de plántulas de *N. mezcalaensis y N. macrocephala* bajo sus nodrizas, sugiriendo requerimientos específicos para el reclutamiento de nuevos individuos a sus poblaciones, como se mencionó anteriormente.

El nodricismo es fundamental para el establecimiento de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas. De esta manera, la evaluación de este tipo de interacción es crucial para entender el funcionamiento de las comunidades en las que habitan. El análisis de bondad de ajuste y de residuales para evaluar las asociaciones de nodricismo es útil y sencillo, pero resulta limitado, pues no permite detectar aquellas especies perennes cuya distribución está

estrechamente asociada a las especies en estudio, y sólo se concentra en el análisis de la frecuencia con la que son utilizadas las especies que están presentes en una localidad determinada. En este trabajo, la asociación entre cada una de las especies de *Neobuxbaumia* y sus potenciales nodrizas pudo evaluarse a dos niveles: a nivel microambiental, por medio del método tradicional de análisis de residuales, y a nivel regional, a través de la identificación de asociaciones importantes con la presencia de otras especies de la comunidad. Este tipo de evaluación permitió tener una visión más completa de las asociaciones de las tres especies de *Neobuxbaumia* con otras especies de la comunidad vegetal.

5.1.3. Preferencias de hábitat de las especies de *Neobuxbaumia*.

La interacción de los factores bióticos y abióticos que componen el hábitat de una especie, ejerce una influencia importante sobre los límites de sus áreas de distribución y su abundancia (Kershaw 1973). La presencia de una especie estará restringida sólo a aquellos sitios que reúnan una combinación particular de dichos factores ambientales. En este trabajo, el ACC permitió identificar el efecto conjunto de las variables ambientales y de las especies asociadas sobre la ordenación de los sitios de acuerdo con la presencia de cada especie de *Neobuxbaumia*. De manera general, los diferentes grupos formados por los sitios donde se presentó cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia* se diferenciaron claramente unos de los otros, lo que apoya su reconocimiento como grupos naturales de hábitat.

a) Neobuxbaumia tetetzo

Las preferencias del hábitat de *N. tetetzo* sugieren que esta especie es altamente tolerante a las condiciones de aridez que predominan en la región cercana al Valle de Zapotitlán Salinas en el estado de Puebla, y en la región de Tomellín y las cercanías de Cuicatlán, en el estado de Oaxaca, donde se presentan los valores estimados más elevados de evapotranspiración de la región (140 mm) (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998). Esta alta tolerancia a las condiciones de aridez se confirma con el hecho de que las semillas de esta especie, mostraron altos porcentajes y velocidades de germinación al exponerlas a pretratamientos de 60°C durante 4 y 8 horas y a tratamientos de aridez con diferentes potenciales hídricos (-0.1 y –0.4 MPa) (Ramírez 2003). Por otro lado, aun cuando esta especie se presenta en sitios donde el contenido de fósforo es elevado (de 1 a 21 ppm) en suelos relativamente más

fértiles que los de otras localidades, la disponibilidad del mismo es baja, pues este elemento es poco soluble y el suelo presenta poca capacidad de retención de agua. Esto acentúa las condiciones de aridez que tolera esta especie.

De acuerdo con las características ambientales que predominan en las áreas de distribución de *N. tetetzo* y a su asociación con especies perennes de amplia distribución en el área de estudio, se puede considerar que presenta baja especificidad de hábitat. Aunque sus áreas de distribución a nivel regional abarcan gran parte del área de estudio, a nivel geográfico se restringe a la región de Tehuacán-Cuicatlán. De acuerdo con los atributos que definen la rareza de las especies, el tipo de rareza de *N. tetetzo* es del tipo 4 (Tabla 1.2, Cap.1).

b) Neobuxbaumia mezcalaensis

Al presentarse esta especie en sitios relativamente elevados, la precipitación provee una buena cantidad de humedad (450 a 750 mm) y la temperatura media anual es menor que en los sitios donde se presenta *N. tetetzo* (15 a 19°C), lo cual permite una mayor disponibilidad de humedad que favorece el desarrollo de una vegetación con más elementos arbóreos característicos de las selvas bajas.

Además, *N. mezcalaensis* se encuentra en suelos con un contenido de arcilla y de materia orgánica importante, lo cual favorece una alta capacidad de intercambio catiónico y una mayor retención de la humedad (Honorato 2000). De este modo, las condiciones de aridez son menos severas en estos sitios, pues la combinación de la altitud, temperatura y precipitación, junto con las características edáficas mencionadas, permiten la existencia de sitios relativamente fértiles que favorecen el desarrollo de vegetación más conspicua. La gran cantidad de especies con diferentes formas de vida y adaptaciones al medio árido y semiárido, con las que se asocia *N. mezcalaensis*, refleja la gran variedad de ambientes que puede colonizar esta especie.

Esta especie también es tolerante a condiciones de aridez, aunque requiere de mayor humedad que *N. tetetzo*. Ramírez (2003) reporta que las semillas de *N. mezcalaensis* mostraron altos porcentajes de germinación al someterlas a temperaturas altas antes de la siembra, aunque su respuesta germinativa se vio disminuida de manera importante al someter a las semillas a un potencial hídrico de –0.1 MPa. Esto puede sugerir que sus

requerimientos de humedad para germinar son altos (mayores que en *N. tetetzo*), por lo que las características edáficas de los sitios que habita adquieren un papel fundamental.

De acuerdo con los tipos de rareza definidos por Rabinowitz (1981) en la Tabla 1.2 (Cap. 1), esta especie presenta una rareza del tipo 2, es decir, es la más común de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas. Sus densidades poblacionales son altas y tiene requerimientos edáficos específicos y por lo tanto cierto nivel de especificidad de hábitat. Sin embargo, en términos de las características climáticas es muy tolerante, lo cual puede explicar su distribución geográfica relativamente más amplia que la de *N. tetetzo*.

c) Neobuxbaumia macrocephala

N. macrocephala se presentó en los sitios más elevados; sin embargo, la precipitación y la temperatura media anual son intermedias, comparadas con los sitios en los que se presentan las otras dos especies, por lo que en los sitios donde habita esta especie predominan condiciones de cierta aridez. Ramírez (2003) reporta altos porcentajes de germinación al someter las semillas de esta especie a temperaturas elevadas antes de la siembra; sin embargo, la respuesta germinativa disminuyó al aumentar la aridez del medio (-0.4MPa). Los sitios que ocupa *N. macrocephala* son relativamente fértiles, pues los suelos tienen altos contenidos de materia orgánica y arcilla, lo que permite una buena capacidad de intercambio catiónico y de retención de humedad que "aminoran" las condiciones de aridez.

Al parecer, *N. macrocephala* tolera niveles de aridez intermedios entre *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo*. Quizá las diferencias en su tolerancia a la aridez sean la razón por la cual estas dos últimas especies casi nunca se encontraron compartiendo el mismo hábitat. En cambio, sí se encontraron poblaciones mixtas de *N. macrocephala* con *N. mezcalaensis*, y algunas ocasiones de *N. macrocephala* con *N. tetetzo*.

La coexistencia de *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* en la región de Tehuacán-Cuicatlán se hace posible gracias a que sus rangos altitudinales coinciden. Además, para estas dos especies se observó un grupo de sitios asociados a altos contenidos de arcilla en el suelo, lo cual puede sugerir que tienen mayores requerimientos de humedad edáfica y de intercambio catiónico. Sin embargo, *N. macrocephala* se encontró en sitios con características edáficas particulares: en suelos calcáreos con un elevado porcentaje de arcilla y valores intermedios de materia orgánica y capacidad de intercambio catiónico. De esta manera, se puede hablar

de una alta especificidad de hábitat de *N. macrocephala* con relación a las características edáficas de los sitios donde se presenta. Esto puede estar relacionado con que las características del suelo, junto con la sombra y la protección de las especies nodrizas, pueden determinar la calidad hídrica de un micrositio para el establecimiento de una plántula (Ehleringer 1984). La distribución limitada de *N. macrocephala* se puede deber al requerimiento de suelos con características edáficas particulares. De acuerdo con la Tabla 1.2 (Cap. 1), esta especie presenta una rareza del tipo 7 y es la más rara del sistema de estudio.

Por otro lado, se puede generar una hipótesis en torno a la rareza de *N. macrocephala* en términos de su baja abundancia asociada a ciertas características del suelo. Algunos autores plantean que los cambios en las propiedades edáficas a través de periodos largos de tiempo (i.e., cientos o miles de años) en ambientes áridos y semiáridos repercuten en la capacidad del suelo para mantener diferentes especies vegetales, particularmente especies longevas como las cactáceas, pues dejan de ser adecuados para su permanencia (McAuliffe 1994, Parker 1995). Esto las puede llevar a una disminución de lo que alguna vez fueron poblaciones más densas, volviéndose especies raras (McAuliffe 1994, Valiente-Banuet *et al.* 1995).

De manera general, en las zonas semiáridas los suelos más antiguos suelen presentarse a mayores altitudes y presentan texturas arcillosas, así como una alta acumulación de carbonatos de calcio que forman horizontes petrocálcicos (McAuliffe 1994, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Fernández 1999). Estas características coinciden con las que predominan en los sitios donde se presentó *N. macrocephala*, lo que podría sugerir que corresponden a suelos más antiguos que los de las otras dos especies. En contraste, los suelos jóvenes se presentan en los niveles más bajos (i.e., menor altitud), su textura es arenosa y presentan poca acumulación de carbonato de calcio (McAuliffe 1994, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Fernández 1999). Estas propiedades predominan en los sitios donde se presenta *N. tetetzo*, que es abundante, sugiriendo que estos suelos poco evolucionados tienen las características que les permiten mantener a las poblaciones de esta especie.

Lo anterior lleva a considerar que las variaciones en las propiedades edáficas limitan la distribución de las especies longevas como las cactáceas en las zonas áridas y semiáridas y se puede especular que *N. macrocephala* es poco abundante (rara) porque sus poblaciones

son un relicto de poblaciones más densas en otro tiempo. Esto implicaría que esta especie de *Neobuxbaumia* fuera la más antigua de las tres que se distribuyen en la región de Tehuacán-Cuicatlán. En este sentido, la filogenia de la familia Cactaceae indica que de las tres especies en estudio, efectivamente, *N. macrocephala* fue la que se desprendió primero de la línea evolutiva de la tribu Pachycereeae y que *N. tetetzo* es la especie más reciente (Gibson y Nobel 1986), por lo que esta última colonizaría los ambientes con los suelos más jóvenes. Aunque los resultados de este trabajo no pueden probar dicha hipótesis sobre la rareza de las tres especies de *Neobuxbaumia*, resulta interesante el planteamiento, pues la región de Tehuacán-Cuicatlán se ha reconocido como un importante centro de especiación de la flora semiárida, particularmente de la familia Cactaceae (tribu Pachycereeae) (Smith 1965, Bravo-Hollis 1978, Rzedowski 1978).

Finalmente, en los ACP los sitios en los que no se presentó ninguna especie de *Neobuxbaumia* no formaron una nube definida de puntos separada de los sitios que sí presentaron alguna especie de *Neobuxbaumia*. Algunos de estos sitios sin *Neobuxbaumia* están totalmente inmersos en la nube de puntos correspondientes a los sitios con *Neobuxbaumia*; sin embargo, se observan muchos sitios sin *Neobuxbaumia* en regiones extremas del espacio de ordenación. Estos últimos podrían representar ambientes que, por sus características climáticas y geográficas, no pueden ser ocupados por ninguna de las tres especies de *Neobuxbaumia*. De manera general, estos sitios se encuentran en elevaciones que van de 1,888 a 2,600 msnm, donde las condiciones, principalmente de temperatura (14 a 16°) ya no son propicias para el establecimiento de las cactáceas columnares, tal como lo señala Parker (1988). Los puntos de muestreo inmersos en las nubes de puntos de sitios con *Neobuxbaumia* pueden explicarse de tres maneras diferentes: a) pueden ser sitios adecuados para ser colonizados por alguna especie de *Neobuxbaumia*, pero a los que no ha llegado la dispersión de semillas; b) pueden ser sitios que en otras épocas tuvieron poblaciones de alguna especie de *Neobuxbaumia* pero que éstas fueron eliminadas para desarrollar actividades agrícolas y posteriormente las tierras fueron abandonadas; al respecto, cabe mencionar que en varias de estas localidades se observaron asociaciones vegetales características de sitios perturbados, principalmente de selva baja con vegetación secundaria, con la presencia de especies como *Cercidium praecox*, *Bursera* sp., *Mimosa* sp., *Opuntia* sp., *Ipomoea* sp. y *Acacia cochliacantha* entre otras; y c) pueden ser sitios no adecuados para las especies de *Neobuxbaumia* a causa de alguna variable que no medimos.

5.2 Abundancia y estructura poblacional.

La abundancia de una población puede cambiar a través del tiempo y del espacio debido a que las tasas de nacimiento y muerte se encuentran sujetas a las variaciones del ambiente físico y biológico (Begon *et al.* 1996). Estas variaciones pueden ir desde el estado del tiempo hasta la abundancia de polinizadores, lo cual se refleja en diferencias en la producción de semillas, germinación y establecimiento de plántulas (Falk 1992). Esto es importante, particularmente para aquellas especies con poblaciones muy pequeñas (raras), pues presentan una alta vulnerabilidad a perturbaciones antropogénicas y a eventos estocásticos (i.e. genéticos, demográficos, ambientales y catastróficos), que pueden tener efectos negativos sobre ellas, reduciéndolas aún más hasta llevarlas a su extinción (Falk 1992).

La densidad (i.e., abundancia) de una población es un reflejo de su dinámica poblacional. Uno de los aspectos más importantes para analizar la dinámica poblacional y el estado de conservación de las especies, es la estructura de tamaños de la población, dado que proporciona elementos que permiten hacer especulaciones sobre su pasado y su futuro. En este trabajo se pudo observar que la estructura de tamaños para cada una de las especies de *Neobuxbaumia*, presentó variaciones importantes. A continuación se discute la abundancia y estructura de tamaño de cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia*.

a) Neobuxbaumia tetetzo

La densidad promedio de *N. tetetzo* fue elevada y las variaciones en su abundancia respondieron a la ubicación geográfica de sus poblaciones en términos de la longitud. Las poblaciones más densas se encontraron principalmente en la parte oriental y sur de la Sierra de Juárez, donde se presentaron características edáficas particulares: el contenido de fósforo y de arena fueron comparativamente mayores que en el resto de las localidades donde se presenta esta especie. El fósforo es un indicador de la fertilidad del suelo porque es un macronutriente limitante y es poco soluble en el suelo (Tan 1994); de acuerdo con López-Ritas y López-Melida (1990), los suelos infértiles son aquellos con menos de 50 ppm de este nutriente y con un alto contenido de arena. En este caso, la disponibilidad de fósforo en las distintas localidades muestreadas fue muy baja, pero donde aumentó su disponibilidad por una mayor capacidad de retención de agua, la densidad de *N. tetetzo* fue mayor. Las mayores densidades encontradas para esta especie fueron producto de la presencia de una gran cantidad de individuos menores a 20 cm de altura, quizá como resultado de eventos de

reclutamiento masivo. Se ha reconocido que en poblaciones de plantas de regiones semiáridas, el reclutamiento se ve favorecido durante años lluviosos, mientras que el resto del tiempo la ausencia de reclutamiento da la impresión de que el tamaño poblacional disminuye lentamente. De hecho, para *N. tetetzo* en el Valle de Tehuacán (Godínez-Alvarez *et al.* 1999, Esparza-Olguín y Valverde, 2003) y para *Carnegiea gigantea* en el desierto de Sonora (Steenbergh y Lowe 1969 y 1977) se reportan amplias fluctuaciones en el tamaño poblacional, así como variaciones importantes en la producción de semillas y reclutamiento de plántulas entre años.

La estructura de tamaños de *N. tetetzo* mostró que la proporción promedio de individuos de 0 a 20 cm de altura representó el 19% del total y la de individuos entre 20 y 100 cm de altura representó el 22%. De acuerdo con los análisis demográficos existentes para esta especie, las clases juveniles y adultos son las que más contribuyen a la tasa de crecimiento poblacional (λ), cuyo valor se encuentra cercano a la unidad (Godínez-Alvarez *et al.* 1999, Esparza-Olguín, en preparación). Es importante mencionar que en los trabajos mencionados anteriormente, las clases juveniles incluyen plantas reproductivas; sin embargo, en vista de la proporción tan alta de individuos jóvenes presentes en algunas poblaciones muestreadas durante este trabajo, es posible suponer que el número de individuos con potencial para transitar a las categorías de individuos reproductivos es considerable.

