



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FES-IZTACALA

“Efecto de la fragmentación sobre el nodricismo en las
terrazas aluviales de Zapotitlán de las Salinas, Puebla”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

RICARDO XAVIER ALVAREZ ESPINO

DIRECTOR DE TESIS: DR HÉCTOR GODÍNEZ ALVAREZ

MÉXICO, D. F.

MAYO, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

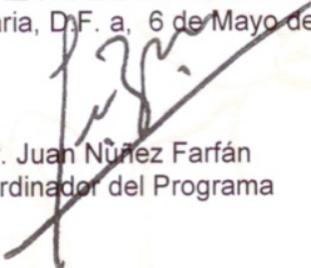
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 25 de Febrero de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **RICARDO XAVIER ALVAREZ ESPINO** con número de cuenta **93386906** con la tesis titulada "Efecto de la fragmentación sobre el nodricismo en las terrazas aluviales de Zapotitlán de las Salinas, Puebla", realizada bajo la dirección del **DR. HÉCTOR OCTAVIO GODÍNEZ ALVAREZ**.

Presidente: DR. ARTURO FLORES MARTÍNEZ
Vocal: DRA. PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA
Secretario: DR. HÉCTOR OCTAVIO GODÍNEZ ÁLVAREZ
Suplente: DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS
Suplente: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 6 de Mayo de 2008.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo se realizó en el laboratorio de Ecología de la Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO) de la FES Iztacala.

Se agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, así como al CONACyT, COMECyT (Edo. de Méx.) y a la UBIPRO de la FES Iztacala por el soporte económico y técnico brindado para la obtención del grado académico obtenido.

Agradecimientos especiales para el Comisariado de Bienes Comunales de Zapotitlán Salinas (Puebla) y al personal del Jardín Botánico “Dra. Helia Bravo-Hollis” por las facilidades recibidas en la realización del trabajo de campo.

Quisiera dedicarlo sinceramente a toda mi familia, de la que siempre he recibido apoyo y consejos.

Agradezco las valiosas aportaciones a este trabajo a: Elisa Parra y Alberto Juárez por la asistencia en el trabajo de campo; a Carlos Morín, Ulises Guzmán y a Oswaldo Téllez por la identificación de las especies de plantas; a Irving Rosas y Humberto Macias por la ubicación de la zona de estudio; y a Mayra Hernández y Leticia Ríos por sus comentarios sobre el trabajo de Tesis.

Agradezco igualmente a los miembros del Comité Tutorial y del Jurado: Héctor Godínez Álvarez, Arturo Flores Martínez, Julieta Benítez Malvido, Patricia Dávila Aranda y Oswaldo Téllez Valdés por sus valiosos consejos y sugerencias sobre el trabajo de investigación.

Agradezco sinceramente a Héctor Godínez por su paciencia, tolerancia y apoyo en el desarrollo de mi formación académica.

Agradecimientos al apoyo recibido por parte de todos los compañeros y amigos dentro y fuera de la FESI: Elisa Parra, Nicté Ayuso, Alberto Juárez, Irving Rosas, Leobardo Sánchez, Manuel Ayala, Carmen Castillo, Violeta González, José Luis Ibarra, Karla Gutiérrez, Humberto Macías, Mayra Hernández, Ana Contreras, Francisco Rivera, Carlos Morín, Carlos Soberanes, Claudia Rodríguez, Raúl Camorlinga, Jesús Esquinca, Paty Sarco y Cesar Montemayor.

INDICE

1. Introducción.....	6
2. Objetivos.....	12
3. Materiales y Métodos.....	12
3.1 Área de estudio.....	12
3.2 Trabajo de campo.....	15
3.2.1 Estructura de la vegetación y tamaño del dosel de los Mezquites	16
3.2.2 Riqueza, abundancia y diversidad de plantas asociadas a Mezquites.....	16
4. Análisis de datos.....	17
4.1 Estructura de la vegetación y tamaño del dosel de los Mezquites.....	17
4.2 Riqueza, abundancia y diversidad de plantas asociadas a Mezquites..	18
4.3 Riqueza y abundancia de plantas herbáceas, arbustos y suculentas asociadas al dosel de Mezquite.....	19
4.4 Relación entre el tamaño del dosel de los Mezquites y el número de especies asociadas.....	20
5. Resultados.....	20
5.1 Estructura de la vegetación y tamaño del dosel de los Mezquites.....	22
5.2 Riqueza, abundancia y diversidad de especies asociadas a Mezquites.....	22
5.3 Riqueza y abundancia de plantas herbáceas, arbustos y suculentas asociadas a el dosel de Mezquite.....	27
5.4 Relación entre el tamaño del dosel de los Mezquites y el número de especies asociadas.....	28
6. Discusión.....	30

6.1 Estructura de la vegetación y tamaño del dosel de los Mezquites.....	30
6.2 Riqueza, abundancia y diversidad de especies asociadas a Mezquites.....	32
6.3 Relación entre el tamaño del dosel de los Mezquites y el número de especies asociadas.....	35
7. Conclusión.....	36
8. Bibliografía.....	37
9. Anexo 1.....	45

1. INTRODUCCIÓN

La fragmentación es el proceso mediante el cual las áreas grandes y continuas de hábitat son reducidas y divididas en varios fragmentos (Saunders *et al.*, 1991). De esta forma, la fragmentación incluye dos componentes 1) la pérdida del hábitat disponible y 2) el aislamiento de los parches remanentes. Las causas de la fragmentación pueden ser tanto naturales (e. g. inundación, erosión) como antropogénicas (e. g. ganadería extensiva, agricultura, deforestación). Después de que un sistema es fragmentado, los parches remanentes son circundados por una matriz de vegetación y/o uso de la tierra diferente (i. e. pastizales, tierras agrícolas y vegetación secundaria). En estos sitios, la vegetación pierde continuidad ya que se crean bordes con microclimas diferentes, se presenta aislamiento de hábitats y se producen cambios físicos y fisiológicos tanto en el interior como en los alrededores del fragmento (Saunders *et al.*, 1991; Herrerías-Diego y Benítez-Malvido, 2005).

La influencia de la fragmentación sobre la diversidad de plantas y animales ha sido documentada en un gran número de ambientes, principalmente en bosques tropicales y templados, en los que se han observado resultados muy diversos (Saunders *et al.*, 1991; Robinson *et al.*, 1992; Harrison, 1995; Benítez-Malvido, 1998; Bruna, 2003; Zartman, 2003). En términos generales, estos resultados indican una disminución en la riqueza de las especies y las poblaciones más pequeñas las cuales están determinadas por el tamaño de la isla o el fragmento (Whittaker, 1998). En las comunidades vegetales tropicales se ha

observado que la fragmentación afecta esencialmente el reclutamiento de nuevos individuos de todas las formas de vida, lo que puede comprometer la regeneración futura de los bosques y el mantenimiento de la diversidad (Benítez-Malvido, 1998; Scariot, 1999; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2003).

A pesar de los estudios existentes, el conocimiento de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre los procesos de poblaciones y comunidades está lejos de ser concluyente, debido a que la riqueza de especies relacionada con el grado de fragmentación, depende principalmente del grupo taxonómico, la escala espacial y el tipo de hábitat bajo estudio (Robinson *et al.*, 1992; Zartman, 2003). Es probable que un mismo subconjunto de especies se encuentre comúnmente en fragmentos de distintos tamaño. Sin embargo, la abundancia de estas especies puede variar según el tipo de vegetación, la forma de vida y el estadio sucesional de los fragmentos (Harrison, 1995; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2003).

Debido a que la fragmentación produce cambios en la riqueza y la abundancia de las plantas y los animales que conforman las comunidades, las interacciones bióticas también pueden ser afectadas por este proceso. Se ha sugerido que algunas de las interacciones bióticas más sensibles a la fragmentación son la polinización, la depredación y la dispersión de semillas, y la herbivoría (Aizen y Feinsinger, 1994 a y b; Herrerías-Diego y Benítez-Malvido, 2005; Jurado *et al.*, 2006). En relación con el efecto de la fragmentación sobre las interacciones positivas, se ha documentado que ésta afecta las interacciones entre las plantas y sus polinizadores, disminuyendo la frecuencia y diversidad de los visitantes florales en distintos ambientes (Aizen y Feinsinger, 1994 a; Ashworth *et*

al., 2004; Quesada *et al.*, 2004). Asimismo, la fragmentación puede inducir cambios en los patrones de forrajeo de los animales frugívoros y en la diversidad de los dispersores de semillas de algunas especies de plantas (Graham *et al.*, 2002). En general, los estudios realizados hasta el momento acerca del efecto de la fragmentación sobre las interacciones positivas son pocos y los resultados obtenidos son diversos, por lo que es necesario continuar realizando este tipo de trabajos para obtener mayor información (Tabla 1).