En el caso de las poblaciones muestreadas, el alto porcentaje de individuos menores a 20 cm de altura está asociado a sitios que normalmente reciben poca precipitación. En estos sitios, además, la temperatura es mayor, por lo que la evapotranspiración es elevada. Esto impone serias limitaciones para el crecimiento poblacional, debido principalmente a que estas condiciones inducen una alta mortalidad de plántulas y restringen el establecimiento de nuevos individuos. Sin embargo, la vegetación que se desarrolla en estos sitios favorece que una buena parte de los individuos jóvenes de *N. tetetzo* se encuentran asociados a alguna especie nodriza, lo que les ofrece mayores posibilidades de establecerse exitosamente y de contribuir a la regeneración de sus poblaciones.

b) Neobuxbaumia mezcalaensis

En la región de Tehuacán-Cuicatlán la abundancia de esta especie fluctúa marcadamente a lo largo del gradiente ambiental donde se desarrolla el matorral xerófilo y la selva baja caducifolia. Su densidad promedio (3,255 ind/ha) fue ligeramente mayor que la de *N. tetetzo*

(3,070 ind/ha) y la variación en su densidad estuvo estrechamente relacionada con la precipitación, siendo más abundante (9,300 a 14,700 ind/ha) en la parte suroeste del área de estudio, donde la precipitación anual es superior a los 650 mm.

Las condiciones a las que se asoció una mayor abundancia de *N. mezcalaensis* contrastaron con el caso de *N. tetetzo*, pues la mayor disponibilidad de humedad se presenta en sitios más elevados y con temperaturas más bajas. Esto supone condiciones menos adversas y con ello un menor riesgo de mortalidad de plántulas, lo que debe permitir el establecimiento de un gran número de nuevos individuos. En esta especie también se han observado años de mayor producción de semillas (Esparza-Olguín y Valverde, 2003) y las distintas poblaciones presentan una estructura de tamaños dominada, en muchos casos, por individuos menores a 20 cm de altura. En promedio, la proporción de esta categoría de tamaño representó el 34% del total de los individuos.

El alto porcentaje de individuos menores a 20 cm de altura estuvo asociado a la latitud: los sitios con una mayor cantidad de plántulas fueron los localizados en la porción sur de la región de estudio. Por otro lado, en estos sitios la conductividad eléctrica del suelo fue ligeramente menor que en los demás sitios. Esta baja conductividad eléctrica puede ser producto de la lixiviación de iones y una disminución en su concentración, por efecto del lavado del suelo por la cantidad de lluvia que recibe esta área de la región de Tehuacán-Cuicatlán.

c) Neobuxbaumia macrocephala

La abundancia de esta especie fue considerablemente menor que la de las otras dos especies en estudio. Sus poblaciones presentaron poca variación y sus mayores densidades se encontraron en sitios ubicados al norte de su reducida área de distribución. En estos sitios la temperatura y la pendiente de la ladera fueron intermedias en comparación con los sitios donde se presentaron las otras dos especies. Sin embargo, las características edáficas de estos sitios son muy particulares, pues el alto contenido de materia orgánica junto con la elevada proporción de arcilla presente en el suelo, determinan que la capacidad de intercambio catiónico sea elevada. Asimismo, ésta tiene que ver con la abundancia de calcio, que es uno de los cationes intercambiables más importantes (Honorato 2000). Esta combinación de características edáficas sugiere una fertilidad relativamente mayor en estos suelos que en los que se presentan las otras dos especies.

Para esta especie la estructura de tamaños siempre estuvo dominada por las categorías de mayor tamaño, lo que sugiere que las poblaciones de *N. macrocephala* presentan una regeneración menos activa que la de las otras dos especies. En esta especie, la germinación de las semillas y el reclutamiento de plántulas parece ser un filtro muy importante para el crecimiento de la población (Esparza-Olguín *et al.* 2002). Estos autores señalan que la sobrevivencia de los individuos reproductivos es el proceso demográfico más importante para el mantenimiento de las poblaciones.

En las poblaciones de *N. macrocephala*, las mayores proporciones de individuos menores a 20cm de altura estuvieron asociadas a sitios con una alta capacidad de intercambio catiónico como resultado de su mayor contenido de arcilla que de limo, aunque esta propiedad edáfica está vinculada a ambas fracciones minerales, así como a la fracción coloidal de la materia orgánica (Honorato 2000). Esto sugiere que la mejor regeneración de *N. macrocephala* se da en los sitios con mayor disponibilidad de humedad edáfica.

De acuerdo con los resultados de este trabajo, las poblaciones de *Neobuxbaumia* en Tehuacán-Cuicatlán en general presentan indicios de una buena regeneración, ya que las poblaciones mostraron una alta proporción de individuos pequeños. Sin embargo, la densidad de muchas especies de plantas está regulada por las interacciones con herbívoros (Janzen 1970, Harper 1977) y sus efectos varían dependiendo de la etapa de desarrollo en la que estos inciden (Dirzo 1984). Esta interacción debe tener cierta importancia en el caso de las especies en estudio. Por ejemplo, se sabe que una buena parte de las semillas de algunas cactáceas columnares son depredadas por roedores, insectos y algunas aves (Steenbergh y Lowe 1969 y 1977). Otros mamíferos pequeños como murciélagos y ciertas especies de aves consumen una gran cantidad de semillas de diferentes especies de cactáceas columnares. Algunos de estos animales aparentemente actúan como dispersores de las semillas, más que como depredadores (Soriano y Ruiz 1998, Godínez-Alvarez *et al.* 1999, Godínez-Alvarez 2000, Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 2000). En estado juvenil, las cactáceas columnares están sujetas al efecto del ganado caprino que pastorea en las zonas semiáridas de México (Martorell 1995, Esparza-Olguín *et al.* 2002).

5.3. El fenómeno de la rareza en el contexto de la conservación.

Históricamente el concepto de rareza ha sido utilizado como sinónimo de una abundancia baja y un área de distribución restringida. Este término se ha usado frecuentemente en los esquemas de clasificación y para los esfuerzos de conservación (Primack 1993, Gaston 1994); sin embargo, en las normas más recientes ya no se incluye explícitamente a la categoría de "especies raras", por considerar a la rareza una característica ecológica intrínseca a las especies, no necesariamente indicadora de riesgo (NOM-059 Ecol 2001). Hasta hace poco, la Norma Oficial Mexicana (NOM-059 Ecol 94) consideraba a una especie rara como aquella cuyas poblaciones son biológicamente viables, pero muy escasas de manera natural, pudiendo estar limitadas a un área de distribución restringida o a hábitats muy específicos.

El gradiente de rareza que muestran las tres especies de *Neobuxbaumia* en la región de Tehuacán-Cuicatlán, en términos de los factores que afectan su distribución y su abundancia, responde a la combinación de características climáticas en sitios con diferente altitud, características edáficas y presencia de especies perennes particulares que actúan como nodrizas.

N. mezcalaensis es muy abundante en sus áreas de distribución, pero presenta ciertos requerimientos específicos de humedad ambiental y edáfica, esta última dada por el alto contenido de arcilla y de materia orgánica en el suelo. Se asocia a especies perennes que se encuentran en ambientes semiáridos y subhúmedos (e.g., *Lippia graveolens, Aeschynomene* sp., *Acacia* sp., *Bursera* sp., *Prosopis laevigata, Mimosa* sp.), de tal manera que su distribución geográfica es amplia. Las plántulas de *N. mezcalaensis* parecen ser relativamente vulnerables a las condiciones de sequía, por lo que las características del suelo son fundamentales para la regeneración de sus poblaciones. Los sitios con esta combinación de características son relativamente comunes en el área de estudio, lo que permite que esta especie colonice un tipo de hábitat particular en un área extensa, presentando un nivel de rareza bajo.

N. tetetzo es abundante en su área de distribución. Se presenta en sitios áridos con alto contenido de fósforo en el suelo, se asocia con especies perennes de zonas áridas y semiáridas distribuidas en el área de estudio (e.g., *Cercidium praecox, Bursera* sp., *Hechtia*

podantha) y presenta un reclutamiento exitoso de gran número de plántulas sin nodriza, sugiriendo requerimientos poco específicos para su establecimiento. Este tipo de hábitats es relativamente común, pero solamente en la región de Tehuacán-Cuicatlán, mostrando un nivel de rareza intermedio.

N. macrocephala ocupa sitios elevados y menos áridos que *N. tetetzo*, pero con requerimientos específicos de calcio y capacidad de intercambio catiónico del suelo, dada por el alto contenido de arcilla y de materia orgánica. Se asocia con especies particulares que actúan como nodrizas (i.e., *Calliandra* sp. y *Aeschynomene* sp.) cuya distribución en el área de estudio es relativamente restringida. Los sitios con estas características particulares se encuentran en baja frecuencia en el ambiente, es decir, esta especie ocupa un tipo de hábitat poco común y su especificidad parece responder a la gran vulnerabilidad de sus plántulas para lograr establecerse, pues requieren de las condiciones de fertilidad, humedad y sombra que le ofrecen las características edáficas y las especies nodrizas mencionadas. Esta especie presenta el mayor nivel de rareza de las tres especies estudiadas.

Por otro lado, las diferencias en la abundancia de cada una de las especies estudiadas, pueden estar relacionadas con el número de variables ambientales que parecen afectar su tamaño poblacional. De esta manera, la densidad de *N. mezcalaensis*, la especie más abundante, se ve afectada solamente por una variable (i.e., la precipitación), lo cual sugiere que presenta requerimientos poco específicos para establecerse exitosamente. La densidad de *N. macrocephala* (la especie menos abundante), está afectada por siete variables ambientales que, además, son distintas de las que afectan a las otras especies; esto puede indicar que tiene requerimientos más específicos para que sus poblaciones tengan establecimiento exitoso, es decir, tiene mayor especificidad de hábitat que se traduce en un mayor nivel de rareza en términos de su abundancia. Por su parte, la densidad de *N. tetetzo* es afectada por tres variables, es decir, tiene un nivel intermedio de restricción de hábitat y de rareza de acuerdo a su abundancia.

Retomando la clasificación de las formas de rareza propuesta por Rabinowitz (1981), como ya se mencionó en la sección 5.1.3, podemos ubicar a las tres especies de *Neobuxbaumia* en estudio, de la siguiente manera:

Especie	Distribución geográfica	Especificidad de hábitat	Abundancia local	Tipo de rareza y Características
N. mezcalaensis	Amplia	Alta	Abundante	**2.** Especies localmente abundantes con distribución amplia, pero restringidas a ambientes específicos.
N. tetetzo	Restringida	Baja	Abundante	**4.** Especies localmente abundantes, localizadas en ambientes diversos, pero de distribución restringida.
N. macrocephala	Restringida	Alta	Escasa	**7.** Especies con distribución restringida, baja abundancia y limitadas a ambientes específicos.

La comprensión de la variación espacio-temporal en la abundancia de una especie es fundamental en el análisis de la rareza (Harper 1981, Primack 1993, Gaston 1994). En este estudio, la escala espacial que se consideró para evaluar el área de distribución fue a nivel geográfico, mientras que la evaluación de la especificidad del hábitat y la abundancia se hizo a nivel local. La escala temporal utilizada fue puntual, por lo que sería interesante tener datos de dinámica poblacional a largo plazo de estas especies para poder analizar más a fondo las causas de sus diferentes niveles de rareza.

La abundancia y la distribución espacial de las especies, pueden verse limitadas por los factores bióticos y abióticos que inciden de manera continua sobre el comportamiento de la población (Harper 1981, Primack 1993, Gaston 1994). En este caso, las combinaciones particulares de los factores considerados, en los sitios de distribución de cada especie de *Neobuxbaumia*, tienen un efecto importante a nivel de los requerimientos específicos para el establecimiento los individuos jóvenes que permita la regeneración y mantenimiento de sus poblaciones; esto es particularmente importante en *N. macrocephala*, la especie endémica y más rara.

Uno de los problemas de conservación de las especies restringidas a un hábitat particular, frecuentemente endémicas de áreas relativamente reducidas, es que suelen presentar poca variabilidad genética, lo que con frecuencia se asocia a una baja habilidad competitiva y una reducida capacidad colonizadora (Falk 1992). Muchas especies de distribución restringida presentan bajos niveles de variabilidad genética respecto de aquellas especies con una amplia distribución; sin embargo, en el caso de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas, cuya distribución geográfica y restricción de hábitat son muy distintos, aparentemente no existen grandes diferencias con respecto a su variabilidad genética intra e interpoblacional (Chávez 2000, Esparza-Olguín, en preparación). Esta diversidad genética

relativamente alta podría estar relacionada con los amplios movimientos que realizan sus polinizadores y dispersores (Chávez 2000).

Aunque se ha considerado que el principal propósito de la conservación de la vida silvestre es la protección de la biodiversidad en su conjunto, ya sea a nivel de especies o de ecosistemas, también se ha señalado la urgencia de evaluar el nivel de amenaza de áreas y especies particulares, así como la diversidad de hábitats de las áreas a proteger y su relación biogeográfica con la biota de otras regiones (Hernández y Bárcenas 1995). En este sentido, cabe señalar la importancia que tienen las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas, en la fisonomía y composición de las comunidades semiáridas de la región. Estas cactáceas establecen una serie de interacciones con distintas especies de plantas que actúan como nodrizas, así como con murciélagos, aves e insectos principalmente; la cactácea es una fuente importante de alimento para estos animales, que actúan como polinizadores y dispersores de las semillas, de tal manera que interactúan constantemente y se benefician de manera recíproca (Valiente-Banuet *et al.* 1997, Arizmendi *et al.* 1998a y b, Soriano y Ruiz 1998, Godínez-Alvarez *et al.* 1999, Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 2000).

Por otro lado, la rareza de las especies puede ser un factor de riesgo para sus poblaciones cuando las condiciones del hábitat o del entorno social y económico ejercen presiones negativas sobre dichas especies (NOM-059-ECOL-2001). Considerando que el nivel de rareza de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas responde a la especificidad del hábitat que ocupa cada una de ellas, es importante conservar el conjunto de factores a los que está asociada su distribución y abundancia, es decir, las características edáficas y la cubierta vegetal.

Ahora bien, a pesar de constituir una Reserva, la región de Tehuacán-Cuicatlán presenta un fuerte conflicto entre la conservación y la necesidad de llevar a cabo actividades productivas. La presencia de poblaciones humanas que requieren satisfacer sus necesidades alimentarias y económicas en la región ha llevado a un aumento en las áreas agrícolas y de pastoreo, provocando un deterioro ambiental que ha incrementado considerablemente en las últimas décadas (Martorell 1995). La erosión es un fenómeno muy común en la zona como resultado de diversos procesos que se aceleran unos a otros. De esta manera, la agricultura, ganadería y explotación forestal e ilegal son actividades que interactúan negativamente unas con otras, intensificando dichas actividades productivas, lo que a su vez

agrava más la problemática ambiental. Este círculo vicioso se acelera debido a que los productos silvícolas y agropecuarios incrementan su precio debido a la escasez, y los campesinos se dedican al comercio de productos naturales o artesanías derivadas de los mismos, lo que fomenta la extracción irracional. El resultado de dichos procesos es generalmente suelo degradado, frecuentemente irrecuperable. De esta manera, las zonas áridas de los países en vías de desarrollo se enfrentan a un proceso de desertificación, ligado a una crisis en las áreas rurales (Martorell 1995).

Estos tres procesos se han manifestado de forma dramática en algunas localidades de la región de Tehuacán-Cuicatlán, llevando a niveles de deterioro económico y ambiental considerables. Es claro entonces que la solución a esta problemática reside en la aplicación de proyectos integrales de conservación y desarrollo sustentable de los recursos naturales, en que se involucre a la gente de las comunidades promoviendo su participación directa en por lo menos algunas de las fases de dichos proyectos. Una de las acciones fundamentales, debe incluir programas de restauración de la cubierta vegetal, pues los árboles detienen los procesos de desertificación al proteger el suelo de la erosión por agua y viento, mejorando su estructura al reducir el impacto de la lluvia y adicionar materia orgánica en forma de hojarasca. Además, los árboles recuperan terrenos que ya han sido degradados al formar islas de fertilidad y brindan un ambiente favorable para muchas especies de animales (i.e. aves) que frecuentemente depositan propágulos de otras plantas y las copas capturan semillas que de otro modo serían arrastradas por el viento. La utilización de especies nativas "multipropósito" en los planes de restauración puede satisfacer diferentes necesidades (leña, forraje y medicina) (Martorell 1995). En el caso específico de la región de Tehuacán-Cuicatlán, este tipo de programas podría funcionar, pues cuenta con una enorme biodiversidad que ofrece una gran cantidad de alternativas para restaurar las áreas degradadas con flora local.

Por otro lado, se podría plantear el establecimiento de áreas específicas para las actividades de pastoreo y la disminución del número de cabezas de ganado por unidad de área verde destinada a esta actividad. Estas áreas podrían ser aquellas que ya han sido desmontadas para el cultivo y abandonadas después de su agotamiento. En estas áreas se podría implementar algún programa de restauración con especies nativas de rápido crecimiento que cubran los requerimientos del ganado. Para esto habría que desarrollar un trabajo intensivo con la gente de las comunidades para determinar cuáles serían las especies más adecuadas

y, por otra parte, realizar estudios ecofisiológicos para determinar las condiciones adecuadas para cultivar dichas especies.

Estos proyectos permitirían conservar la biodiversidad de la región a la vez que se buscan alternativas de desarrollo y uso sustentable de los recursos naturales. Para lograrlo, deben implementarse mecanismos de cooperación locales, dándole prioridad a la investigación científica y al monitoreo ambiental (Halffter 1995). Sin embargo, en la mayoría de los casos, los países en desarrollo no cuentan con los mecanismos y recursos suficientes para cumplir dichos objetivos, por lo que se requiere el esfuerzo conjunto de la gente de las comunidades, de la comunidad académica y de las instancias gubernamentales que permitan desarrollar exitosamente cualquier proyecto de conservación que se quiera poner en marcha.

En los últimos años se han realizado proyectos y trabajos de diversa índole, encaminados a reforzar los esfuerzos de conservación del área que ocupa la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán. De manera particular, se han realizado estudios sobre diversas especies de plantas que habitan en esta región. Esto ha permitido comprender su dinámica poblacional y evaluar su estado de conservación, así como determinar las fases del ciclo de vida en las que se debe poner mayor atención para su cuidado y conservación (Valiente-Banuet *et al.* 1991a y b, Flores-Martínez *et al.* 1994, Esparza-Olguín 1998, Arias 2000, Contreras 2000, Godínez-Alvarez 2000, Vilchis 2000, Ortega 2001, Ramírez 2003, entre otros trabajos). Existen también trabajos de divulgación dirigidos a todo tipo de público que fomentan la conciencia ambiental, enfatizando la importancia de conservar los ecosistemas áridos y semiáridos; tal es el caso del trabajo de Arias *et al.* (2001).

La principal amenaza para las especies que habitan en las zonas áridas y semiáridas de México es la destrucción del hábitat por las actividades humanas. Conocer cuáles son los factores ambientales a los que está estrechamente asociada la presencia de cada una de las especies de *Neobuxbaumia* nos permite detectar aquellos componentes del ecosistema que deben tener prioridad en su conservación. Los resultados de este estudio nos hablan de la importancia de conservar las características edáficas de la región para frenar su acelerado deterioro, con el fin de asegurar la persistencia de las poblaciones de *Neobuxbaumia* y, en general, de los ecosistemas presentes en Tehuacán-Cuicatlán y su enorme biodiversidad.

Conclusiones.

1. De las tres especies estudiadas, *Neobuxbaumia mezcalaensis* es la especie más común, pues presenta las mayores abundancias y tiene una distribución amplia asociada a sitios elevados y con los mayores niveles de precipitación. Se presenta en ecosistemas de matorral xerófilo y de selva baja caducifolia, donde tiene cierta especificidad de hábitat, determinada principalmente por características edáficas como la alta capacidad de intercambio catiónico y contenido de materia orgánica.

2. Las poblaciones de *N. mezcalaensis* presentan una alta proporción de individuos de la primera categoría de tamaño y se asocian positivamente con *Aeschynomene* sp., *Lippia graveolens*, *Calliandra* sp., *Bursera* sp., y *Tecoma stans*. Esta abundancia de individuos pequeños sugiere que la regeneración de sus poblaciones es buena, contribuyendo a la gran abundancia que presenta esta especie.

3. *Neobuxbaumia tetetzo* presenta un nivel de rareza intermedio, pues su abundancia es similar a la de *N. mezcalaensis* pero su distribución geográfica es más limitada. Se presenta en comunidades de matorral xerófilo y de selva baja caducifolia, y es tolerante a altos niveles de aridez, pues está asociada a sitios de poca elevación con temperaturas altas y reducida precipitación; se presenta en sitios con suelos poco fértiles y arenosos.

4. Las poblaciones de *N. tetetzo* presentan una alta proporción de individuos menores a 20 cm de altura, que se asocian de manera positiva con *Cercidium praecox*, *Hechtia podantha*, *Fouquieria* sp. y *Agave* sp. Sus estructuras poblacionales sugieren una buena regeneración explicando sus altos niveles de abundancia.

5. *Neobuxbaumia macrocephala* es la especie más rara de las tres estudiadas. Se presenta sólo en un matorral xerófilo de distribución limitada y con una alta restricción del hábitat, ésta última dada principalmente por las características edáficas, tales como el alto contenido de materia orgánica y de calcio que determinan una alta capacidad de intercambio catiónico del suelo. Aun cuando se presenta en suelos comparativamente más fértiles que las otras dos especies, *N. macrocephala* es la menos abundante de las tres.

6. La baja proporción de individuos pequeños que presentan las poblaciones de *N. macrocephala* sugieren que su regeneración es menos activa que la de las otras dos especies. Las plántulas se asocian positivamente con *Calliandra* sp., *Aeschynomene* sp. y *Mimosa* sp.

7. Las diferencias en la rareza de las tres especies de *Neobuxbaumia* responden a la especificidad de sus requerimientos edáficos y de nodrizas para el establecimiento exitoso de sus individuos jóvenes.

8. La permanencia de estas especies es fundamental para el mantenimiento de la estructura y fisonomía de las comunidades vegetales de la región y para el equilibrio en el funcionamiento de los ecosistemas, pues interactúan de distintas maneras con otras especies de plantas y animales. De esta manera, se debe enfatizar la necesidad de conservar los ecosistemas en su conjunto, en este caso se hace hincapié en la conservación de las características edáficas y de la cubierta vegetal.

9. La principal amenaza para la persistencia de las especies y comunidades de zonas áridas y semiáridas es la degradación y destrucción de los hábitats a causa de las diversas actividades humanas. Este impacto negativo se puede mitigar mediante programas de restauración con especies nativas y reubicación de las áreas de pastoreo, involucrando a las comunidades campesinas y a la comunidad académica de diversas áreas del conocimiento.

Referencias bibliográficas.

Aguilera, N. 1970. Suelos de las zonas áridas de Tehuacán, Puebla y sus relaciones con las cactáceas. **Cact. Suc. Mex. XV (3):** 51-63.

Alcántara, A. y A. Valiente-Banuet. 1997. **Factores determinantes en la distribución diferencial entre cactáceas columnares en la cuenca de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.** I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes, p.22.

Arias, A.A. 2000. **Las plantas de Zapotitlán Salinas, Puebla: un folleto de divulgación sobre botánica y conservación.** Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

Arias, A.A., M.T. Valverde y J. Reyes. 2001. **Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla.** Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT- UNAM. 79 pp.

Arias-Montes, S. 1993. Cactáceas: Conservación y Diversidad en México. En: Gío-Argáez, R. Y López-Ochotorena, E. (eds.), Diversidad Biológica en México. **Vol. Esp. Rev. Soc. Méx. Hist. Nat. 44:**109-115.

Arias-Montes, S., S. Gama-López y L.U. Guzmán. 1997. **Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A.L.Juss.** Instituto de Biología, UNAM. 146pp.

Arias-Montes, S. 1997. Distribución general. En: **Suculentas mexicanas: Cactáceas.** CVS, CONABIO, SEMARNAP-PROFEPA y UNAM, México.

Arizmendi, M.C. y A. Espinosa de los Monteros. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. **Acta Zool. Mex. (n.s.) 67:** 25-46.

Arizmendi, M.C., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 1998a. **Ecología de la alimentación de murciélagos nectarívoros en el centro de México.** Taller Internacional sobre la Evolución, Ecología y Conservación de Cactáceas Columnares y sus Mutualistas. Programa y resúmenes (Pág. 8).

Arizmendi, M.C., A., F. Ornelas y A. Valiente-Banuet. 1998b. **Las aves como polinizadoras de cactáceas columnares.** Taller Internacional sobre la Evolución, Ecología y Conservación de Cactáceas Columnares y sus Mutualistas. Programa y resúmenes (Pág. 8).

Arriaga, L., Y. Maya, S. Díaz y J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern México. **J. Veget. Sci. 4:** 349-356.

Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez & E. Loa (coordinadores). 2000. **Regiones terrestres prioritarias de México.** CONABIO

Barbour, M.G. 1969. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata.* **Ecology 50:**679-685.

Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1996. **Ecology: Individuals, Populations and Communities**. Blackwell Scientific, London. 1068 pp.

Bowers, J.E. 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. **Plant Ecol. 133**: 37-48.

Bravo-Hollis, H. 1978. **Las Cactáceas de México**. Vols. I, UNAM, México, 755 pp.

Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. **Am. Nat. 124(2):** 255-279.

Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. **The Botanical Review, 61(4):** 306-349.

Cancino, J., H. Romero-Schmidt, A. Ortega-Rubio y J.L. León de la Luz. 1995. Observations on distribution and habitat characteristics of the endangered Mexican endemic cacti *Stenocereus eruca*. **J. Arid Env. 29:** 55-62.

Challenger, A. 1998. **Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro.** Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) - Instituto de Biología, UNAM - Agrupación Sierra Madre. México. 847 pp.

Chávez, B.E 2000. **Estudio de la variabilidad genética poblacional del cactus columnar *Neobuxbaumia tetetzo* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.** Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM. 36 pp.

Clark, R. 2000. **Estructura genética de dos cactáceas columnares del Desierto Sonorense: *Stenocereus gummosus* y *S. eruca* (Cactaceae).** Tesis de Maestría, UCPyP Instituto de Ecología, UNAM.

Cody, M.L. 1993. Do Cholla Cacti (*Opuntia* spp., Subgenus Cylindropuntia) use or need nurse plants in the Mojave Desert?. **J. Arid Env. 24:** 139-154.

Colinvaux, P.A. 1993. **Introducción a la ecología.** Limusa, México. 679 pp.

CONANP. 2000. **Areas Naturales Protegidas de México.** México, D.F. 107 pp.

Contreras, C. 2000. **Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* (Cactaceae), una especie rara de la región de Tehuacan-Cuicatlán**. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 93 pp.

Contreras, C. y M.T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. **J. Arid Env. 51:**89-102.

Crawley, M.J. 1983. **Herbivory. The dynamics of animal plant interaction.** Blackwell Scientific Publications. London, England.

Dávila, P.D. 1983. **Flora genérica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.** Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 694 pp.

Dávila-Aranda, P., R.J. Villaseñor, R. Medina, R. Ramírez, A. Salinas, J. Sánchez-Ken y P. Tenorio. 1993. **Listados florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacan-Cuicatlán.** Instituto de Biología, UNAM, México.

Dávila-Aranda, P., R. Medina-Lemos, A. Ramírez-Roa, A. Salinas-Tovar y P. Tenorio-Lezama. 1995. Análisis de la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán endemismo y diversidad. En: Linares, P., Dávila-Aranda, P., Chiang, F., Bye, R. y Elias, T. (eds) **Conservación de plantas en peligro de extinción: Diferentes enfoques**. Instituto de Biología, U.N.A.M., México. pp. 33-41.

Dávila, P., M.C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J.L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. **Biodiversity and Conservation 11:**421-442.

De Viana, M.L., S. Suhring y B.F.J. Manly. 2001. Application of randomization methods to study the association of *Trichocereus pasacana (Cactaceae)* with potencial nurse plants. **Plant Ecol. 156:**193-197.

Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. En: Dirzo, R. y J. Sarukhán (Eds). **Perspectives on plant population ecology.** Sinauer, Sunderland. pp. 141-165.

Esparza-Olguín, L. 1998. **Estudio poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala*: análisis matricial.** Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.

Esparza-Olguín, L. (en preparación). **Estudio comparativo de la demografía y estructura genética de tres especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza.** Tesis Doctoral. Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UNAM.

Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Mexico. **Biol. Conserv. 103:**349-359.

Esparza-Olguín, L. y T. Valverde. 2003. Estudio comparativo de la fenología de tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza. **Cact. Suc. Mex.** (en prensa).

Ehleringer, J.R. 1984. Intraspecific competitive effects on water relations, growth and reproduction in *Encelia farinosa*. **Oecología. 63**:153-158.

Everitt, B.S. 1977. **The analysis of contingency tables.** Chapman and Hall. London. Great Britain. 128 pp.

Falk, D.A. 1992. From conservation biology to conservation practice: strategies for protecting plant diversity. En: Fiedler, L.P. y Jain, S.K. (Eds). **Conservation Biology: The theory and practice of nature conservation preservation and management.** Chapman and Hall, New York and London. pp. 397-427.

Fernández, M.N.O. 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. Posgrado en Ciencias (Ecología y ciencias ambientales). Facultad de Ciencias, UNAM.

Fiedler, L.P. y Jain, S.K. 1992. **Conservation Biology: The theory and practice of nature conservation preservation and management.** Chapman and Hall, New York and London. 507 p.

Flores-Hernández, N., A. Valiente-Banuet, P. Dávila y J.L. Villaseñor. 1999. La vegetación esclerófila perennifolia del Valle de Tehuacán, Puebla y sus similitudes con la vegetación esclerófila de climas mediterráneos. **Bol. Soc. Bot. México 64:** 41-55.

Flores-Martínez, A., E. Ezcurra y S. Sánchez-Colón. 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. **J. Ecol. 82:** 325-330.

Flores-Martínez, A., E. Ezcurra y S. Sánchez-Colón. 1998. Water availability and the competitive effect of a columnar cactus on its nurse plant. **Acta Oecologica 19(1):** 1-8.

Fowler, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarids regions. **Ann. Rev. Ecol. Syst. 17:**89-110.

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

García, D.J., S.L. y A.H. Suzán. 1998. **Evaluación de *Mammillaria mathildae*, cactácea microendémica en Querétaro.** Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México.

García, O. y A. Valiente-Banuet. 1999. **Dispersión de semilla de la cactácea columnar *Stenocereus pruinosus* (Otto) F. Buxb. En el Valle de Tehuacán-Puebla, México.** En: II Congreso Mexicano, I Congreso Latinoamericano y del Caribe de Cactáceas y Otras Plantas Suculentas. Oaxaca, México. Programa y Resúmenes (Pág. 90).

Gaston, J.K. 1994. **Rarity**. Chapman & Hall, Londres. pp 205.

Gibson, A.C. y P.S. Nobel. 1986. **The Cactus Primer.** Harvard University Press. U.S.A. 286 pp.

Gibson, A., M.A. Armella, W. Etges, C. Ramos y E. Sandoval. 1999. **Depredación de semillas de *Backebergia militaris* y las implicaciones en su conservación.** En: II Congreso Mexicano, I Congreso Latinoamericano y del Caribe de Cactáceas y Otras Plantas Suculentas. Oaxaca, México. Programa y Resúmenes (Pág. 94).

Godínez-Alvarez, H. 1998. Los desiertos mexicanos, sus características e importancia. **Ciencia y Desarrollo 143:** 17-22.

Godínez-Alvarez, H.O. 2000. **Dispersión biótica de semillas de *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg en el Valle de Tehuacán, Puebla.** Tesis Doctorado. UACPyP Instituto de Ecología, UNAM.

Godínez-Alvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1998. **Efectividad de la dispersión de semillas de *Neobuxbaumia tetetzo* por distintas especies de vertebrados en el Valle de Tehuacán, Puebla.** Taller Internacional sobre la Evolución, Ecología y Conservación de Cactáceas Columnares y sus Mutualistas. Programa y resúmenes (Pág. 23).

Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. **Can. J. Bot. 77:** 203-208.

Godínez-Alvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 2000. Fruit-feeding behavior of the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. **Biotropica 32(3):** 552-556.

Halffter, G. 1995. Reservas de la Biosfera y conservación de la biodiversidad en el siglo XXI. **Ciencias 39:** 9-13.

Harper, J. 1977. **Population biology of plants**. Academic Press. London, Great Britain. 892pp.

Harper, J. 1981. The meanings of rarity. En: **The Biological Aspects of Rare Plant Conservation**. Eds. Hugh Synge. Jonh Wiley & Sons Ltd. 189-203 pp.

Hassell, M.P. 1976. **The dynamics of competition and predation.** Camelot Press Ltd. Southampton, England. 68 pp.

Hernández-Cárdenas, G. y J. A. Zavala-Hurtado. 1998. **Sistema de Información Geográfica del área propuesta como Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.** Instituto Nacional de Ecología (SEMARNAP) – Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. México.

Hernández, M.E., F. Catalán, J.M. García, E. González, L. Macías y B. Miranda. 1998. **Estudios climáticos en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán.** Informe final. UNAM-UAM-CAPUFE-INE. México.

Hernández, H.M. y R.T. Bárcenas. 1995. Endangered cacti in the Chihuahuan desert: I. Distribution patterns. **Conserv. Biol. 9(5):** 1176-1188.

Hernández, H.M. y H. Godínez-Alvarez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. **Acta Bot. Mex. 26:**33-52.

Honorato P.,R. 2000. **Manual de Edafología**. Alfaomega. México. 267 pp.

Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. **Ann. Rev. Ecol. Syst. 13**:201-228.

Huerta-Martínez, F.M., E. García-Moya, J.L. Flores-Flores y E. Pimienta-Barrios. 1999. Ordenación de las poblaciones silvestres de pitayo y cardón en la Cuenca de Sayula, Jalisco. **Bol. Soc. Bot. México 64:** 11-24.

Hunt, D. 1992. **CITES. Cactaceae check list**. Royal Botanical Gardens. Kew, U.K. 190pp.

INEGI. 1981a. **Carta Topográfica. Esc. 1:250 000. Oaxaca, E 14-9.** Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). México.

INEGI. 1981b. **Carta Topográfica. Esc. 1:250 000. Orizaba, E 14-6.** Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). México.

INEGI. 1984a. **Carta Edafológica. Esc. 1:250 000. Oaxaca, E 14-9.** Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). México.

INEGI. 1984b. **Carta Edafológica. Esc. 1:250 000. Orizaba, E 14-6.** Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). México.

Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **Am. Nat. 104:** 501-528.