Tabla 1. Algunos estudios encontrados en la literatura ecológica acerca del efecto de la fragmentación sobre las distintas interacciones positivas.

Interacción	Sistema estudiado	Especies Involucradas	Efecto de la fragmentación	Autor
Polinización	Bosque subtropical seco	<i>Prosopis nigra</i> (Mimosoideae) <i>Cercidium australe</i> (Caesalpinoideae) <i>Apis mellifera</i> (Apidae)	Disminuye la abundancia y diversidad de visitantes florales en bosque fragmentado.	Aizen y Feinsinger, 1994b.
Polinización	Bosque tropical lluvioso	<i>Lapageria rosea</i> (Philesiaceae) <i>Sephanoides sephaniodes</i> (Trochilidae) <i>Bombus dahlbomii</i> (Apidae)	Es menor la abundancia de flores, así como de colibríes y abejas polinizadoras en fragmentos, en relación al bosque continuo.	Valdivia <i>et al.</i> , 2006.
Polinización	Bosque subtropical seco	<i>Ceiba sp.</i> (Bombacaceae) <i>Glossophaga soricina</i> (Phyllostomidae) <i>Leptonycteris curasoae</i> (Phyllostomidae)	La abundancia de murciélagos polinizadores es diferencial en fragmentos, dependiendo de la especie de murciélago y de la especie de árbol.	Quesada <i>et al.</i> , 2004.

Polinización	Bosque seco	<i>Eremophila glabra</i> (Myoporaceae) <i>Acacia brachybotrya</i> (Mimosaceae) Meliphagidae	Declinó la polinización y el despliegue de frutos.	Cunningham, 2000.
Dispersión	Bosque semideciduo	Bosque de <i>Pinus</i> (Pinaceae) y <i>Eucalyptus</i> (Myrtaceae) Distintas aves frugívoras	Se modifica el consumo de frutos ornitocóricos en fragmentos de distinto tamaño.	Galetti <i>et al.</i> , 2003.
Polinización Dispersión	Bosque deciduo	<i>Crataegus monogyna</i> (Rosaceae) <i>Apis mellifera</i> (Apidae) Diptera: Calliphoridae <i>Turdus</i> sp (Turdidae)	Decrece el número de tubos polínicos, el despliegue de frutos y la frugivoría de los árboles en fragmentos pequeños.	García y Chacoff, 2006.
Dispersión	Bosque templado	<i>Tristerix corymbosus</i> (Loranthaceae) <i>Dromiciops gliroides</i> (Microbiotheriidae)	Afecta negativamente la abundancia del dispersor, la remoción de frutos, la dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas.	Rodríguez-Cabal <i>et al.</i> , 2007.
Mutualismo	Bosque lluvioso	<i>Tachigali</i> sp (Fabaceae) <i>Pouruma</i> sp. (Cecropiaceae) <i>Azteca</i> sp (Formicidae)	La riqueza de especies de hormigas asociadas a las especies de plantas se limita en fragmentos.	Bruna <i>et al.</i> , 2005.

En las zonas áridas y semiáridas, algunas interacciones positivas como el nodricismo juegan un papel importante en la estructuración de las comunidades vegetales ya que permiten la coexistencia de las especies e incrementan la diversidad y productividad biológica (Callaway, 1995; Flores y Jurado, 2003). La fragmentación existente en estos ambientes podría afectar dichas interacciones positivas y, consecuentemente, las comunidades vegetales. Sin embargo, los estudios realizados hasta el momento para evaluar estos efectos son escasos (Jurado *et al.*, 2006; Tabla 1).

El nodricismo es una interacción positiva entre las plantas que es esencial para mantener la dinámica de los parches de las zonas áridas y semiáridas (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Flores y Jurado, 2003). Las plantas nodriza o benefactoras facilitan el reclutamiento y el crecimiento de las plantas beneficiarias mediante cambios en las condiciones ambientales bajo su dosel (Callaway, 1995; Valiente-Banuet *et al.*, 1991). Algunos efectos positivos de las plantas nodriza son la protección contra la luz solar directa, la disminución de las temperaturas extremas y la modificación de las características del suelo, los cuales pueden influir en la germinación y el desarrollo temprano de varias especies de plantas, principalmente cactáceas y plantas perennes (Nobel, 1984; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Pugnaire *et al.*, 1996; Sosa y Fleming, 2002). Las plantas nodriza también pueden funcionar como sitios de percha para aves y murciélagos dispersores de semillas, incrementando así la probabilidad de depositación de las semillas en estos sitios. Además, las plantas nodriza pueden disminuir el riesgo de depredación de las plántulas y las semillas, debido a que la hojarasca producida por las nodrizas las protege disminuyendo la probabilidad de ser encontradas por hormigas y roedores (Sosa y Fleming, 2002; Valiente-Banuet y Godínez-Alvarez, 2002; Godínez-Alvarez *et al.*, 2003).

De esta forma, algunas plantas nodriza como *Olneya tesota*, *Prosopis laevigata* y *Larrea tridentata* son consideradas especies clave para la estructuración de las comunidades vegetales en ambientes áridos y semiáridos del centro y norte de México (Flores-Flores *et al.*, 2000; Tewksbury y Lloyd, 2001; Flores y Jurado, 2003). Los parches de arbustos de estas especies son tolerantes al estrés abiótico

y actúan como núcleos de colonización de muchas especies de plantas. Distintos autores han demostrado que estas interacciones dependen de la identidad de la planta nodriza y el tamaño de su dosel (Flores-Flores *et al.*, 2000; Tewksbury y Lloyd, 2001; Maestre y Cortina, 2005). La relación entre el tamaño del dosel de las plantas nodriza y la riqueza de especies creciendo debajo de él ha sido estudiada utilizando las ideas de la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967). De acuerdo con estas ideas, el número de especies de plantas que crecen bajo las plantas nodriza ha sido relacionado con el tamaño del dosel de las mismas, mediante funciones potenciales (Maestre y Cortina, 2005).

El Valle de Zapotitlán Salinas es una zona semiárida mexicana de gran importancia biológica la cual forma parte del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Un tipo de vegetación fisonómicamente dominante en este valle es el Mezquital (Valiente-Banuet *et al.*, 2000; Oliveros-Galindo, 2000), el cual se ubica principalmente en las terrazas aluviales que se han formado en las partes bajas del valle. Estudios realizados en estas terrazas muestran que existe un alto grado de fragmentación debido a causas naturales y antropogénicas (López-Galindo *et al.*, 2003; Castillo-López, 2004). El Mezquite (*Prosopis laevigata*) es la especie de planta dominante en todos los fragmentos existentes en las terrazas aluviales (Oliveros-Galindo, 2000). *Prosopis laevigata* es una planta nodriza que permite el reclutamiento de un gran número de especies de plantas con distintas formas de vida tales como suculentas, herbáceas y arbustos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 2000; Mandujano *et al.*, 2002). Asimismo, distintas especies del género *Prosopis* facilitan el establecimiento de

otras especies de plantas, principalmente de las familias Asteraceae, Cactaceae y Poaceae (Yavitt y Smith, 1983; Flores-Flores *et al.*, 2000; Rossi y Villagra, 2003; Schade *et al.*, 2003; Larrea-Alcazar *et al.*, 2005; McClaran y Angell, 2006; López y Valdivia, 2007). La frecuencia y abundancia de estas especies depende en gran medida de la cobertura de la planta nodriza o benefactora (Flores-Flores *et al.*, 2000).