Jaramillo, V. 1982. **Ordenación y clasificación de vegetación en la Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán.** Tesis de Licenciatura, Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.

Jaramillo, V. y M.F. González. 1983. Análisis de la vegetación arbórea de la Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán. **Bol. Soc. Bot. México 45:** 49-64.

Jongman, R.H.G., C.J.F. Ter Braak y O.F.R. Van Tongeren. 1995. **Data analysis in community and landscape ecology.** Cambridge University Press. United Kingdom. 299 pp.

Jonhson, D. E. 2000. **Métodos Multivariados Aplicados al Análisis de Datos**. International Thomson Editores. México. 566 pp.

Jordan, W.P. y P. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. **Ecology 62:** 901-906.

Kershaw, K.H. 1973. **Quantitative and dynamic plant ecology.** 2a edition. Edward Arnold Ltd. London, U.K.

Kovach, W.L. 1999. **MVSP A MultiVariate Statistical Package for Windows, ver. 3.1 (Manual de usuarios).** Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, U.K. 133 pp.

Krebs, J.C. 1994. **Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance.** Addison-Wesley Educational Publishers. Inc. U.S.A. 573 pp.

Krohne, D.T. 1998. **General ecology.** Wadsworth, U.S.A. 722 pp.

Kruckerberg, A.R. y D. Rabinowitz. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst. 16**:447-479.

Kunin, W.E. y K.J. Gaston. 1997. **The biology of rarity. Causes and consequences of rare-common differences.** Chapman & Hall. Great Britain. 280 pp.

Leirana-Alcocer, J. y V. Parra-Tabla. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. **J. Arid. Env. 41:** 421-428.

León de la Luz, J.L. y A. Valiente-Banuet. 1994. Las cactáceas: un recurso natural diverso y predominantemente mexicano. **Ciencia y desarrollo 20 (117):** 58-65.

López, R. y P. Sánchez. 1989. Germinación de dos variedades de pitaya *Stenocereus griseus* (Haworth) Buxbaum. **Cact. Suc. Mex. XXXIV:** 35-40.

López, G.A. 1997. **Distribución y abundancia de la vara blanca (*Croton* spp.) en el estado de Sinaloa.** Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.

López-Ritas, J. y J. López-Melida. 1990. **El diagnóstico de suelos y plantas.** Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España. 363 pp.

Martorell, C. 1995. **Consecuencias ecológicas y alternativas del uso de la leña en la comunidad de Los Reyes Metzontla, Pue.** Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

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

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

McAuliffe, J.R. 1991. Demographic shifts and plant succession along a late Holocen soil chronosecuence in the Sonoran Desert of Baja California. **J. Arid Env. 20:** 165-178.

McAuliffe, J.R. 1994. Landscape evolution, soil formation and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. **Ecological Monographs 64(2):** 111-148.

McCoy, E.D. y H.R. Mushinsky. 1992. Rarity of organisms in the sand pine scrub habitat of Florida. **Conserv. Biol. 6:**537-548.

Mc Donough, W. 1964. Germination responses of *Carnegiea gigantea* and *Lemairocereus thurberi.* **Ecology 54(1):** 155-159.

Mc Garigal, K.,S. Cushman y S. Stafford. 2000. **Multivariate Statistics for Wildlife end Ecology Research**. Springer-Verlag, U.S.A. 283 pp.

Meyrán, J. 1980. **Guía Botánica de Cactáceas y otras Suculentas del Valle de Tehuacán**. Sociedad Mexicana de Cactología A.C. México. 50 pp.

Muñoz, D.J. 1999. **Estudio cartográfico y morfológico de los suelos de la porción Sur del Valle del Mezquital.** Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.

Nobel, P.S. 1988. Productivity of desert succulents, En: **Arid Lands. Today and Tomorrow.** Whitehead, E.E., Hutchinson, C.F., Timmerman, B.N. y Varady, R.G. (eds). Westview/Belhaven Press. pp:137-148.

Nobel, P.S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths-consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. **Am. J. Bot. 76(10):** 1486-1492.

Norma Oficial Mexicana. 1994. (NOM-059-ECOL-1994). Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subspecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amezanadas, raras y sujetas a protección especial.

Norma Oficial Mexicana. 2001. (NOM-059-ECOL-2001). Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subspecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amezanadas y sujetas a protección especial.

Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. **Ann. Rev. Ecol. Syst. 4:**25-51.

Ochoa, V. 2001. **Geomorfología, clima y vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán Pue.-Oax. México.** Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

Ortega, P.F. 2001. **Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla.*** Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, UNAM. 82 pp.

Osorio, B.O., A. Valiente-Banuet, P. Dávila y R. Medina. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. **Bol. Soc. Bot. México 59:** 35-58.

Parker, K.C. 1987. Site-related demographic patterns of organ pipe cactus populations in southern Arizona. **Bull. Bot. Club. 114(2):** 149-155.

Parker, K.C. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schotti* in Southern Arizona. **Bot. Gaz. 149(3):** 335-346.

Parker, K.C. 1991. Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. **Journal of Biogeography 18(2):** 151-163.

Parker, K.C. 1995. Effects of complex geomorphic history on soil and vegetation patterns on arid alluvial fans. **J. Arid Env. 30:** 19-39.

Pérez, M. G. 2000. **Dispersión de semillas biótica de *Myrtillocactus geometrizans* en el valle de Tehuacan, Puebla.** Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.

Primack, R.B. 1993. **Essentials of conservation biology.** Sinauer Associates. Inc. Massachusetts, U.S.A.

Prober, S.M. y M.P. Austin. 1990. Habitat peculiarity as a cause of rarity in *Eucalyptus paliformis.* **Austr. J. Ecol. 16:**189-205.

Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. En: Synge, H. (ed.). **The Biological Aspects of Rare Plant Conservation**. John Wiley & Sons Ltd. 205-217 pp.

Rabinowitz, D; S. Cairns y T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: **Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity** pp. 182-204.

Ramírez, C.A. 2003. **Estudio comparativo de la germinación de tres especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza.** Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 71pp.

Reyes-Olivas, A., E. García-Moya y L. López-Mata. 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, México. **J. Arid Env. 52:** 431-445.

Rodríguez, C.E. y E. Ezcurra. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. **Cact. Suc. Mex. XLV (1):**4-14.

Rojas-Aréchiga, M., A. Orozco-Segovia y C. Vázquez-Yanes. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. **J. Arid. Environ. 36:** 207-214.

Rojas-Aréchiga, M., A. Casas y C. Vázquez-Yanes. 2001. Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. **J. Arid Env. 49:** 279-287.

Rojas-Martínez, A.E. y A. Valiente-Banuet. 1996. Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. **Acta Zool. Mex. (n.s.) 67:**1-23.

Root, K.V. 1998. Evaluating the effects of habitat quality, connectivity, and catastrophes on a threatened species. **Ecol. Appl. 8(3):**854-865.

Ruedas, M., M.T. Valverde y S. Castillo. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. **Bol. Soc. Bot. México 66:** 25-35.

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

Sánchez-Mejorada, H. 1982. Mexico's problems and programmes monitoring trade uncommon and endangered Cacti. **Cact. Succ. J. Gr. Brit. 44:** 36-38.

SEMARNAP. 1998. **Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la región denominada Tehuacán-Cuicatlán, ubicada en los estados de Oaxaca y Puebla.** *Diario Oficial de la Federación.* Viernes 18 de septiembre de 1998. México.

Smith, C.E. 1965. Flora Tehuacan Valley. **Fieldiana, Bot. 31(4):** 101-143.

Sokal, R.R. y J.F Rohlf. 1979. **Bioestadística: principios y procedimientos.** Ed. Blume. México.

Soriano, P. Y A. Ruiz. 1998. **El papel de los murciélagos y las aves en la reproducción de las cactáceas columnares en la región norte de los Andes**. Taller Internacional sobre la Evolución, Ecología y Conservación de Cactáceas Columnares y sus Mutualistas. Programa y resúmenes (Pág. 15).

Soulé, M.E. 1986. Patterns of diversity and rarity: their implications for conservation. En: Soulé, M. E. (ed.), **Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity.** Sinauer Associates, Sunderland, USA. 111-124 pp.

Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the Saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. **Ecology 50(5):** 825-834.

Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe. 1977. **Ecology of the Saguaro: II. Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant.** National Park Service Scientific

Monograph Series 8, 17. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., U.S.A. 242pp.

Suzán, H., G. Nabhan y D. Patten. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming Cereus, *Peniocereus striatus* (Brandegee) F. Buxbaum. **Conserv. Biol. 8(2):**461-470.

Tan, K.H. 1994. **Environmental soil science.** Marcel Dekker, Nueva York.

Toledo, V.M. y M.J. Ordóñez. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Compiladores). **Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución.** Instituto de Biología, UNAM. México. pp. 739-757.

Torres, R.A., J. Enríquez, H. Pedraza y E. Alvarez. 1998. **Hábitos de los murciélagos polinívoros del El Marqués, Querétaro, México.** Taller Internacional sobre la Evolución, Ecología y Conservación de Cactáceas Columnares y sus Mutualistas. Programa y resúmenes (Pág. 29).

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

UAMI-INE. 1998. **Mapa de uso de suelo y vegetación de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Esc. 1:250 000.** Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa (UAMI) - Instituto Nacional de Ecología (SEMARNAP). México.

Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. **J. Ecol. 79:** 961-971.

Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard y E. Vázquez. 1991a. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. **J. Veget. Sci. 2:** 15-20.

Valiente-Banuet, A., F. Vite y J.A. Zavala-Hurtado. 1991b. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. **J. Veget. Sci. 2:**11-14.

Valiente-Banuet, A., P. Dávila, R.J. Ortega, M.C, Arizmendi, J.L. Loón, A. Breceda, J. Cancino. 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 No. Especial 3:**101-113.

Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. **J. Trop. Ecol. 12:** 103-119.

Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M.C. Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcaleaensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central México. **Am. J. Bot. 84(4):** 452-455.

Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M.C. Arizmendi, J.L. Villaseñor y J. Ortega. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. **Bol. Soc. Bot. México 67:** 24-74.

Van der Pijl, L. 1982. **Principles of dispersal in higher plants.** 3rd Ed. Berlin, Heidelberg. New York. Springer.

Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. **Ciencias 35:** 191-201.

Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacan-Cuicatlán. **Bol. Soc. Bot. México 50:** 135-149.

Vilchis, B.E. 2000. **Estudio poblacional por edades de *Neobuxbaumia macrocephala* (Cactaceae) en Zapotitlán Salinas, Puebla.** Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 63 pp.

Yeaton, R.I. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan Desert. **J. Ecol. 66:** 587-595.

Zavala-Hurtado, J.A. 1982. Estudios ecológicos en el Valle de Zapotitlán, Puebla, I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia de las especies. ***Biotica* 7: 99-120.**

Zavala-Hurtado, J.A. 1986. **Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación.** Cuadernos de divulgación INIREB No. 26. Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz, Méx. 58 pp.

Zavala-Hurtado, J.A. y G. Hernández-Cárdenas. 1998. **Estudio de caracterización y diagnóstico del área propuesta como Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.** Instituto Nacional de Ecología (SEMARNAP) - Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa (UAMI). México.

Apéndice I. Localidad y coordenadas geográficas para cada sitio de muestreo.

Sitio	Localidad	Latitud N	Longitud W	Altitud (msnm)	Pendiente (°)	Exp.ladera	Especie *Neobuxbaumia*
1	Jardín Botánico	18° 19' 05.0"	97° 27' 15.0"	1500	21	S	*N. tetetzo*
2	Acatepec	18° 14' 29.1"	97° 34' 02.2"	1935	13	E	*N. mezcalaensis*
3	El Volcancillo	18° 15' 04.2"	97° 32' 49.0"	1855	18	W	*N. macrocephala*
4	Acatepec	18° 14' 34.3"	97° 33' 56.0"	1886	16	E	*N. mezcalaensis y N. macrocephala*
5	Camino a Santa Ana Teloxtoc	18° 18' 43.8"	97° 33' 17.0"	1644	13	N	*N. tetetzo*
6	Camino a Los Reyes Metzontla	18° 18' 24.6"	97° 30' 08.3"	1518	7	N	*N. tetetzo*
7	Delante de San Marcos	17° 42' 33.7"	97° 52' 09.7"	1631	12	E	*N. mezcalaensis*
8	San Sebastián Frontera y Chazumba	18° 12' 04.5"	97° 40' 23.4"	1855	15	S	*N. mezcalaensis*
9	Hacia Los Reyes Metzontla	18° 18' 16.8"	97° 30' 02.7"	1575	9	N	*N. tetetzo*
10	Adelante San Pedro Totolapan	16° 40' 05.4"	96° 15' 19.9"	1008	22	W	*N. tetetzo*
11	Cuicatlán	17° 49' 05.5 "	97° 00' 00.3"	595	14	E	*N. tetetzo*
12	Entre Coxcatlán y Teotitlán	18° 09' 21.0"	97° 05' 30.1"	927	35	W	*N. tetetzo*
13	Acatepec	18° 14' 11.4"	97° 34' 29.3"	1987	9	E	*N. macrocephala*
14	Hacia San Juan Raya	18° 19' 14.8"	97° 33' 28.3"	1621	12	E	*N. tetetzo*
15	El Murciélago (Sta. Ana Teloxtoc)	18° 22' 45.6"	97° 34' 33.3"	1898	5	W	*N. mezcalaensis*
16	Delante de El Murciélago	18° 22' 17.1"	97° 34' 32.4"	1866	10	W	*N. mezcalaensis*
17	Delante de Huapanapan	18° 06' 59.8"	97° 41' 04.5"	1869	5	W	*N. mezcalaensis*
18	Cerca de Santiago Chazumba	18° 11' 50.7"	97° 39' 47.1"	2003	3	E	*N. mezcalaensis*
19	Santiago Chazumba	18° 11' 56.2"	97° 39' 53.5"	1995	4	E	*N. mezcalaensis*
20	Cerro Prieto	18° 12' 25.8"	97° 39' 16.4"	1993	7	E	*Ninguna*
21	El Volcancillo	18° 15' 03.9"	97° 33' 01.8"	1722	3	W	*Ninguna*
22	El Volcancillo	18° 15' 01.5"	97° 32' 55.6"	1742	7	W	*N. macrocephala*
23	Guerrero	17° 39' 48.6"	99° 29' 31.7"	1098	19	S	*N. mezcalaensis*
24	Morelos	18° 40' 31"	99° 04' 19.5"	998	25	W	*N. mezcalaensis*
25	Hacia Los Reyes Metzontla	18° 16' 08.6"	97° 30' 06.7"	1657	15	N	*N. tetetzo*
26	Antes de Los Reyes Metzontla	18° 15' 14.7"	97° 29' 43.1"	1958	39	E	*N. macrocephala y N. tetetzo*
27	San Juan Atzingo	18° 17' 54.7"	97° 23' 32.6"	1512	25	N	*N. tetetzo*
28	Antes de San Juan Atzingo	18° 18' 55.1"	97° 22' 48.4"	1328	14	N	*N. tetetzo*
29	Puente Calapa	18° 09' 34.7"	97° 15' 59.3"	1006	10	E	*N. tetetzo*
30	Adelante San Francisco Xochiltepec	18° 14' 08.5"	97° 26' 01.1"	2050	32	N	*Ninguna*
31	Entre Atolotitlán y Caltepec	18° 10' 46.3"	97° 27' 19.4"	2223	20	E	*Ninguna*
32	Coatepec	18° 09' 52.7"	97° 23' 42.4"	1857	26	W	*Ninguna*
33	Col. San Martín	18° 16' 55.0"	97° 32' 18.1"	1685	17	S	*N. mezcalaensis y N. macrocephala*
34	Brecha entre Sta. Ana y carretera	18° 19' 27.2"	97° 30' 39.2"	1569	3	S	*N. tetetzo*
35	San Sebastian Frontera	18° 15' 32.7"	97° 39' 15.1"	1820	8	W	*N. mezcalaensis*
36	Entre Sn Sebstian F. Y carretera	18° 14' 03.2"	97° 38' 54.3"	1884	13	W	*Ninguna*
37	Entre Sn Antonio Texcala y Tehuacán	18° 24' 30.2"	97° 26' 05.7"	1822	17	E	*Ninguna*
38	Entre el Volcancillo y Acatepec	18° 14' 21.2 "	97° 32' 49.8"	1831	9	N	*N. macrocephala*
39	Entre Zinacatepec y Calipan	18° 16' 59.6"	97° 11' 56.0"	1031	13	W	*N. tetetzo*
40	San Rafael Coxcatlán	18° 12' 20.1"	97° 08' 04.0"	864	19	W	*N. tetetzo*

Continúa...