Actualmente, no existen estudios que hayan determinado el posible efecto de la fragmentación sobre el nodricismo. Así por ejemplo, se desconoce si el tamaño de los Mezquites y la estructura de la vegetación difieren entre los fragmentos de hábitat. Se desconoce también si las diferencias en el tamaño de los Mezquites afectan la composición de la comunidad de especies que crecen bajo su dosel. De la misma manera se desconoce si existe una relación entre el tamaño del dosel de los Mezquites y el número de especies beneficiarias y si esta relación varía entre fragmentos de hábitat de distinto tamaño. Para poner a prueba esta ideas, se consideraron las siguientes hipótesis: 1) la estructura de la vegetación y el tamaño de los Mezquites será menor en fragmentos pequeños que en fragmentos grandes; 2) la riqueza, la abundancia y la diversidad de las especies que crecen bajo el dosel será menor en Mezquites de fragmentos pequeños que en Mezquites de fragmentos grandes y 3) el número de especies beneficiarias estará directamente relacionado con el tamaño del dosel de los Mezquites, independientemente del tamaño de los fragmentos.

2. OBJETIVOS

El objetivo general del estudio fue conocer el efecto de la fragmentación sobre la interacción planta-nodrizo en las terrazas aluviales de Zapotitlán Salinas, Puebla.

Para esto, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- 1) Caracterizar la estructura vertical de la vegetación y el tamaño del dosel de los Mezquites en fragmentos de distinto tamaño.
- 2) Determinar las diferencias en la riqueza, abundancia y diversidad de las especies de plantas asociadas a los Mezquites que crecen en fragmentos de distinto tamaño.
- 3) Determinar las diferencias en la riqueza y abundancia de las especies de plantas suculentas, arbustivas y herbáceas que están asociadas a los Mezquites que crecen en fragmentos de distinto tamaño.
- 4) Establecer si existe una relación potencial entre el tamaño del dosel del Mezquite y el número de especies asociadas y si esta relación varía en fragmentos de distinto tamaño.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de Estudio

La zona de estudio comprende aproximadamente 100 ha y se encuentra en la región más baja del Valle de Zapotitlán Salinas, el cual se ubica dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, al sureste del estado de Puebla. La altitud promedio de la zona es de 1,480 msnm y el clima es seco con lluvias en verano. La temperatura media anual oscila entre 18 y 24°C y la precipitación media anual es de 412 mm, concentrándose el 63% de la precipitación entre junio y septiembre (García-Oliva, 1991; López-Galindo *et al.*, 2003, Castillo-López, 2004). En la parte baja del valle existen cinco tipos de vegetación: 1) Selva baja con espinas laterales dominada por *Prosopis laevigata* (mezquital); 2) Tetecheras dominadas por *Neobuxbaumia tetetzo*; 3) Cardonal dominado por *Cephalocereus columna-trajani* y formando asociaciones con *Prosopis laevigata*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Parkinsonia praecox*; 4) Matorral espinoso con espinas laterales y 5) Candelillar de *Euphorbia antisyphilitica* (Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

El muestreo se realizó en la parte baja de la cuenca, la cual forma parte del sistema terrestre del Valle Aluvial (López-Galindo *et al.*, 2003). Este sistema terrestre se caracteriza por presentar terrazas aluviales formadas por sedimentos recientes que corresponden con la presencia del río Zapotitlán (García-Oliva, 1991; López-Galindo *et al.*, 2003). En las terrazas estudiadas, las unidades de suelo son el Fluvisol y el Regosol Calcárico, los cuales presentan suelos profundos que están formados por el transporte y depósito de sedimentos

fluviales. Se considera que este sistema es el más dinámico de la subcuenca baja del valle (López-Galindo *et al.*, 2003).

Actualmente, las terrazas aluviales se encuentran fragmentadas tanto por factores naturales como antropogénicos. Uno de los factores naturales principales es la erosión hídrica que induce la degradación de suelos, los colapsamientos y derrumbes de grandes masas de sedimentos, los cuales forman unidades discretas (terrazas) de distinto tamaño (Figura 1) (Castillo-Lopez, 2004).

Las actividades humanas son otro factor relevante, ya que propician e incrementan los procesos de fragmentación. Algunas de estas actividades son el desmonte para el manejo agrícola, la extracción de materiales para la minería, la obtención de sal, la ganadería y los asentamientos humanos (García-Oliva, 1991; López-Galindo *et al.*, 2003 y Castillo-López, 2004). La fragmentación, la degradación y la consecuente pérdida de vegetación han aumentado a partir de los años 70's, incrementando el área de suelo expuesta y la discontinuidad de grandes áreas de vegetación remanente (Castillo-López, 2004). Como resultado de este fenómeno, se observa un paisaje que presenta fragmentos aislados de distinta forma y tamaño (Fig. 1). A pesar de los datos anteriores, no es posible determinar la edad de los fragmentos ya que esta zona ha sido afectada simultáneamente tanto por factores naturales como antropogénicos por un largo periodo de tiempo.

En estos fragmentos, el Mezquital es el principal tipo de vegetación debido a que *P. laevigata* presenta altos índices de dominancia (Anónimo, 2002; Oliveros-Galindo, 2000). Los Mezquites forman "islas" de recursos circundadas por suelo

desprovisto de vegetación. Otras especies fisonómicamente importantes y que presentan altas densidades en las terrazas aluviales son *Parkinsonia praecox*, *Opuntia pilifera*, *Celtis pallida*, *Castela tortuosa*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Pachycereus hollianus* (Oliveros-Galindo, 2000).

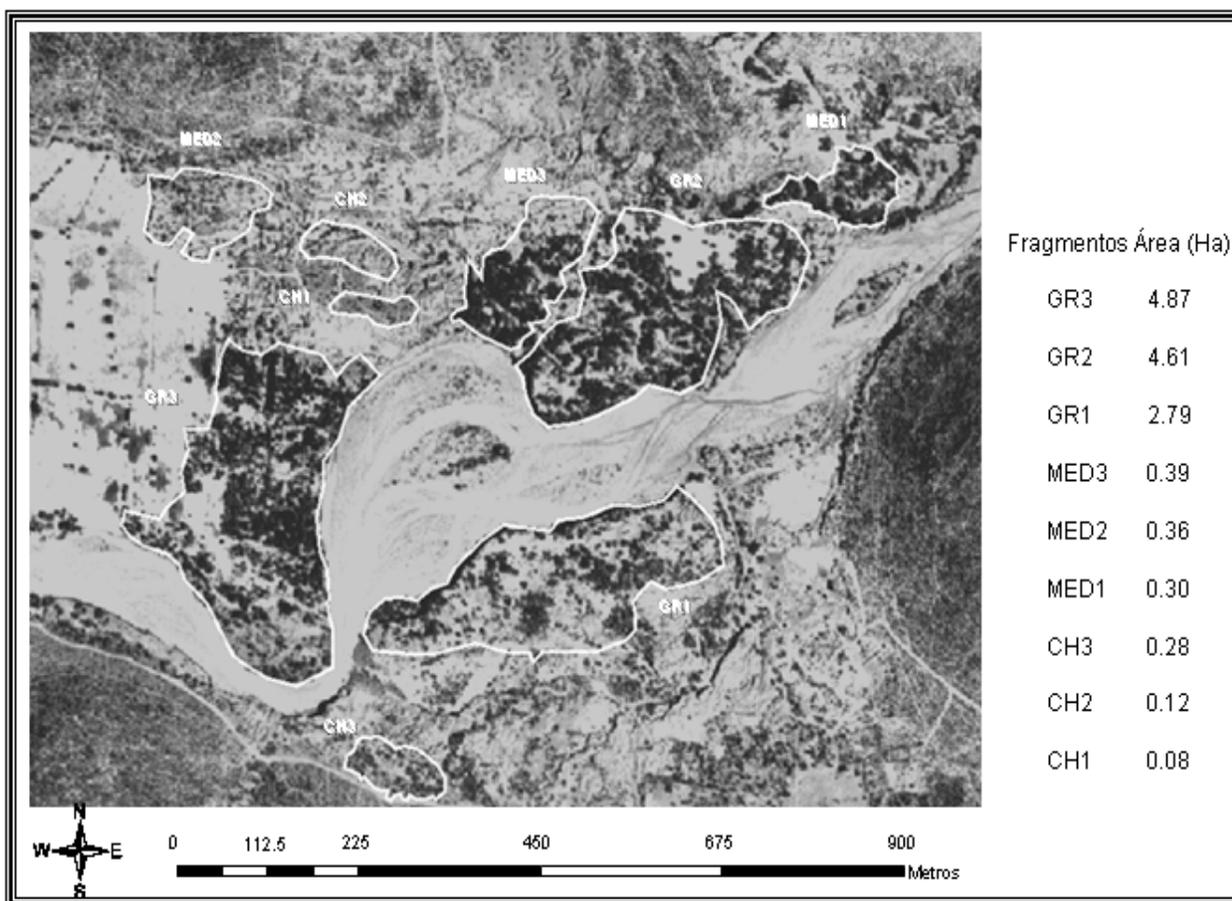


Figura 1. Fragmentos estudiados en la región semiárida de Zapotitlán Salinas, Puebla. Los fragmentos se clasificaron según su área en: chicos (CH), medianos (MED) y grandes (GR).

3.2 Trabajo de Campo

Para realizar el estudio se seleccionaron 9 fragmentos distribuidos en un área de 100 ha con condiciones similares de vegetación y pertenecientes a la misma unidad de paisaje. Debido a lo anterior, se consideró que no había diferencias entre los fragmentos en algunas características como el tipo de suelo, la geomorfología y el clima (García-Oliva, 1991; López-Galindo *et al.*, 2003).

El área de cada fragmento se determinó mediante la lectura de las coordenadas geográficas con un GPS (Global Positioning System, GARMIN 12) en distintos puntos a lo largo de todo su perímetro. Las coordenadas se adicionaron a una ortofoto digital de Zapotitlán Salinas, Puebla (1:75,000 No. E14B75E) y se calculó el área total de cada fragmento con el programa Arc Gis (Versión 8.1, ESRI Inc. 2001). Para determinar el efecto del área de los fragmentos sobre la interacción planta-nodrizas, éstos se clasificaron en tres categorías con base en su área total: 1) fragmentos chicos (CH), cuyas áreas variaban entre 0.08-0.28 ha; 2) fragmentos medianos (MED), con áreas que variaban entre 0.30-0.39 ha y 3) fragmentos grandes (GR), con áreas que variaban entre 2.79-4.87 ha. Para cada uno de estos tipos se seleccionaron tres fragmentos, para un total de nueve fragmentos (Fig. 1).

3.2.1 Estructura de la vegetación y tamaño del dosel de los Mezquites

Para conocer la estructura vertical de la vegetación, se realizó un transecto lineal de 50 m en cada fragmento en el que se ubicaron 25 puntos al azar. En cada punto se colocó una pértiga de fibra de vidrio de 10 m de altura y se registró el

número de toques verticales de la vegetación y la altura a la que interceptaban la pértiga.

Asimismo, se realizó un transecto de 50 X 10 m en cada fragmento, en el que se midieron dos diámetros perpendiculares de la copa de 15 individuos de Mezquite, con excepción de un fragmento chico en el que sólo se midieron 12. Los Mezquites se seleccionaron tratando de evitar conglomerados en el dosel para minimizar el solapamiento entre las copas. Los transectos se ubicaron en el centro de cada fragmento para evitar el efecto de borde.

3.2.2 Riqueza, abundancia y diversidad de plantas asociadas al Mezquite

En cada tipo de fragmento se realizaron muestreos de la comunidad de plantas asociadas al dosel de los 12-15 Mezquites seleccionados en los transectos, para determinar su riqueza, abundancia y diversidad. Los muestreos se realizaron al final de la temporada de lluvias (Agosto-Septiembre del 2005) con el fin de asegurar que la mayoría de las especies perennes y anuales asociadas a los Mezquites estuvieran presentes. Por debajo de la proyección vertical del dosel de cada Mezquite se ubicaron 8 líneas de Canfield con diferentes orientaciones: N, NE, E, SE, S, SW, W y NW, a lo largo de las cuales se registró la intercepción (en centímetros lineales) de individuos o grupos de individuos de cada una de las especies de plantas encontradas. La cobertura total de cada especie creciendo bajo el dosel de los Mezquites se calculó como la suma de las intercepciones registradas en todas las líneas de Canfield.

4. Análisis de Datos

4.1 Estructura de la vegetación y tamaño del dosel de los Mezquites

Para describir la estructura vertical de la vegetación, los toques registrados en la pértiga se clasificaron en cuatro categorías de altura (< 50cm, 50-200cm, 200-400cm y > 400cm), para cada uno de los tipos de fragmentos. Estas categorías fueron definidas con base en el rango de los datos y en las observaciones de campo. La distribución de frecuencias de los toques se comparó entre los distintos tipos de fragmentos mediante una tabla de contingencia de 4 X 3. En caso de existir diferencias significativas, se realizó un análisis de residuales para determinar si las frecuencias observadas en cada una de las entradas de la tabla de contingencia eran significativamente mayores o menores, de acuerdo con lo esperado por azar (Everitt, 1977).

El tamaño del dosel de los Mezquites en cada tipo de fragmento se estimó como el área de una elipse mediante la fórmula: $A = ((D_1 + D_2) / 4)^2 \times \pi$, en donde A es el área del dosel de cada Mezquite, D_1 y D_2 son los dos diámetros perpendiculares y π es la constante matemática. El área del dosel de los Mezquites se comparó entre los diferentes tipos de fragmentos mediante un Análisis de Varianza (ANDEVA) de una vía y comparaciones múltiples (LSD).

4.2 Riqueza, abundancia y diversidad de especies asociadas a los Mezquites

La riqueza, abundancia y diversidad de plantas asociadas al dosel de los Mezquites en cada uno de los tipos de fragmentos, se analizó mediante los siguientes criterios: 1) Riqueza-Se consideró como el número total de especies encontrado debajo de todos los Mezquites; 2) Abundancia-Se estimó como la cobertura total de cada especie calculada a partir de las líneas de Canfield; 3) Diversidad-Se calculó mediante el índice de Shannon-Wiener, a partir de la fórmula:

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$$

En donde H' es la diversidad de especies, s es el número total de especies y p_i es la proporción entre el número de individuos de la especie i , con respecto al número total de individuos de todas las especies (Magurran, 1988). Para todos los Mezquites se obtuvieron los índices de diversidad con el programa EstimateS (Versión 7.5.0. Copyright R. K. Colwell: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>, 2005), considerando cada Mezquite como una unidad de muestreo. Así se utilizaron 45 muestras para los fragmentos chicos, 42 para los medianos y 44 para los grandes. Se estimó el promedio del índice de Shannon (H') para los distintos tipos de fragmentos y se compararon mediante el intervalo de confianza del 95% (Colwell, 2005; Magurran, 1988). El análisis se realizó mediante 50 aleatorizaciones de las muestras.

Adicionalmente, se realizó la comparación de las comunidades de plantas asociadas al dosel del Mezquite de los distintos tipos de fragmentos, mediante gráficas de rango-abundancia y análisis de correspondencias (AC). Para construir las gráficas de rango-abundancia, el rango de cada especie ordenado de mayor a menor, se graficó en el eje de las abcisas y el logaritmo base 10 de la abundancia de cada especie se graficó en el eje de las ordenadas. Este método considera la distribución de las abundancias de todas las especies. Por su parte, el análisis de correspondencias se realizó utilizando todas las especies registradas (36) en los fragmentos (9), en donde los fragmentos fueron definidos como muestras. En este análisis se proyectó simultáneamente la ordenación de los fragmentos y las especies. Con la puntuación (scores) del primer eje de ordenación se realizó un ANDEVA de una vía, para determinar si los grupos de fragmentos y especies observados eran significativamente diferentes. La distribución normal de las puntuaciones se comprobó mediante una prueba de Shapiro-Wilk. Los resultados obtenidos por el AC fueron complementados con los valores de abundancia (Anexo 1) con el fin de observar la preferencia de ocurrencia de las especies asociadas a los Mezquites de distintos fragmentos.

Debido a que el análisis de los datos mostró diferencias significativas en la abundancia de las herbáceas creciendo bajo los Mezquites, se realizó un segundo AC, en el cual solamente se utilizaron las 10 especies de herbáceas registradas y los 9 fragmentos estudiados, los cuales también fueron definidos como muestras.

4.3 Riqueza y abundancia de plantas herbáceas, arbustos y suculentas asociadas al Mezquite

Para determinar las diferencias en la riqueza y abundancia de las especies herbáceas, arbustivas y suculentas asociadas a los Mezquites en los distintos tipos de fragmentos, los datos registrados para las distintas especies se agruparon de acuerdo con su forma de vida. El número de especies por forma de vida se comparó entre los tipos de fragmentos mediante una tabla de contingencia de 3 X 3. La abundancia de cada forma de vida, estimada como la cobertura, se comparó mediante un ANDEVA de una vía, considerando los tipos de fragmento (CH, MED y GR) como tratamientos.