Sitio	Localidad	Latitud N	Longitud W	Altitud (msnm)	Pendiente (°)	Exp.ladera	Especie *Neobuxbaumia*
41	Santa Lucía	18° 08' 07.8"	97° 20' 15.3"	1350	24	N	*N. tetetzo*
42	San Gabriel Chilac	18° 20' 42.2"	97° 21' 56.9"	1346	8	S	*N. tetetzo*
43	San Juan Raya	18° 20' 02.5"	97° 38' 04.1"	1896	16	E	*N. macrocephala*
44	Santiago Quitepec	17° 52' 47.7"	96° 58' 44.5"	634	40	W	*N. tetetzo*
45	Tecomavaca	17° 55' 32.4"	97° 00' 47.1"	635	19	E	*N. tetetzo*
46	Yosocuta	17° 45' 03.6"	97° 48' 24.7"	1620	7	E	*N. mezcalaensis*
47	Entre Yosocuta y Huajuapan	17° 45' 35.0"	97° 48' 26.0"	1596	17	S	*N. mezcalaensis*
48	Entre el Volcancillo y Acatepec	18° 14' 16.0"	97° 33' 18.3"	1878	12	N	*N. mezcalaensis y N. macrocephala*
49	Delante San Juan Raya	18° 19' 04.0"	97° 37' 53.2"	1780	5	E	*N. mezcalaensis y N. macrocephala*
50	San Juan Raya	18° 19' 05.4"	97° 37' 05.4"	1750	3	S	*N. mezcalaensis y N. macrocephala*
51	Río San Juan Raya	18° 19' 18.6"	97° 33' 52.6"	1640	9	N	*N. macrocephala, N. mezcalaensis y N. tetetzo*
52	El Volcancillo (atrás)	18° 15' 10.9"	97° 32' 37.3"	1760	26	N	*N. macrocephala*
53	Entre Cuicatlán y Quiotepec	17° 51' 55.6"	97° 00' 18.0"	605	36	W	*N. tetetzo*
54	Delante de Tecomavaca	18° 00' 45.8"	97° 03' 11.3"	755	27	W	*N. tetetzo*
55	San Juan Los Cues	18° 03' 19.6"	97° 04' 12.9"	895	16	S	*Ninguna*
56	San Juan Los Cues	18° 03' 56.9"	97° 04' 02.5"	920	30	W	*Ninguna*
57	Carretera (El Carmen)	18° 36' 30.9"	97° 28' 35.3"	2036	3	S	*Ninguna*
58	San Juan Ixtlatepec	17° 32' 18.2"	97° 03' 26.5"	2305	4	W	*Ninguna*
59	Santiago Apoala	17° 38' 29.5"	97° 07' 37.7"	2130	22	N	*Ninguna*
60	Adelante Río Blanco	17° 45' 56.6"	97° 16' 12.6"	2205	14	W	*Ninguna*
61	Sta. María Ixcatlán	17° 50' 52.8"	97° 12' 28.0"	1953	17	E	*Ninguna*
62	San Francisco Esperilla	18° 42' 02.1"	97° 31' 40.0"	2628	26	N	*Ninguna*
63	Antes de San Martín Esperilla	18° 44' 38.0"	97° 31' 55.1"	2417	3	S	*Ninguna*
64	Valerio Trujano	17° 47' 13,4"	96° 58' 59.3"	613	22	E	*Ninguna*
65	Valerio Trujano	17° 48' 11.1"	96° 59' 23.7"	610	15	E	*N. tetetzo*
66	Hacia Ixcatlán	17° 48' 55.0"	97° 00' 44.8"	788	30	E	*N. tetetzo*
67	Cuicatlán	17° 49' 41.5"	97° 00' 16.0"	688	38	E	*N. tetetzo*
68	"La Virgen" (Coxcatlán)	18° 14' 10.5"	97° 09' 19.0"	1044	30	W	*N. tetetzo*
69	Delante de Santiago Quiotepec	17° 54' 07.2"	96° 57' 47.4"	766	6	W	*Ninguna*
70	Santiago Quiotepec	17° 54' 04.2"	96° 58' 07.1"	721	15	W	*N. tetetzo*
71	Hacia Sta. Ma. Ixtaltepec	17° 55' 46.7"	97° 01' 12.1"	590	20	E	*Ninguna*
72	Hacia Concepción Papalo	17° 49' 31.0"	96° 56' 23.0"	1103	26	S	*Ninguna*
73	Hacia Santos Reyes Papalo	17° 47' 26.9"	96° 56' 32.4"	1032	37	W	*Ninguna*
74	"La Virgen" Cuicatlán	17° 52' 09.7"	97° 01' 12.1"	664	11	E	*N. tetetzo*
75	Acatepec	18° 14' 17.6"	97° 34' 34.6"	2042	15	S	*N. macrocephala*
76	San Esteban Necoxcalco	18° 27' 02.6"	97° 17' 52.4"	1530	34	W	*N. macrocephala*
77	Hacia Sta. Ma. Texcatitlán	17° 43' 40.6"	96° 59' 24.5"	1124	19	E	*N. tetetzo*
78	Tomellín	17° 44' 48.4"	96° 58' 51.0"	742	13	N	*N. tetetzo*
79	Santiago Dominguillo	17° 38' 34.2"	96° 54' 45.9"	786	37	W	*N. tetetzo*
80	Pte. Calapa	18° 09' 15.8"	97° 18' 19.2"	1157	16	N	*N. tetetzo*

Apéndice II. a) Resultados de los análisis químicos para las muestras de los primeros 22 sitios de muestreo.

No. de muestra	Localidad	pH 01:02 H2O	CE 01:05 H2O mmhos/cm	M.O. (%)	Nkjeldahl (%)	P Olsen ppm	K	Ca	Mg	Na	CIC	Textura Boyoucos arena	limo (%)	arcilla	Clasificación Textural
							NH4OAc 1 N pH 7 meq/100g (cmoles+Kg-1)								
1A	Jardín Botánico	7.8	0.14	16.0	0.29	17	1.28	36.61	2.77	0.43	15.4	22	30	47	Arcilla
1B	Jardín Botánico	7.9	0.13	14.7	0.28	9	1.14	37.97	2.72	0.46	25.7	24	30	45	Arcilla
1C	Jardín Botánico	8.1	0.13	16.0	0.22	8	0.84	40.19	4.12	0.95	11.9	18	34	48	Arcilla
1D	Jardín Botánico	8.1	0.12	15.7	0.19	8	0.63	32.15	2.49	0.24	7.7	15	36	49	Arcilla
2A	Acatepec	8.1	0.12	7.4	0.32	7	0.66	36.65	2.89	0.62	15.4	14	38	47	Arcilla
2B	Acatepec	8.0	0.12	6.9	0.31	3	0.80	38.49	1.63	0.25	19.3	28	24	47	Arcilla
2C	Acatepec	8.0	0.11	4.6	0.25	3	0.30	31.94	0.99	0.76	11.1	16	31	53	Arcilla
2D	Acatepec	8.2	0.10	3.8	0.28	3	0.71	36.85	0.99	0.42	14.1	18	31	51	Arcilla
3A	El Volcancillo	8.0	0.12	6.2	0.30	6	0.63	46.80	2.24	0.31	23.0	14	33	53	Arcilla
3B	El Volcancillo	8.0	0.12	5.9	0.29	7	0.65	48.18	2.64	0.33	25.3	14	25	61	Arcilla
3C	El Volcancillo	8.1	0.12	4.5	0.27	5	0.60	46.76	2.65	0.67	23.0	8	26	65	Arcilla
3D	El Volcancillo	8.2	0.12	4.7	0.29	8	0.91	38.60	2.96	0.64	20.2	16	28	56	Arcilla
4A	Acatepec	8.1	0.13	2.9	0.17	1	0.86	43.43	2.08	0.65	24.1	22	24	54	Arcilla
4B	Acatepec	8.0	0.12	3.5	0.18	1	0.79	37.94	1.86	0.42	29.7	15	20	65	Arcilla
4C	Acatepec	7.9	0.13	9.7	0.21	1	0.88	49.68	2.14	0.42	31.7	16	30	54	Arcilla
4D	Acatepec	8.0	0.14	6.8	0.24	2	0.87	51.45	1.75	0.45	30.0	18	26	56	Arcilla
5A	Camino a Sta. Ana	8.0	0.14	3.6	0.24	5	0.70	50.35	1.53	0.37	14.3	27	30	43	Arcilla
5B	Camino a Sta. Ana	7.9	0.16	11.7	0.22	8	0.90	41.20	1.34	0.40	17.9	15	32	53	Arcilla
5C	Camino a Sta. Ana	7.8	0.16	3.7	0.22	5	0.70	38.88	1.60	0.69	15.2	11	34	55	Arcilla
5D	Camino a Sta. Ana	7.8	0.14	3.6	0.21	6	0.65	43.40	1.47	0.78	16.1	13	38	49	Arcilla
6A	Camino Los Reyes M.	7.8	0.13	6.2	0.29	8	1.04	40.73	1.72	1.46	21.0	22	35	43	Arcilla
6B	Camino Los Reyes M.	7.8	0.13	4.4	0.25	4	0.99	53.77	1.39	1.27	18.3	29	30	41	Arcilla
6C	Camino Los Reyes M.	7.8	0.15	1.5	0.19	5	0.78	38.06	1.65	2.17	14.8	29	38	33	Fco.arcilloso
6D	Camino Los Reyes M.	8.0	0.13	1.7	0.21	5	0.84	41.69	1.25	1.42	15.2	33	34	33	Fco.arcilloso
7A	San Marcos (H. L.)	7.7	0.16	12.9	0.28	4	0.77	52.98	4.14	1.11	27.3	32	32	35	Fco.arcilloso
7B	San Marcos (H. L.)	7.8	0.14	12.1	0.29	2	0.83	58.06	4.61	1.27	24.8	38	26	36	Fco.arcilloso
7C	San Marcos (H. L.)	7.8	0.13	7.2	0.27	1	0.62	43.56	3.08	1.36	17.1	40	28	32	Fco.arcilloso
7D	San Marcos (H. L.)	7.9	0.16	10.2	0.30	3	0.97	49.83	4.05	2.62	20.1	36	28	36	Fco.arcilloso
8A	San Sebastián F.	7.7	0.16	13.1	0.87	14	1.05	75.66	2.91	0.37	27.1	16	46	38	Fco.arcilloso
8B	San Sebastián F.	7.6	0.18	19.2	0.95	17	0.99	83.15	4.36	0.58	39.6	32	32	36	Fco.arcilloso
8C	San Sebastián F.	7.6	0.17	25.2	1.07	18	1.27	85.86	4.54	0.69	50.1	30	34	36	Fco.arcilloso
8D	San Sebastián F.	7.7	0.16	17.7	0.93	16	1.12	81.08	5.27	0.68	38.3	32	32	36	Fco.arcilloso
9A	Camino Los Reyes M.	7.9	0.90	4.4	0.23	5	0.88	58.57	1.24	7.62	11.1	18	40	42	Arcilla
9B	Camino Los Reyes M.	8.1	0.91	4.5	0.14	8	0.52	46.60	0.96	13.42	16.4	8	48	44	Arcilla limoso
9C	Camino Los Reyes M.	7.9	0.72	4.1	0.21	7	0.91	56.84	1.33	11.74	14.8	18	40	42	Arcilla
9D	Camino Los Reyes M.	8.0	1.28	5.2	0.28	4	0.89	54.25	1.45	16.83	16.3	24	34	42	Arcilla
10A	San Pedro Totolopan	8.1	0.14	4.5	0.19	6	0.77	42.66	2.62	0.66	19.9	40	26	34	Franco
10B	San Pedro Totolopan	7.8	0.16	5.5	0.26	4	0.71	52.71	1.95	0.61	16.8	34	32	34	Fco. Arcilloso
10C	San Pedro Totolopan	7.9	0.16	5.8	0.29	4	0.97	40.69	3.35	0.77	28.5	22	36	42	Fco. Arcilloso
10D	San Pedro Totolopan	8.1	0.18	6.1	0.40	7	0.95	54.32	3.09	0.98	20.4	30	33	37	Fco. Arcilloso
11A	Cuicatlán	7.8	0.14	5.1	0.28	10	1.25	55.48	4.68	0.88	21.3	28	30	42	Arcilla
11B	Cuicatlán	8.0	0.13	4.5	0.23	7	1.14	58.32	5.12	0.75	19.1	34	28	38	Fco. Arcilloso
11C	Cuicatlán	8.0	0.13	2.9	0.16	9	1.08	48.78	3.46	0.81	13.6	32	32	36	Fco. Arcilloso
11D	Cuicatlán	8.0	0.18	6.1	0.31	7	1.59	69.39	6.17	0.71	18.0	28	28	44	Fco. Arcilloso

Continúa...

No. de muestra	Localidad	pH 01:02 H2O	CE 01:05 H2O mmhos/cm	M.O. (%)	Nkjeldahl (%)	P Olsen ppm	K	Ca	Mg	Na	CIC	Textura Boyoucos arena	limo (%)	arcilla	Clasificación Textural
									NH_4OAc 1 N pH 7 meq/100g (cmoles+Kg^{-1})						
12A	Coxcatlán y Teotitlán	7.8	1.44	2.0	0.10	5	0.9	41.42	3.92	0.8	15.5	12	78	10	Fco. Limoso
12B	Coxcatlán y Teotitlán	8.0	0.13	5.8	0.25	9	1.22	49.06	4.49	0.82	17.9	16	46	38	Fco. Arcillo lim
12C	Coxcatlán y Teotitlán	7.9	0.18	4.3	0.27	8	1.15	51.89	4.33	0.76	16.5	14	47	39	Fco. Arcillo lim
12D	Coxcatlán y Teotitlán	7.8	0.13	5.0	0.25	6	0.63	45.25	2.46	0.72	13.2	15	44	41	Fco. Arcillo lim
13A	Acatepec	8.1	0.13	5.1	0.29	4	0.35	55.38	0.98	2.4	26.9	30	32	38	Fco. arcilloso
13B	Acatepec	8.1	0.12	5.1	0.34	3	0.26	56.83	0.7	0.09	23.7	18	34	48	Arcilla
13C	Acatepec	8.3	0.10	5.1	0.22	2	0.18	47.28	0.34	0.08	15.8	15	34	51	Arcilla
13D	Acatepec	8.2	0.13	5.5	0.28	4	0.38	45.46	0.32	0.25	22.0	20	36	44	Arcilla
14A	Camino San Juan R.	8.3	0.12	3.5	0.20	3	0.63	31.25	0.24	0.05	12.0	12	38	50	Fco. arcilloso
14B	Camino San Juan R.	8.3	0.12	3.9	0.20	7	0.6	34.49	0.26	0.07	17.3	12	42	46	Fco. arcilloso
14C	Camino San Juan R.	8.4	0.12	2.8	0.15	1	0.37	39.06	0.56	0.11	13.8	14	32	54	Fco. arcilloso
14D	Camino San Juan R.	8.4	0.12	2.7	0.14	3	0.86	49.78	0.23	0.05	21.6	16	40	44	Fco. arcilloso
15A	El Murciélago	8.3	0.13	26.8	1.15	14	0.67	68.49	9.49	0.09	29.9	34	24	42	Arcilla
15B	El Murciélago	8.2	0.15	21.5	1.06	17	0.97	71.53	8.63	0.23	31.3	36	28	36	Fco. arcilloso
15C	El Murciélago	8.3	0.12	22.2	0.96	12	0.43	51.75	12.59	0.11	22.9	30	26	44	Arcilla
15D	El Murciélago	8.3	0.10	17.6	0.90	9	0.42	67.57	11.52	0.06	29.5	34	22	44	Fco. Arcillo are
16A	Delante El Murciélago	8.5	0.17	10.7	0.48	12	0.75	64.05	4.47	0.09	37.2	38	22	40	Arcilla
16B	Delante El Murciélago	8.7	0.10	10.9	0.62	29	0.52	56.35	4.32	0.16	32.1	36	22	42	Arcilla
16C	Delante El Murciélago	8.6	0.12	7.1	0.32	16	0.37	47.06	2.86	0.13	21.1	16	32	52	Arcilla
16D	Delante El Murciélago	8.7	0.10	7.0	0.32	15	0.41	42.28	4.28	0.18	22.9	36	26	38	Fco. arcilloso
17A	Huapanapan	8.5	0.10	4.7	0.30	5	0.15	37.21	1.69	0.05	22.4	42	26	32	Fco. Arcillo are
17B	Huapanapan	8.6	0.08	3.2	0.13	5	0.3	36.47	1.19	0.06	20.7	56	18	26	Fco. Arcillo are
17C	Huapanapan	8.4	0.08	3.7	0.20	5	0.25	32.29	1.28	0.04	19.8	48	24	28	Fco. Arcillo are
17D	Huapanapan	8.5	0.08	6.0	0.29	5	0.37	45.3	1.57	0.06	20.2	50	16	34	Fco. Arcillo are
18A	Santiago Chazumba	8.4	0.08	7.7	0.48	2	0.09	65.57	0.63	0.1	32.8	28	22	50	Arcilla
18B	Santiago Chazumba	8.5	0.10	7.6	0.38	2	0.23	52.67	0.65	0.05	27.1	34	18	48	Arcilla
18C	Santiago Chazumba	8.5	0.08	6.3	0.25	2	0.15	54.35	1.31	0.06	31.9	28	26	46	Arcilla
18D	Santiago Chazumba	8.5	0.08	7.3	0.25	2	0.36	54.9	2.1	0.09	35.1	34	24	42	Arcilla
19A	Santiago Chazumba	8.5	0.10	14.4	0.22	3	0.84	57.95	10	0.08	39.1	38	26	36	Fco. arcilloso
19B	Santiago Chazumba	8.6	0.08	13.7	0.34	6	0.39	46.39	4.82	0.07	54.3	32	30	38	Fco. arcilloso
19C	Santiago Chazumba	8.5	0.10	15.7	0.26	7	0.23	43.77	5.3	0.03	21.4	33	32	35	Fco. arcilloso
19D	Santiago Chazumba	8.6	0.12	15.7	0.29	6	0.59	50.44	6.88	0.07	25.6	27	32	41	Arcilla
20A	S. Chazumba y Acatepe	8.5	0.12	6.7	0.38	4	0.84	72.05	4.48	0.08	23.8	17	24	59	Arcilla
20B	S. Chazumba y Acatepe	8.5	0.10	6.0	0.43	4	0.57	73.97	2.97	0.06	26.0	25	18	57	Arcilla
20C	S. Chazumba y Acatepe	8.5	0.10	5.9	0.30	3	1.35	65.02	3.21	0.06	28.5	31	18	51	Arcilla
20D	S. Chazumba y Acatepe	8.5	0.08	5.1	0.23	2	0.75	62.12	2.18	0.04	27.1	27	20	53	Arcilla
21A	El Volcancillo	8.6	0.08	4.4	0.18	5	0.2	37.94	0.8	0.08	17.8	13	51	36	Fco. Arcillo lim
21B	El Volcancillo	8.8	0.08	4.6	0.09	4	0.01	36.65	0.26	0.07	14.6	15	46	39	Fco. Arcillo lim
21C	El Volcancillo	8.8	0.07	2.3	0.12	1	0.02	36.02	0.63	0.04	7.1	20	53	27	Fco. Arcillo lim
21D	El Volcancillo	8.6	0.08	1.3	0.11	1	0.37	43.38	2.5	2.75	20.1	8	59	33	Fco. Arcillo lim
22A	Frente El Volcancillo	8.7	0.08	4.8	0.19	3	0.57	47.74	1.31	0.2	30.7	11	34	55	Arcilla
22B	Frente El Volcancillo	8.8	0.08	3.8	0.22	1	0.34	45.85	1.07	0.07	23.0	22	30	48	Arcilla
22C	Frente El Volcancillo	8.7	0.10	3.4	0.18	2	0.22	45.75	1.38	0.04	18.5	9	40	51	Arcilla
22D	Frente El Volcancillo	8.8	0.10	3.9	0.21	1	0.28	46.35	1.28	0.06	24.4	13	32	55	Arcilla

Apéndice II

b) Métodos para los análisis químicos de suelos.

pH

El ph se define como el logaritmo de la inversa de la concentración de iones de hidrógeno. La concentración de iones Hidrógeno se determina con agua en una relación 1:2.