4.4 Relación entre el tamaño del dosel de los Mezquites y el número de especies asociadas

El tamaño del dosel de los individuos de Mezquite se relacionó con el número de especies creciendo bajo su dosel mediante la fórmula: $S = cA^z$, en donde S es el número de especies, A es el área del dosel de Mezquite, z es la pendiente de la curva y c el intercepto. Esta relación se evaluó considerando los datos de los Mezquites de cada fragmento y de todos los fragmentos en conjunto, de manera que se realizaron cuatro regresiones no lineales. Las pendientes de las curvas (z) y los interceptos en el eje de las ordenadas se compararon mediante los intervalos de confianza del 95%.

Todas las pruebas estadísticas se realizaron con el programa SPSS 13.0 (SPSS Inc. Chicago, EU) y los análisis de correspondencias (AC) se realizaron con el programa NTSYSpc (Versión 2.11 1986-2002, Applied Biostatistics Inc.).

5. RESULTADOS

5.1 Estructura de la vegetación y tamaño del dosel de los Mezquites

La estratificación vertical de la vegetación varió en los distintos fragmentos, ya que se encontraron diferencias significativas en las distribuciones de frecuencias ($\chi^2 = 61.87$, g. l. = 6, $p < 0.001$). En general, la estructura de la vegetación tendió a ser más compleja (en términos del número de estratos foliares) al aumentar el tamaño de los fragmentos (Fig. 2). La vegetación en los fragmentos chicos estuvo compuesta por cuatro estratos o categorías de altura, siendo el estrato de 50-200 cm donde se observó una mayor frecuencia de contactos que lo esperado por azar (11%). Las frecuencias del resto de los estratos fueron menores que lo esperado por azar. La vegetación en los fragmentos medianos también presentó cuatro estratos. Los estratos de 50-200 cm y 200-400 cm de altura fueron los mejor representados con 7 y 12% de los toques de vegetación registrados. En los fragmentos grandes se observó la mayor complejidad de la vegetación ya que las categorías de <50 cm, 200-400 cm y >400 cm tuvieron las frecuencias más altas (14, 13 y 22%, respectivamente) del total de toques registrados en los fragmentos. La categoría de <50 cm de altura presentó una frecuencia del doble de lo esperado en otros fragmentos. La frecuencia en la categoría de 50-200 cm fue menor que la esperada por azar (Fig. 2).

El tamaño del dosel de los Mezquites en los distintos fragmentos varió desde 5.5 hasta 65.5 m². El área del dosel de los Mezquites en los fragmentos pequeños (18.9 ± 2.2 m², promedio ± 1 e. e.) no difirió significativamente del

área en los fragmentos medianos ($20.0 \pm 1.8 \text{ m}^2$). El área de los Mezquites en los fragmentos grandes fue de $29.0 \pm 2.6 \text{ m}^2$, siendo significativamente mayor que el área del dosel de los Mezquites de otros fragmentos ($F= 5.877$; g. l.= 2, 128; $p= 0.004$). Los Mezquites en los fragmentos chicos y medianos tuvieron alturas de 2-4 m y estuvieron rodeados por áreas descubiertas de vegetación. Por el contrario, los Mezquites en los fragmentos grandes tuvieron alturas de 4-6 m, llegando a alcanzar inclusive hasta 8 m, los cuales formaban en ocasiones conglomerados que generaban hábitats sombreados.

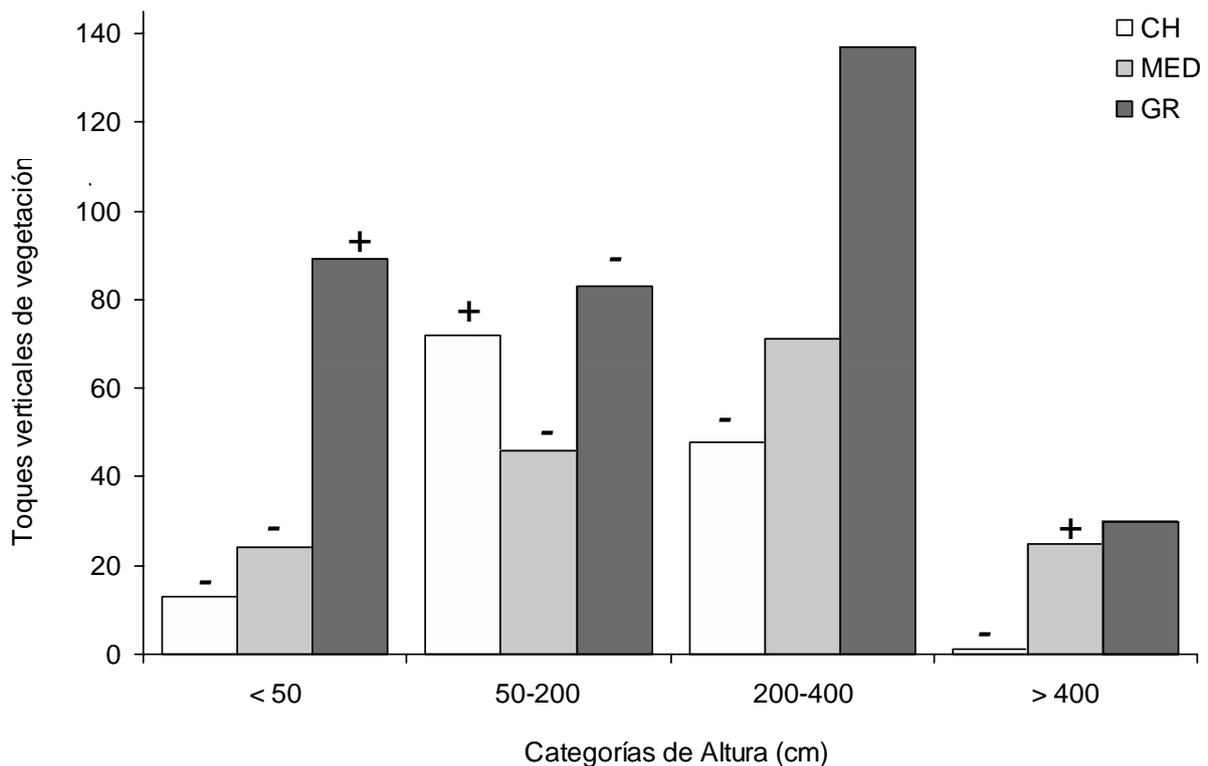


Figura 2. Estructura vertical de la vegetación en fragmentos chicos (CH), medianos (MED) y grandes (GR). Frecuencia más alta (+) o más baja (-) que lo esperado por azar de acuerdo a los residuales ajustados.

5.2 Riqueza, abundancia y diversidad de especies asociadas a los

Mezquites

Se registró un total de 36 especies de plantas creciendo bajo el dosel de los Mezquites. Las especies registradas pertenecen a 28 géneros y 14 familias, siendo las familias Asteraceae y Cactaceae las mejor representadas con 6 y 15 especies, respectivamente. No se encontraron diferencias significativas en el número de especies por forma de vida ($\chi^2 = 3.099$, g. l. = 4, $p = 0.541$) creciendo bajo los Mezquites de distintos tamaños de fragmentos.

La abundancia de las distintas especies fue variable ($F = 5.9$, d. f. = 2, 6, $p = 0.04$) y disminuyó en función del tamaño del fragmento (Anexo 1).

No se observaron diferencias significativas en la diversidad de especies de plantas asociadas a los Mezquites en los fragmentos chicos ($H' = 2.6 \pm 0.3$, Shannon \pm IC) y grandes ($H' = 2.6 \pm 0.03$). La mayor diversidad de plantas asociadas ($H' = 2.8 \pm 0.03$) se observó en los Mezquites de los fragmentos medianos, la cual fue significativamente diferente de la diversidad encontrada debajo de los Mezquites de otros fragmentos.

Las gráficas de rango-abundancia mostraron que la abundancia de las especies asociadas al dosel de los Mezquites se distribuye de manera similar en los fragmentos de distinto tamaño (Fig. 3). Sin embargo, el análisis detallado de la identidad y la abundancia mostró que hubo cambios en la dominancia de algunas de estas especies dependiendo del tamaño del fragmento. Así por ejemplo, algunas especies dominantes bajo el dosel de los Mezquites en fragmentos medianos y grandes fueron la cactácea *Opuntia decumbens*, el arbusto *Celtis pallida* y las herbáceas *Rivina humilis* y *Talinum triangulare*, las

cuales a su vez fueron reemplazadas por otras en los Mezquites de fragmentos chicos. En estos últimos fragmentos, las especies dominantes bajo el dosel de los Mezquites fueron la cactácea *Mammillaria carnea* y las herbáceas *Sanvitalia fruticosa* y *Cordia curassavica*. De la misma forma, algunas especies raras asociadas a los Mezquites de fragmentos grandes tales como *S. fruticosa* y *C. curassavica*, estuvieron dentro del grupo de especies más abundantes bajo el dosel de los Mezquites de fragmentos chicos (Fig. 3).

El análisis de correspondencias realizado con la abundancia relativa de todas las especies registradas bajo los Mezquites en todos los fragmentos, mostró que los dos primeros ejes de ordenación explicaron el 28 y el 48% de la variación total de los datos, respectivamente. Las especies y los fragmentos formaron dos grupos principales en los ejes de ordenación. El primer grupo (A) estuvo formado por dos fragmentos grandes (GR2 y GR3) y uno mediano (MED3); mientras que el segundo grupo (B), estuvo formado por los tres fragmentos chicos (CH1, CH2 y CH3), uno mediano (MED2) y uno grande (GR1). El fragmento MED1 permaneció separado de ambos grupos (Fig. 4-I). El análisis de las puntuaciones del primer eje de ordenación mostró que los fragmentos y las especies incluidos en el grupo A difieren significativamente de los incluidos en el grupo B ($F= 23.621$, g. l.= 2, 31; $p<0.001$).

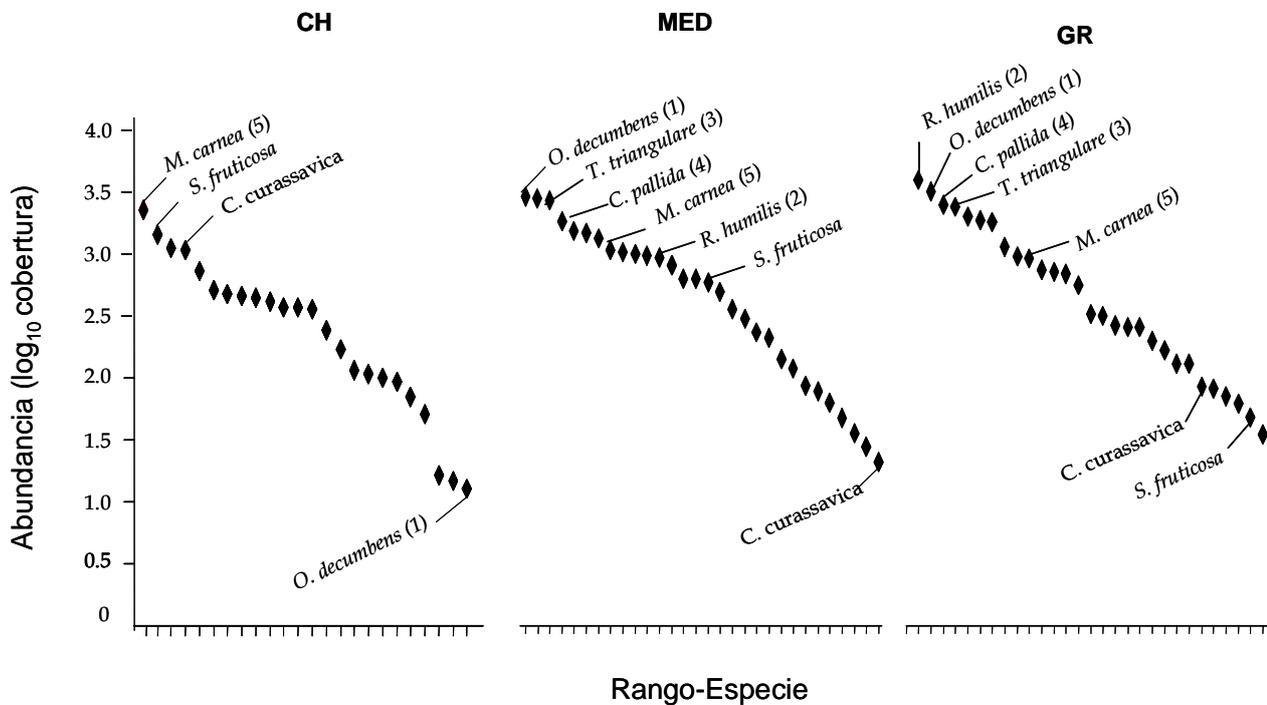


Figura 3. Curvas de rango-abundancia de las especies de plantas que crecen bajo el dosel de Mezquites en fragmentos chicos (CH), medianos (MED) y grandes (GR). Se señalan las 5 especies más abundantes (1-5) encontradas en el estudio, así como algunas de las especies compartidas en varios fragmentos.

Las especies que definieron el grupo A fueron las cactáceas de hábito rastrero *Opuntia decumbens*; las herbáceas *Rivina humilis*, *Talinum triangulare*; y los arbustos *Celtis pallida* y *Viguera dentata* (Fig. 4-I), las cuales presentaron alta abundancia bajo los Mezquites de los fragmentos MED3, GR2 y GR3. Estas especies presentaron una clara asociación espacial con los microhábitats sombreados. Las especies que definieron el grupo B fueron las cactáceas globosas *Mammillaria carnea*, *Mammillaria sphaacelata*, *Coryphanta pallida* y *Ferocactus robustus*, así como las herbáceas *Sanvitalia fruticosa* y *Cordia curassavica*, las cuales se registraron con alta frecuencia bajo los Mezquites relativamente pequeños (<30 m²). Solamente en los Mezquites de uno de los fragmentos grandes (GR1), se observó una alta abundancia de las cactáceas globosas mencionadas (Anexo 1), por lo que este fragmento se agrupó con los fragmentos chicos (Fig. 4-I). Las especies más importantes creciendo bajo los

Mezquites del fragmento mediano MED1, fueron las suculentas *Stenocereus pruinosus* y *Agave marmorata*, así como el pasto *Bothriocloa barbinodis*. La presencia y abundancia de estas especies, particularmente del pasto, determinaron que este fragmento estuviera separado de los demás en el AC (Fig. 4-I).

Considerando que la abundancia de las herbáceas bajo el dosel de los Mezquites disminuyó significativamente en función del tamaño de los fragmentos, se realizó un AC utilizando sólo las 10 especies de herbáceas registradas (Fig. 4-II). En este segundo análisis de correspondencias, los tres primeros ejes de ordenación explicaron el 73.18% de la variación total de los datos. Los cuatro fragmentos de mayor área (MED3, GR1, GR2 y GR3) formaron un grupo, mientras que los demás fragmentos permanecieron dispersos sobre el segundo eje de ordenación (Fig. 4-II). Las especies de plantas que contribuyeron a la formación del único grupo fueron: *Rivina humilis*, *Talinum triangulare*, *Viguera pinnatilobata* y *Lantana achyranthifolia*. El análisis de las puntuaciones del primer eje de ordenación mostró que las especies eran significativamente diferentes del resto ($F= 42.0$, g. l.= 5, 3; $p= 0.006$). Las especies *R. humilis* y *T. triangulare* registraron altos valores de abundancia bajo los Mezquites de fragmentos grandes y estuvieron ausentes en aquellos provenientes de fragmentos chicos.