Se pesan 5 g de suelo y se añaden 10 ml de agua agitando mecánicamente durante 15 minutos, se lee el pH con el potenciometro. La relación suelo:agua en que se efectúa la medida del pH influye en el valor numérico de éste. En general, cuanto más agua se añade a la muestra de suelo, mayor será el pH, ya que bajaremos la concentración de los iones de hidrógeno. Sin embargo, en mucho suelos esto se compensa por una disociación adicional de iones H^+. Las relaciones más comunes suelo:agua son 1:1, 1:2 y 1:5.

Conductividad eléctrica.

Esta variable es un indicador de la salinidad del suelo y se determina con agua en una relación 1:5. Se pesa una cantidad de suelo que equivalga a 140 gr de suelo desecado en estufa, se trasfiere a un frasco de 1 litro y se añaden 700 ml de agua libre de CO_2. Esta mezcla se coloca en el agitador rotatorio durante dos horas y se deja sedimentar durante media hora, para filtrar el sobrenadante a presión de 30 a 45 Kg/cm^2; se toman 250 ml del filtrado para realizar la lectura de la conductividad eléctrica en un puente salino.

Determinación del fósforo disponible por medio del método Olsen.

La extracción del P se hace con $NaHCO_3$ 0.5 M pH 8.5 y determinación colorimétrica mediante el complejo azul de molibdeno (fosfórico molibdico con ácido ascórbico).

Se pesan 2.5 gr. de suelo y se añade una punta de espátula de carbón activo y 50 ml de bicarbonato sódico 0.5 N. Se agita mecánicamente por media hora cuidando que no entren en contacto el extractante y el suelo, sino que hay que filtrar inmediatamente a Erlenmeyer de 50 ml. Agitar justo antes de verter sobre el filtro. Se toman 5 ml. del filtrado y se colocan en un matraz Erlenmeyer de 50 ml. Añadir 15 ml del reactivo molibdato-antimonio-ascórbico. Agitar para expulsar el CO_2 y leer al cabo de 15 minutos y antes de 34 horas a 880 nm.

Determinación del nitrógeno total (orgánico + amoniacal) por el método de Kjendahl.

Para realizar la digestión húmeda con ácido sulfúrico, se pesa 1 g de suelo y se envuelve en un papel libre de nitrógeno (kleenex por ejemplo) que se introduce en el matraz de Kjendahl. Se añaden 4 g de la mezcla de aceleradores de la digestión y 15 ml de sulfúrico 1:1. Se calienta con un poco de calor hasta que se haya evaporado el agua (la cual aumenta la recuperación del nitrógeno en los suelos arcillosos) y cese el desprendimiento de espuma. Se debe aumentar gradualmente el calor hasta obtener una decoloración completa. Prolongue el ataque a partir de ahí durante cuarenta y cinco minutos. Se enfría y antes de que se formen cristales añada 30 ml de agua y 25 ml de de hidróxido sódico. Conecte el matraz en el aparato de destilación y destile por arrastre de vapor recogiendo el destilado sobre 10 ml de ácido bórico, contenidos en un matraz Erlenmeyer de 125 ml, de forma que el extremo del colector quede sumergido en el ácido. Cuando haya recogido 100 ml quite el Erlenmeyer antes de apagar la fuente de calor del destilador, para evitar reabsorciones lavando el colector con agua destilada, de forma que caiga en el mismo matraz. Valore por retroceso, hasta color verde con ácido clorhídrico N/14. El ácido bórico absorberá 9.6 mg de N, lo cual representa un 0.96 por 100 de nitrógeno en el suelo. Calcule la cantidad de nitrógeno por la expresión:

$\%N = (V-V') \times f \times 0.1$

en donde:

V ml de ácido N/14 gastados en la valoración de la muestra
V' ml de ácido N/14 gastados en el ensayo del blanco
f factor del ácido clorhídrico N/14

Determinación de la materia orgánica total con el método Walkley-Black

Se determina mediante digestión húmeda con dicromato de potasio. Se coloca 1 g de suelo molido en un Erlenmeyer de 500 ml y se añaden 10 ml de dicromato potásico, medidos con una pipeta automática y de 20ml de ácido sulfúrico concentrado. Se mezcla mediante un giro suave, para evitar que el suelo quede adherido a las paredes del matraz. Deje en reposo 30 minutos. Prepare un blanco en paralelo. Diluya con 200 ml de agua, añada 10 ml del ácido fosfórico, 0.2 g de fluoruro sódico y 1 ml de difenilamina. Valore hasta color verde con sulfato ferroso amónico.

Calcule la cantidad de carbón por la expresión: % Carbón = 3.89 (1- ml/B)

en donde:
ml ml que gastó la muestra
B ml que gastó en blanco

Para la materia orgánica fácilmente oxidable: %M.O. fácilmente oxidable = 5.15 (1- ml/B)

Mientras que la materia orgánica total se calcula por la expresión: % M.O. = 6.7 (1- ml/B)

Si el suelo posee cloruro: % Carbón = % de carbón encontrado - (%de cloruros en el suelo / 12)

Con el método Walkley-Black que se describe sólo se valora la materia orgánica total más activa, la cual tiene un mayor significado agrícola.

Textura de Bouyoucos.

Mediante el densímetro de Bouyoucos se mide la densidad de la suspensión del suelo (*d*) que está relacionada con la concentración de partículas en dicha suspensión (*c*) mediante la fórmula:

$$d = P + \frac{c}{1000}\left(1 - \frac{P}{P_s}\right)$$

en donde P y P_s son las densidades del líquido y de las partículas respectivamente. El densímetro mide directamente la concentración para unos valores determinados de P y P_s.

La ley de Stokes indica la velocidad de caída de las partículas en función de su radio y a partir de ésta se puede deducir el diámetro de las partículas con el tiempo de caída, mediante la ecuación:

$X = \square / (t)^{1/2}$

En donde:

X tamaño de las partículas en micras
t tiempo de caída en minutos
□ parámetro no constante que depende de la viscosidad del agua, distancia de la superficie de la suspensión al centro del bulbo del densímetro y densidad de la partícula y de la suspensión del dispersante.

El procedimiento consiste en pesar 40 g de suelo secado en estufa a 100° y batirlos durante 5 minutos con suficiente dispersante y agua destilada. Se deja reposar en una probeta durante 16 minutos. Añada agua suficiente para llevar al litro, tape la probeta con una mano e invierta dos o tres veces para que el suelo se mezcle bien. Se deja la probeta sobre la mesa y a los 60 segundos

se hace la lectura con el densímetro procurando no perturbar la suspensión, se hacen otras lecturas a los 3, 10, 30 y 90 minutos y después de las cinco horas. Introduzca el densímetro unos diez segundos antes de efectuar las lecturas y anote cada vez la temperatura.

Calcule para cada lectura la concentración de la suspensión expresada en g/l y los porcentajes acumulados $C=L-L'$

$P = 10C$

En donde:

C concentración de la suspensión en g/l
L lectura del densímetro en la suspensión del suelo
L' lectura del densímetro en blanco
P porcentaje acumulado

El tamaño correspondiente de las partículas se obtiene con la expresión: $X = \square / (t)^{1/2}$
El diámetro de las partículas se corrige multiplicando por un factor en función de la temperatura. Represente gráficamente en un sistema de coordenadas con escala semilogarítmica los valores de P en función de los valores del logaritmo del diámetro de las partículas en micras. A partir de esta curva se calculan los porcentajes correspondientes a los diámetros de menos de 2 micras (arcilla), entre 2 y 20 micras (limo) y superiores a 20 micras (arena) y obtenga la textura por medio de los porcentajes de cada uno.

Bases intercambiables (K, Na, Ca y Mg).

Se extraen con NH_4OAc 1N pH 7

Determinación del potasio cambiable por fotometría de llama.

La solución de trabajo se prepara en dos fases: obtenga una solución de 20 ppm diluyendo 4 ml de la de 500 ppm de potasio a 100 ml con acetato amónico 1N pH=7. Tome 10 ml de la solución de 20 ppm de potasio y diluya a 100 ml con la solución de 100 ppm de litio. Tome 5 ml del matraz procedente de la determinación de los cationes de cambio y diluya a 50 ml con la solución de litio. Ajuste el fotómetro con la solución de 2 ppm de potasa y el blanco. A continuación lea las muestras. Cheque la estabilidad de las lecturas intercalando el patrón cada cinco o seis lecturas.

Calcule la cantidad de potasio por la expresión: ppm de K = 500 X lectura muestra / lectura patrón

meq/100g K = ppm / 390

Determinación de sodio cambiable por fotometría de llama.

Se prepara una solución de 10 ppm diluyendo 4 ml de la de 250 ppm a 100 ml con acetato amónico iN pH = 7. Tome 10 ml de la solución de 5 ppm de sodio y diluya a 50 ml con la solución de litio.
Calibre el fotómetro con la solución de 1 ppm de sodio y el blanco. A continuación se leen las muestras en el mismo matraz donde se leyó el potasio. Cheque la estabilidad de las lecturas intercambiando el patrón cada cinco o seis lecturas.
Calcule la cantidad de sodio por la expresión: ppm de Na = 250 X lectura muestra / lectura patrón

meq Na / 100 g = ppm / 230

Determinación del calcio cambiable por absorción atómica

Tome 5 ml del matraz procedente de la determinación de los cationes de cambio y colóquelos en un Erlenmeyer. Se evapora a sequedad y se añada 1 ml de agua regia para evaporar de nuevo. Se disuelve en 5 ml de ácido nítrico 0.1 N., se agregan los reactivos indicados para la estandarización

de la solución del EDTA y se valora. Cuando haya alcanzado el punto final añada 1 ml de exceso de solución EDTA, agite durante 1 minuto o deje en reposo mientras valora otras muestras. Valore el exceso de EDTA con solución patrón de calcio y nuevamente con solución de EDTA hasta el punto final exacto.

meq Ca / 100 g = (ml totales de EDTA X factor – ml del patrón de calcio) X 5

Determinación del calcio más magnesio cambiable

Evapore y disuelva como en la determinación del calcio una alícuota de 10 ml de la solución procedente de cationes de cambio. Añada los reactivos indicados para la elaboración de la solución de EDTA y cuando la solución haya virado, añada 1 ml más de exceso. Agite durante un minuto o siga valorando otras muestras. Valore el exceso de solución de EDTA con el patrón de calcio y valore otra vez con solución de EDTA hasta el punto final verde.

meq Ca + Mg / 100g = (ml totales de EDTA X f – ml patrón Ca) X 5

Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC).

La CIC se puede determinar por saturación del suelo por un catión índice (NH^+_4, Na^+, Ca^{2+}, Ba^{2+}), lavado del exceso de sales y determinación de la cantidad de catión retenido. El método que utiliza Bario es adecuado para los suelos calcáreos. Se pesan 2 g de suelo con la humedad de campo, se añaden 10 ml de cloruro bárico 0.2N y se agita 10 minutos. Se centrifuga y de decanta para repetir el proceso de agregar otros 10 ml de cloruro bárico 0.1N, centrifugar y decantar. Se lava el suelo cuatro veces con agua destilada, agitando y centrifugando cada vez. Los líquidos se decantan siempre al mismo Erlenmeyer, que será la primera extracción.

Se prepara un blanco. Al suelo contenido en el tubo de centrífuga se añaden 10 ml de cloruro bárico 0.2N agitándolo por 10 minutos, para centrifugarlo y decantar a un vaso de precipitados que contenga 5 ml de ácido clorhídrico 1:1. Se añaden 10 ml de cloruro bárico 0.1N, agitando durante 10 minutos, centrifugando y decantando al mismo vaso; se repiten los lavados, como en la primera extracción y se decanta al mismo vaso.

Se calienta durante media hora el Erlenmeyer añadiéndole 15 ml de sulfato amónico 1N, se deja reposar y se filtra por un filtro sin cenizas, se tara una cápsula y se quema en un horno a 450 °C. Se determina el peso del precipitado.

Capacidad de cambio meq/100g= 428.4 D

D= Diferencia en gramos entre el peso del precipitado del ensayo en blanco y el del extracto.

Capacidad de retención de agua.

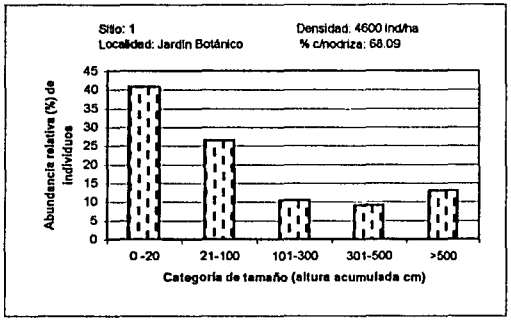
El método gravimétrico se basa en la determinación de la masa de agua (m_w) contenida en la masa de sólidos (m_s) de una muestra de suelo. El porcentaje gravimétrico de agua (P_w) mide directamente el contenido de humedad del suelo y se determina al pesar una muestra de suelo húmedo (PSH) que se seca en la estufa a 105-110°C, se enfría y su peso seco (PSS) se sustituye en la expresión:

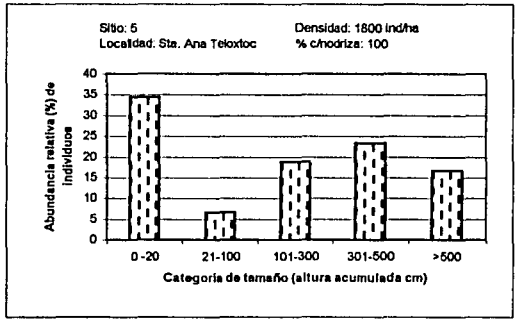
$$Pw = \frac{mw}{ms}100 = \left(\frac{PSH - PSS}{PSS}\right)100$$

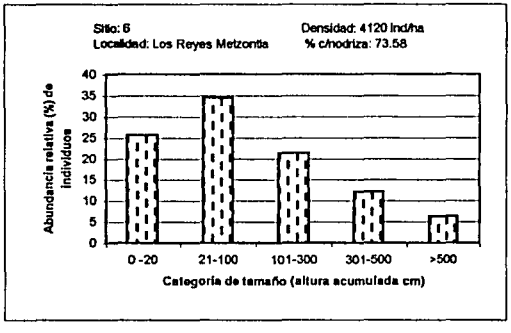
Bibliografía. López-Ritas, J. y J. López-Melida. 1990. **El diagnóstico de suelos y plantas. Métodos de campo y laboratorio.** Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España. 363 pp.