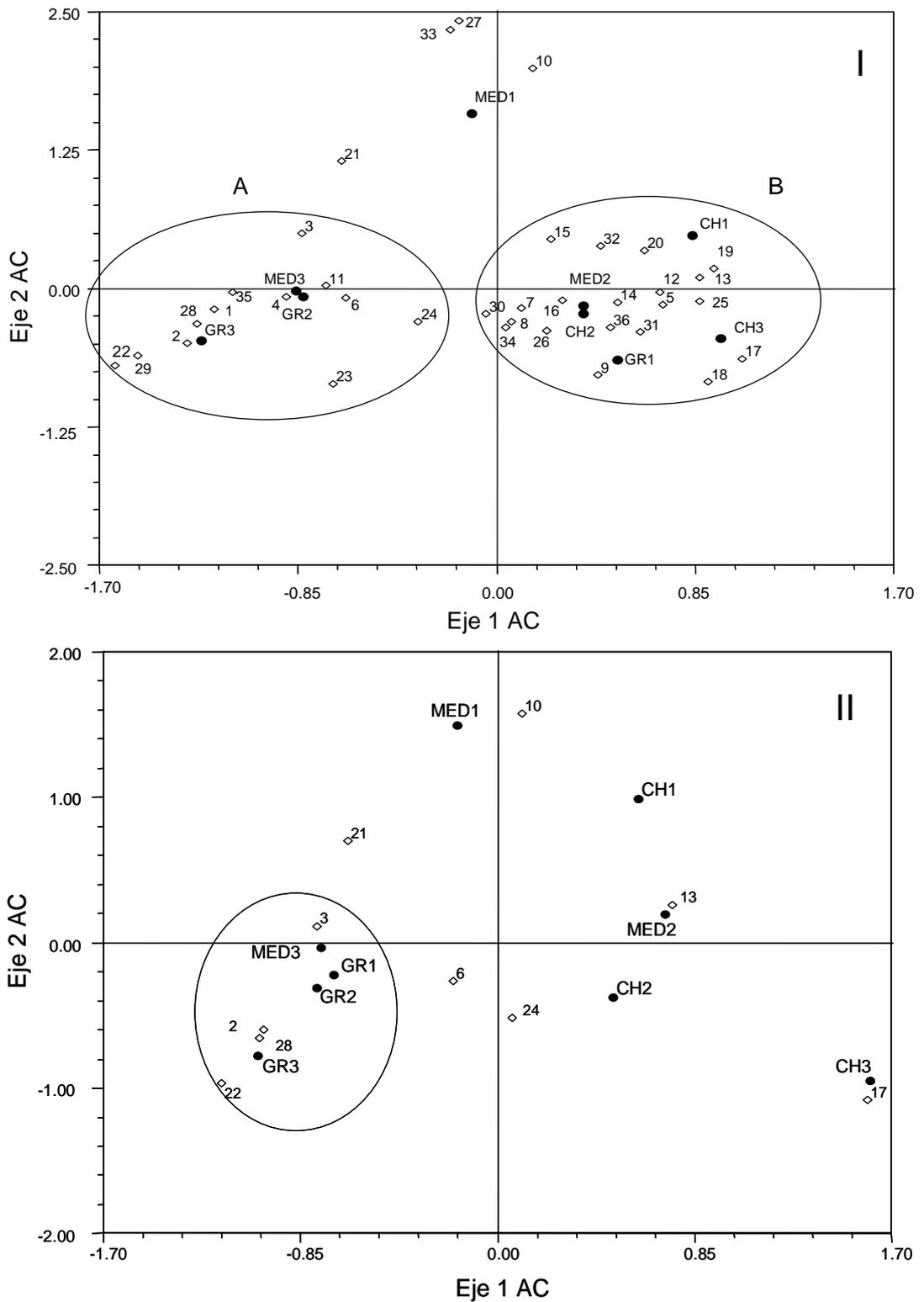


Figura 4. Resultados del análisis de correspondencias para todas las especies (I) y solo para las especies de herbáceas (II) creciendo bajo los Mezquites (rombos blancos), en tres tipos de fragmentos: chicos (CH), medianos (MED) y grandes (GR) (círculos negros). Solo se muestran los dos primeros ejes de ordenación. Los números corresponden a las especies mencionadas en el Anexo 1.

5.3 Riqueza y abundancia de plantas suculentas, arbustivas y herbáceas asociadas al dosel de Mezquites

Las especies de plantas con distintas formas de vida asociadas a los Mezquites presentaron variaciones en el número de especies y abundancia en los distintos tipos de fragmentos (Fig. 5). La abundancia de las suculentas no presentó diferencias significativas entre los Mezquites que crecen en fragmentos de distinto tamaño ($F= 1.92$, g. l.= 2.6; $p= 0.226$). Las especies de suculentas representaron el 50% del total de las especies registradas bajo los Mezquites. Por su parte, la abundancia de los arbustos fue baja y tampoco difirió significativamente entre los Mezquites de los distintos fragmentos ($F= 1.665$, g. l.= 2,6; $P= 0.265$). La abundancia de las herbáceas que crecen bajo los Mezquites varió entre los fragmentos de distinto tamaño ($F= 5.92$, g. l.=2,6; $p= 0.037$; Fig. 5). Los Mezquites de los fragmentos grandes presentaron la mayor abundancia de herbáceas, en comparación con los Mezquites de los fragmentos chicos y grandes.

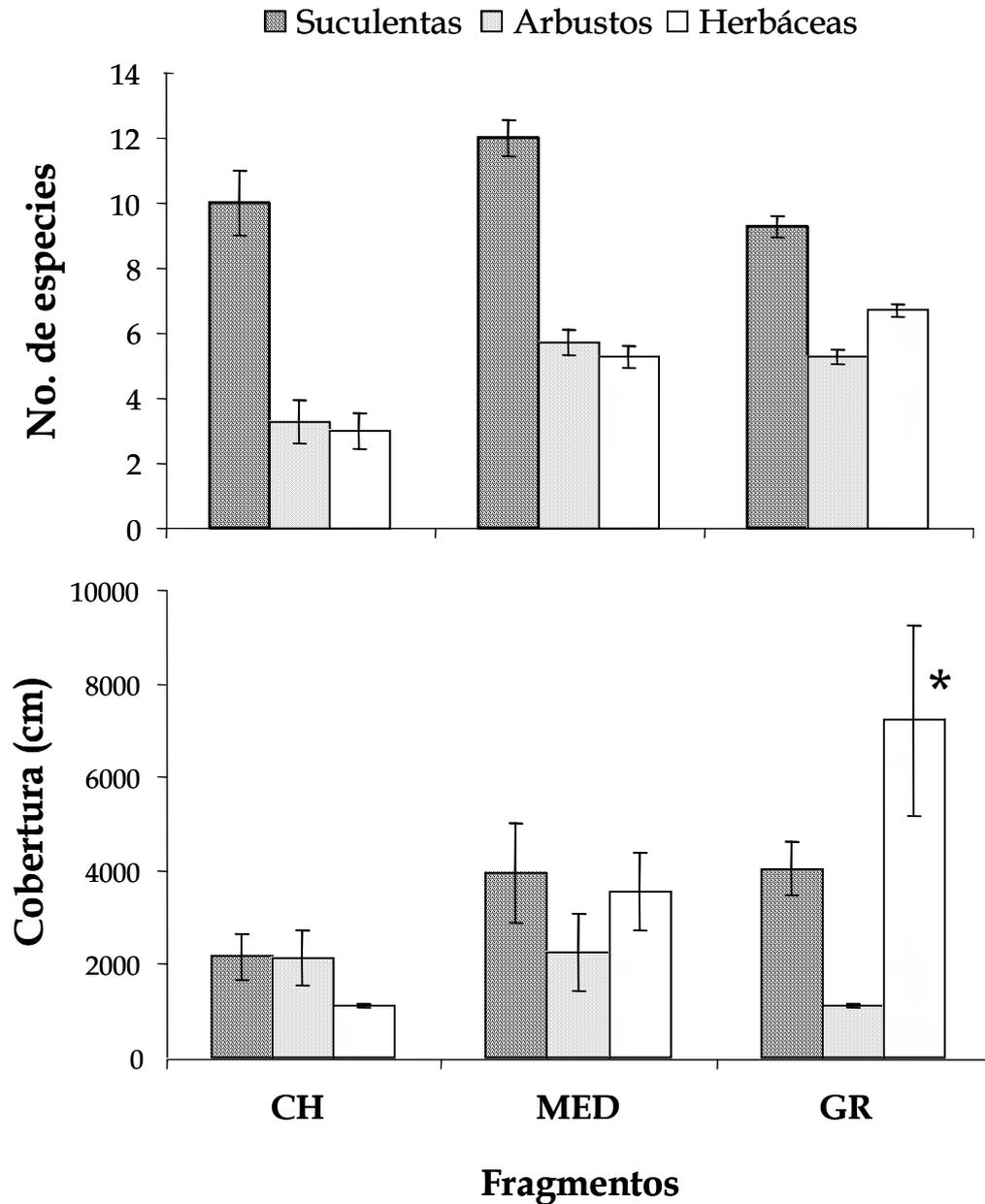


Figura 5. Número de especies y abundancia promedio (\pm e. e., $n=3$) de plantas de distintas formas de vida creciendo bajo el dosel de Mezquites en fragmentos chicos (CH), medianos (MED) y grandes (GR). El símbolo * indica diferencias significativas ($p=0.037$).