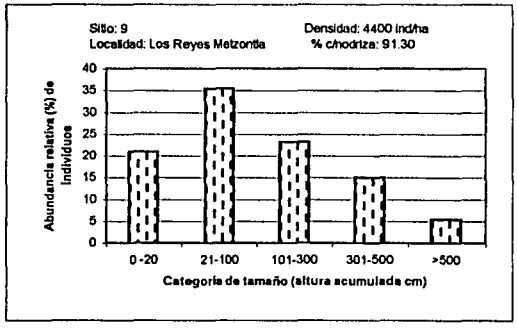
Apéndice III

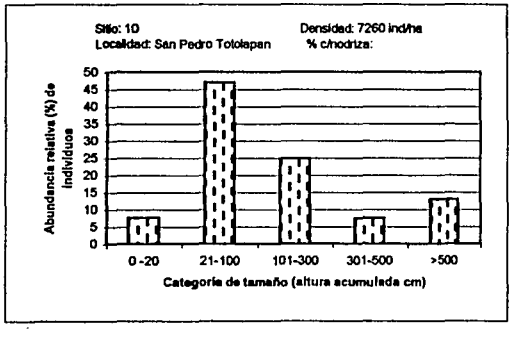
a) Estructura de tamaños de las distintas poblaciones muestreadas de *N. tetetzo*

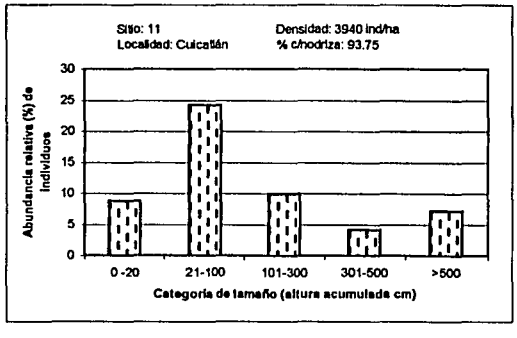


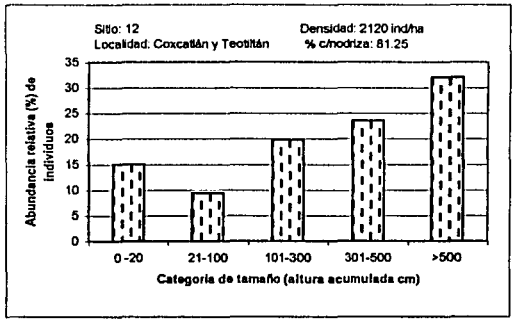


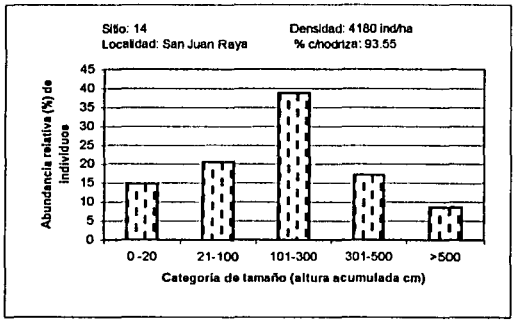


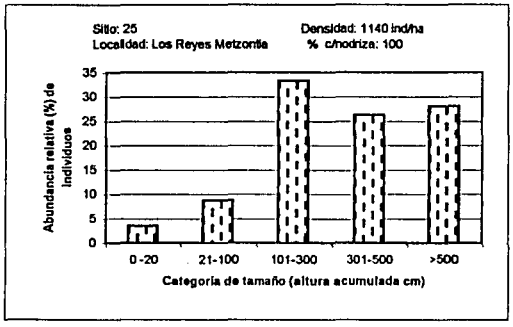


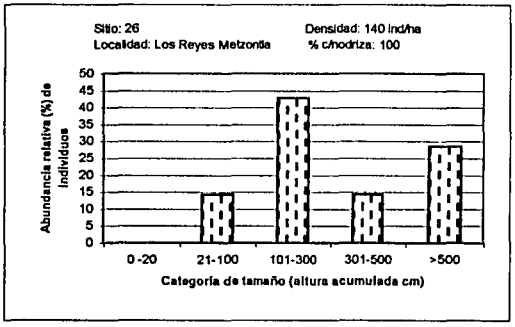


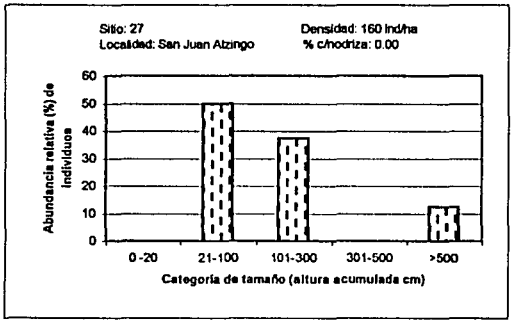


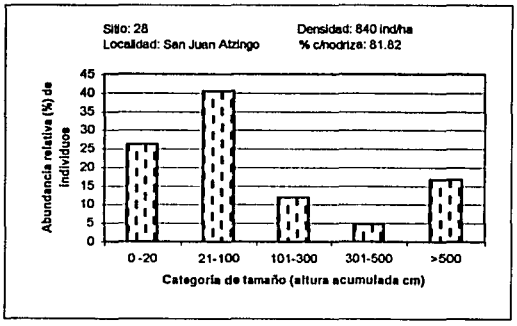


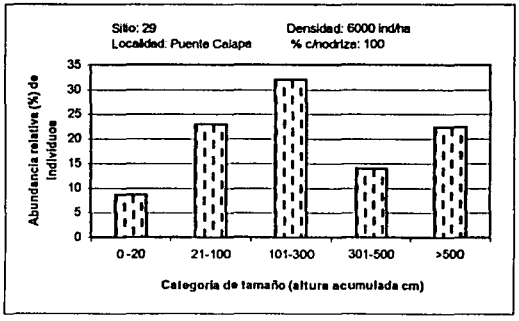


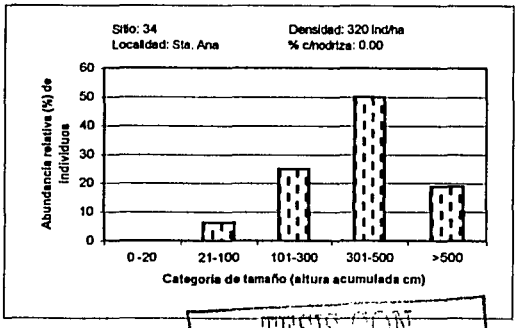


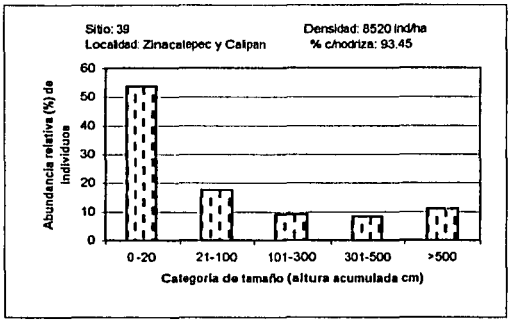


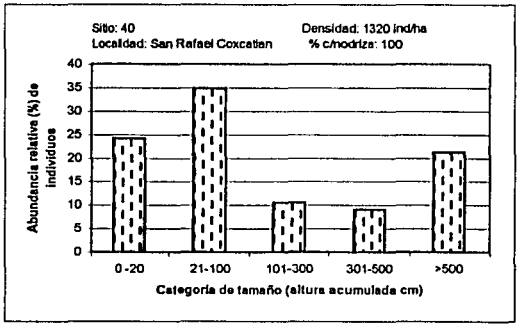


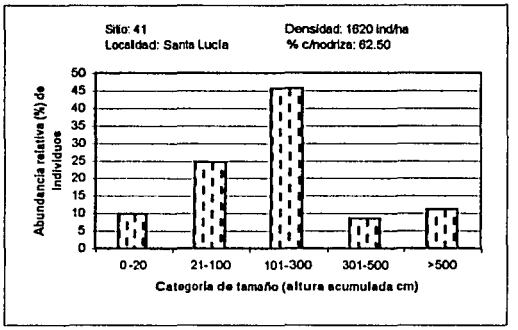


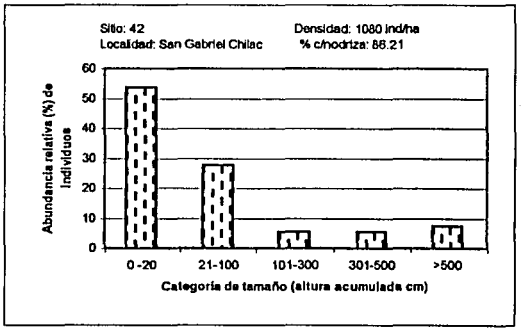


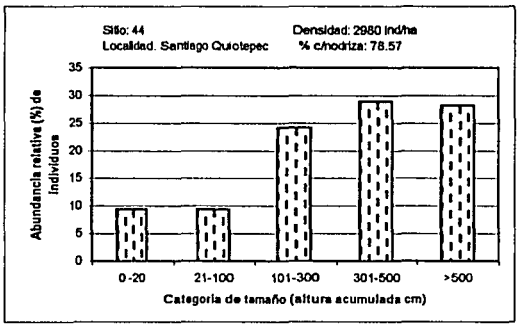


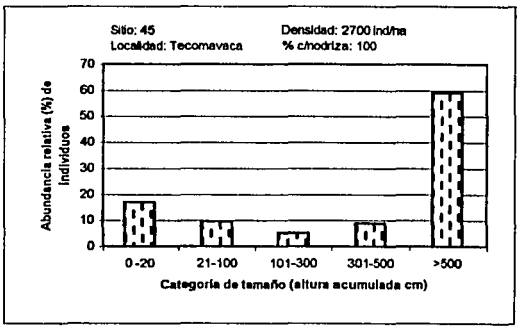


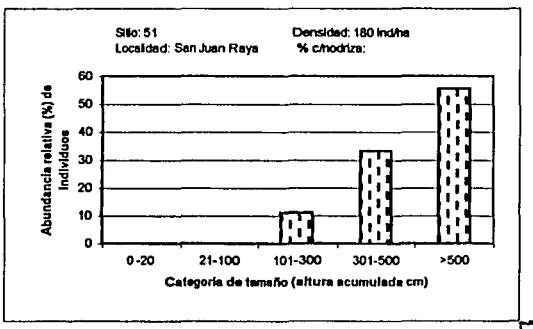


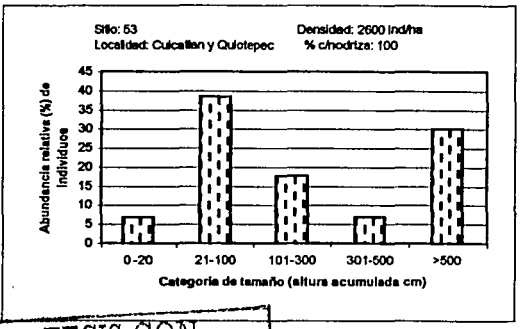


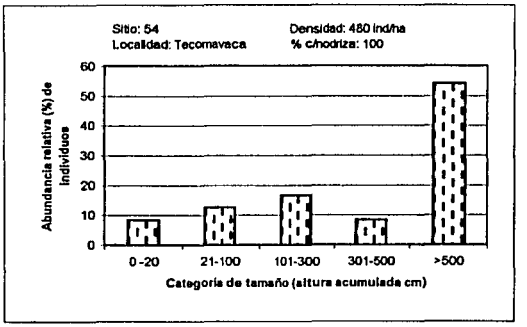


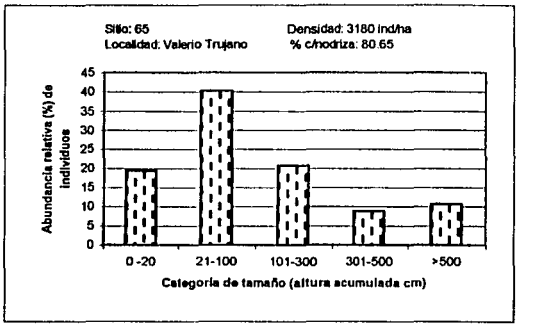


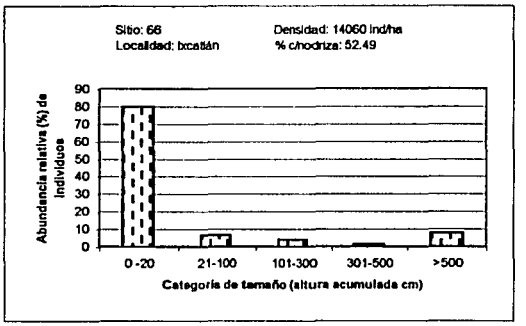


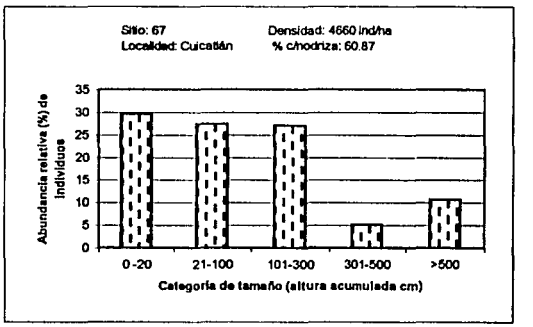


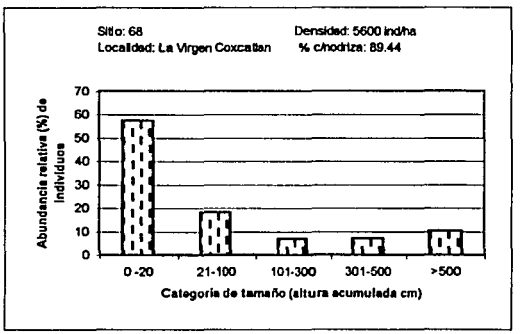


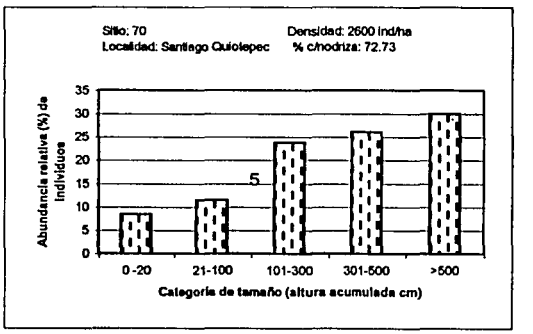


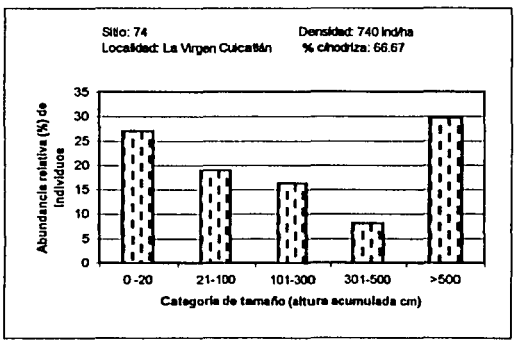


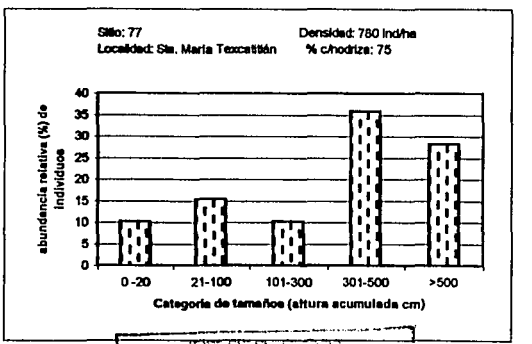


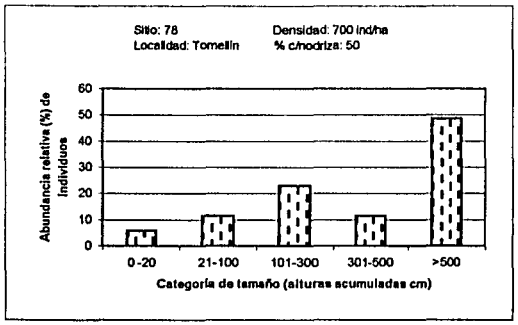


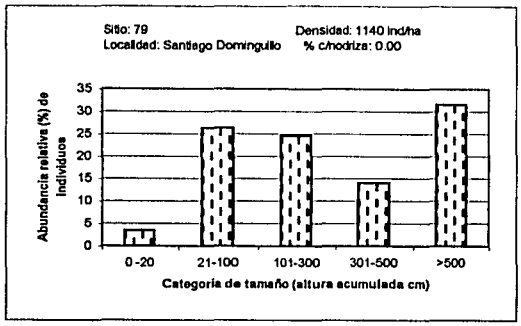


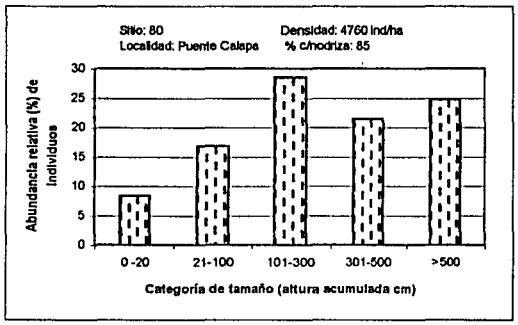




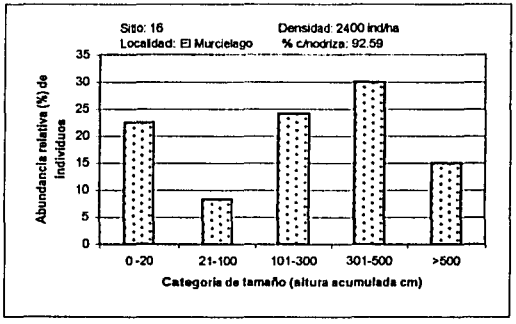


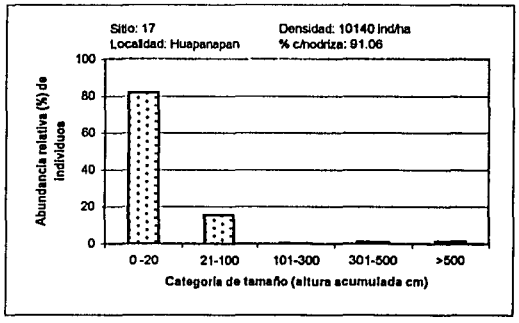


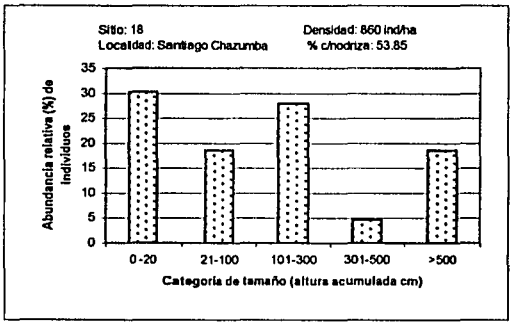


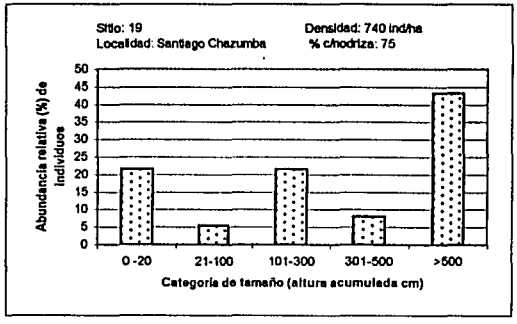


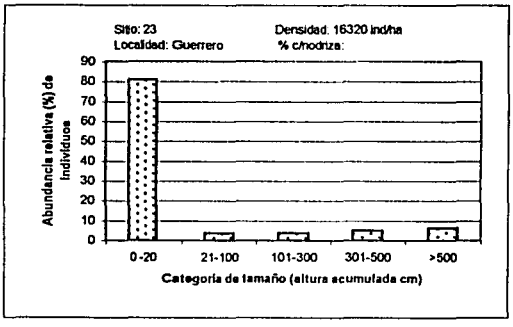
b) Estructura de tamaños de las distintas poblaciones muestreadas de *N. mezcalaensis*

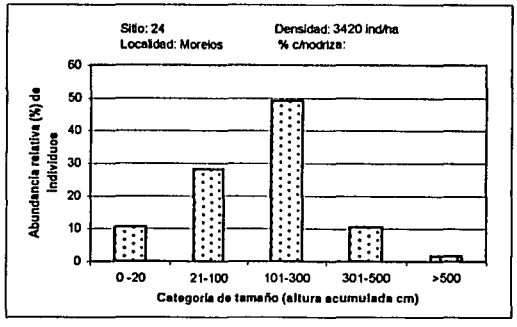


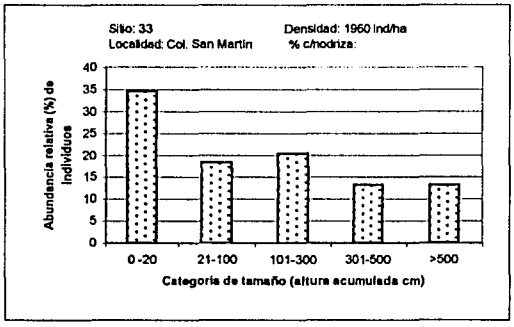


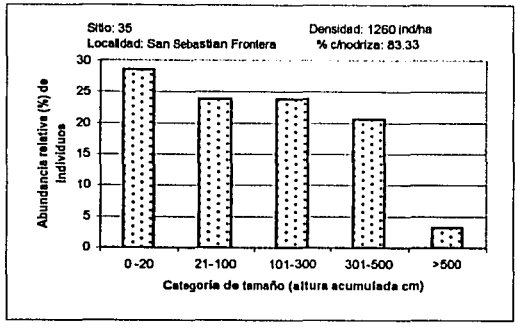


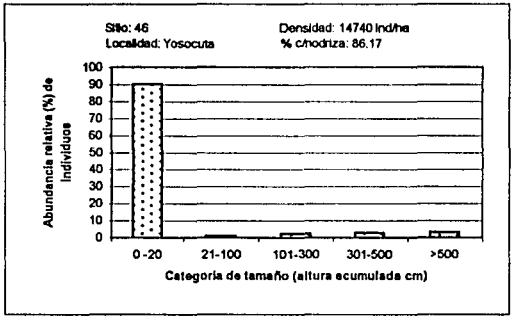


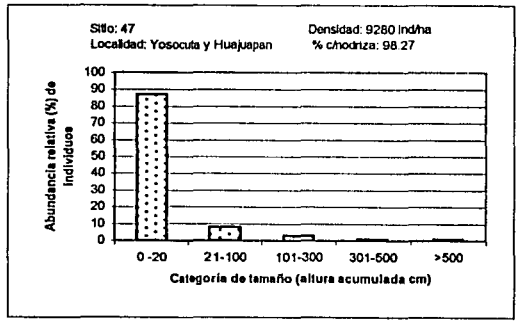


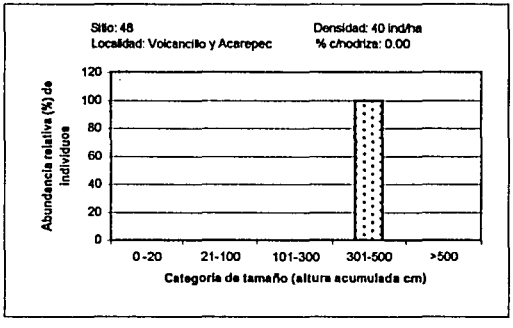


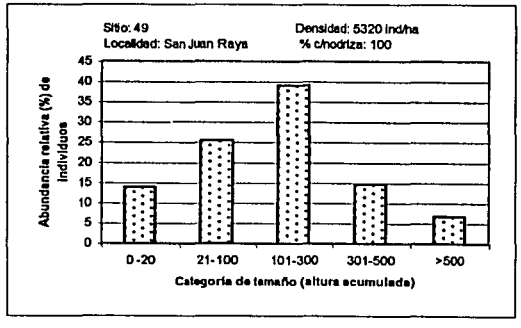


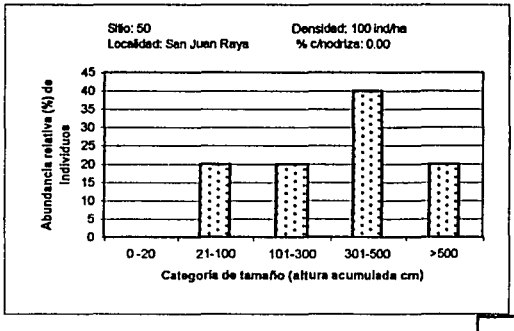


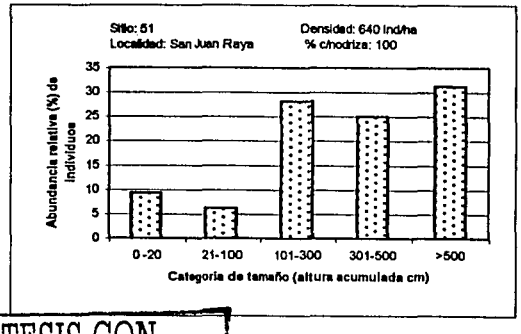




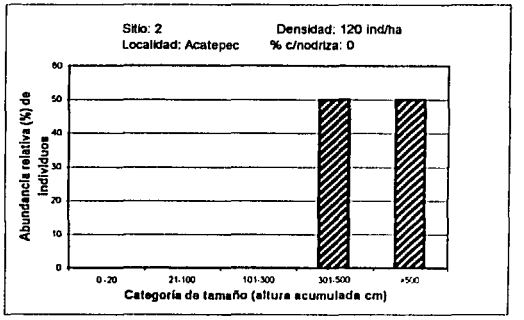


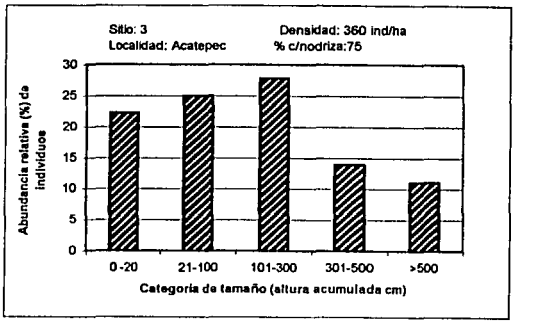


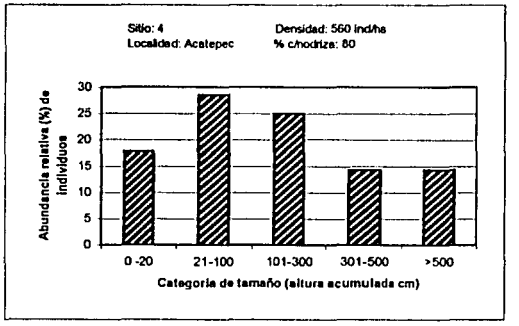


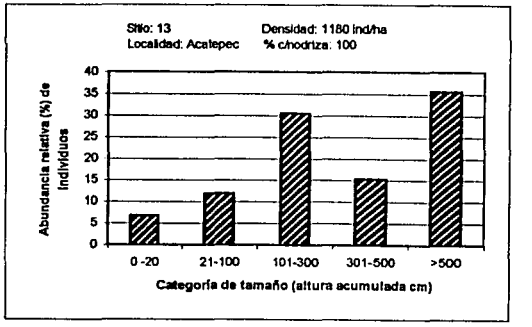


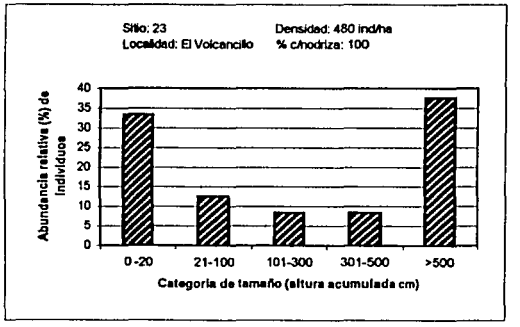
c) Estructura de tamaños de las distintas poblaciones muestreadas de *N. macrocephala*

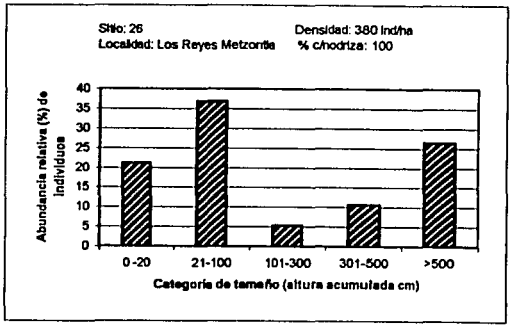


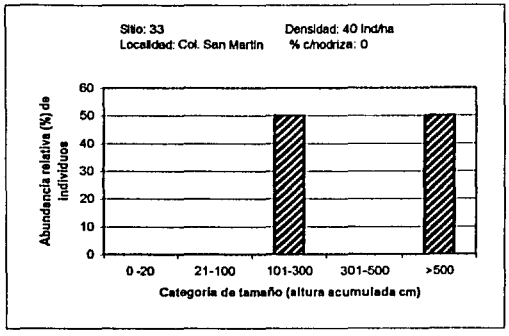


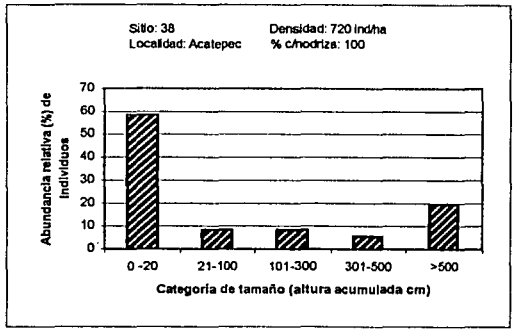


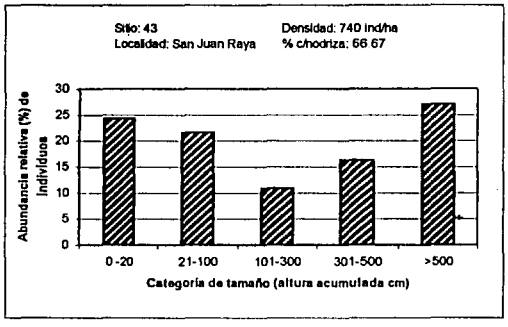


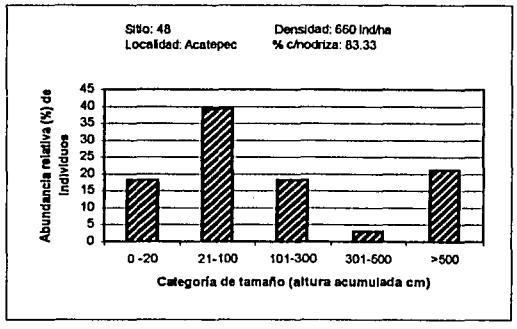


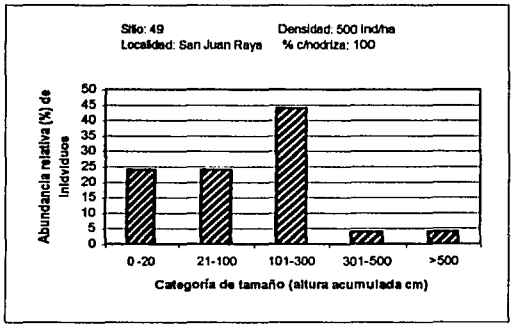


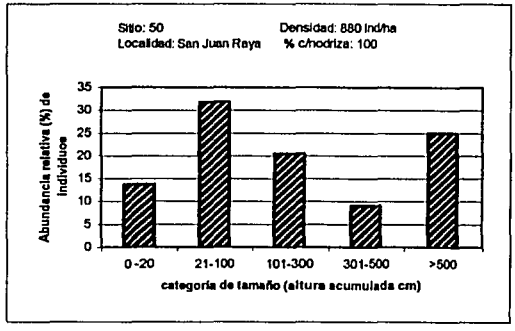


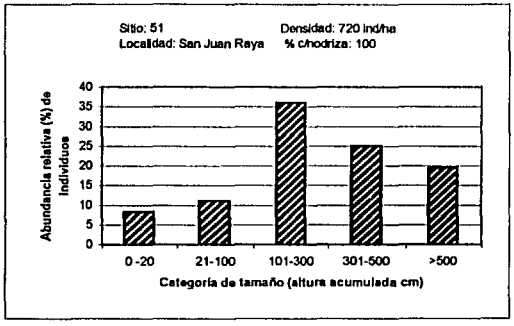


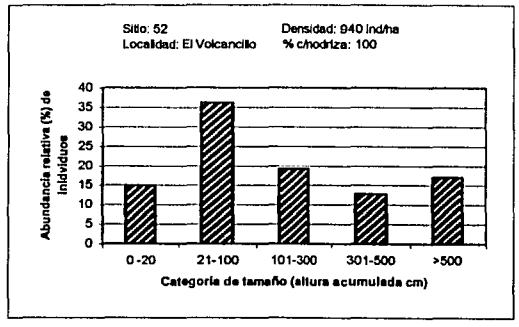


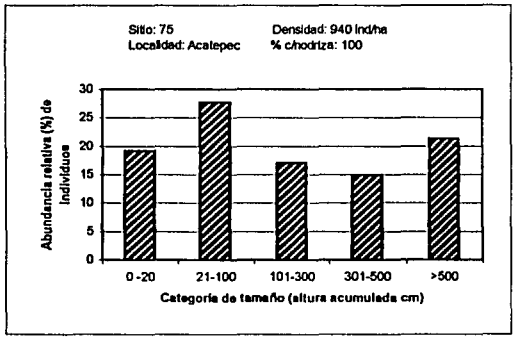


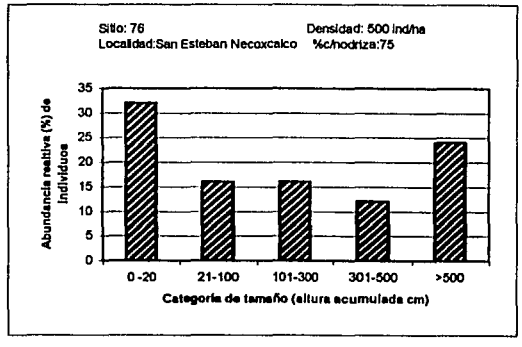












d) Estructura de tamaños de las distintas poblaciones mixtas muestreadas