5.4 Relación entre el tamaño del dosel de los Mezquites y el número de especies asociadas

La regresión potencial entre el tamaño del dosel del Mezquite y el número de especies de plantas que crecen debajo de él, considerando todos los fragmentos juntos o separados, explicó el 18-42% de la varianza total de los datos (Fig. 6). El número de especies de plantas asociadas al Mezquite se incrementó con el tamaño del dosel, independientemente del tipo de fragmento. La comparación de las pendientes y los interceptos de las regresiones mostró que no existen diferencias significativas entre los fragmentos (Tabla 2).

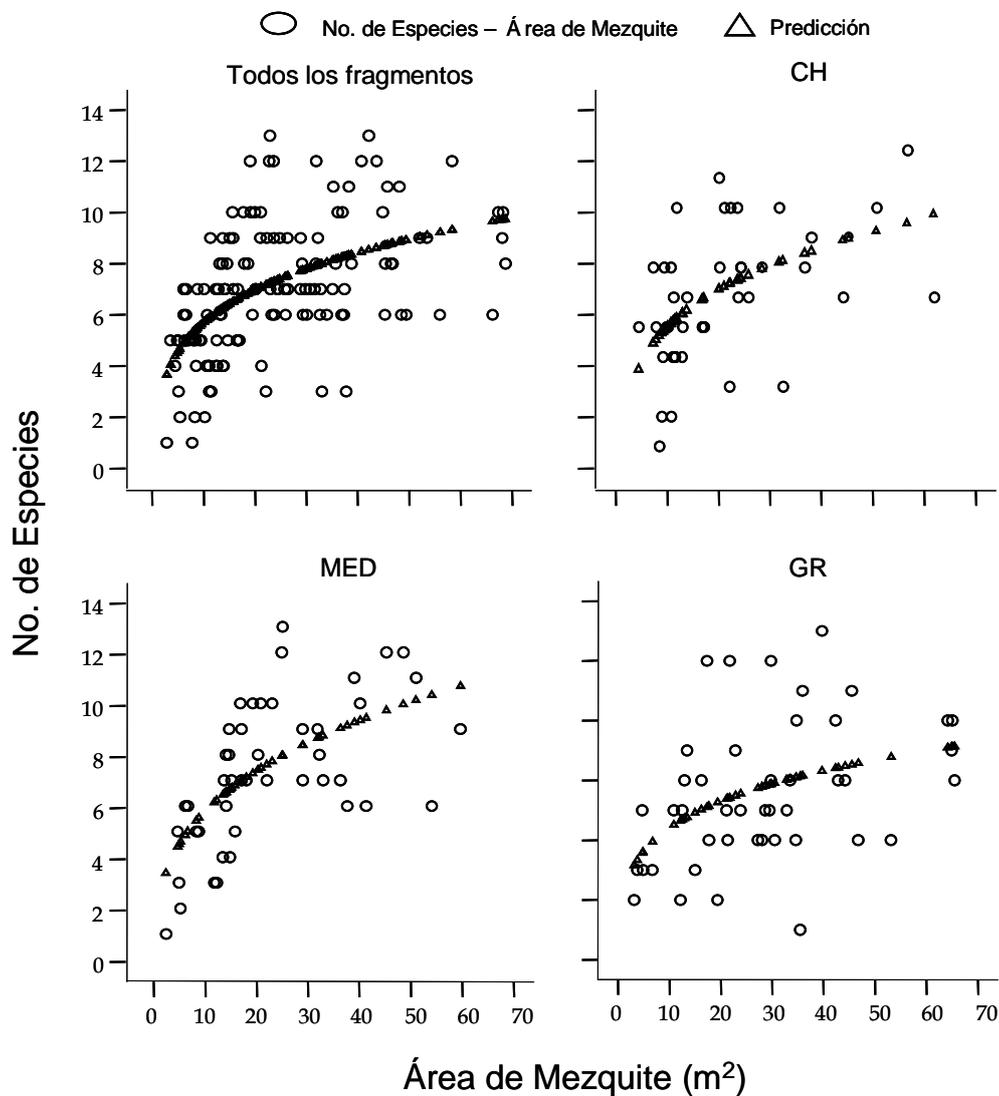


Figura 6. Relación entre el tamaño del dosel del Mezquite y el número de especies creciendo bajo el mismo, considerando a todos los fragmentos juntos o separados, CH- fragmentos chicos, MED- fragmentos medianos y GR- fragmentos grandes. Valores ajustados según la función potencial $S = cA^z$.

Tabla 2. Modelos ajustados y parámetros de las regresiones no lineales entre el tamaño del dosel de Mezquites y el número de especies creciendo bajo el mismo, considerando todos los tipos de fragmentos en conjunto o separados. Los valores entre paréntesis se refieren al intervalo de confianza del 95%. CH-fragmentos chicos, MED-fragmentos medianos y GR-fragmentos grandes. No hubo diferencias significativas entre pendientes e interceptos ($p > 0.05$).

	CH	MED	GR	Todos
Modelo ajustado	$S=2.85 A^{0.27}$	$S=2.89 A^{0.333}$	$S=4.15 A^{0.19}$	$S=3.24 A^{0.525}$
Varianza explicada (R^2)	0.26	0.42	0.18	0.29
Intercepto	2.85	2.89	4.15	3.24
	(1.57-4.13)	(1.66-4.13)	(2.27-6.04)	(2.43-4.06)
Pendiente	0.27	0.33	0.19	0.26
	(0.12-0.42)	(0.19-0.47)	(0.05-0.32)	(0.18- 0.34)

6. DISCUSIÓN

El presente trabajo tuvo como objetivo principal conocer el efecto de la fragmentación sobre el nodricismo en el Valle de Zapotitlán Salinas. En los siguientes párrafos se presenta la discusión de cada uno de los aspectos evaluados.

6.1 Estructura de la vegetación y tamaño del dosel de los Mezquites

De acuerdo con las hipótesis originalmente planteada, los resultados obtenidos mostraron que la estructura de la vegetación fue menor en los fragmentos pequeños que en los fragmentos grandes. Los fragmentos pequeños presentaron solamente un estrato bien representado, mientras que los fragmentos medianos y grandes tuvieron tres estratos bien representados. De la misma manera, el tamaño de los Mezquites fue menor en los fragmentos pequeños y medianos que en los fragmentos grandes. Las diferencias en la estructura de la vegetación y el tamaño de los Mezquites entre fragmentos podrían deberse a diferentes factores físicos y biológicos, así como debido a actividades humanas; los cuales pueden modificar la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción individuales. Es necesario realizar otros trabajos para determinar el posible efecto de cada uno de estos factores en la estructura de la vegetación. Dos aspectos esenciales son la determinación de la edad de los fragmentos y la relación con su tamaño, así como explorar la relación entre el tamaño de los Mezquites y su edad en fragmentos de distinto tamaño. Otros factores que podrían afectar la estructura de la vegetación están relacionados con el uso de la vegetación por parte de los pobladores de Zapotitlán. El Mezquite es una planta ampliamente explotada ya que se utiliza en horcones, cercas y forraje, además de ser una de las fuentes principales de combustible (leña) (Sánchez-Paredes, 2007). Estudios realizados en la comunidad de Zapotitlán muestran que los pobladores visitan más frecuentemente los Mezquiales que cualquier otro tipo de vegetación, debido a que en él encuentran una alta proporción de los productos que necesitan y que se encuentran cerca del poblado (Paredes, 2001). Estudios realizados en otras

regiones han mostrado que el régimen de manejo y disturbio pueden modificar la estructura vertical y horizontal de las comunidades vegetales, incluyendo la composición de las distintas formas de crecimiento, así como las interacciones planta-planta (Liira y Zobel, 2000; Vargas *et al.*, 2002; Brooker *et al.*, 2006; Yagil *et al.*, 2007). El número de estratos de la vegetación disminuye al aumentar la intensidad de disturbio (Vargas *et al.*, 2002) lo que concuerda con los resultados encontrados en este estudio.

6.2 Riqueza, abundancia y diversidad de especies asociadas a los

Mezquites

Los resultados sugieren que la interacción positiva planta-nodriza fue afectada por la fragmentación ya que al disminuir la cobertura del dosel de los Mezquites en fragmentos pequeños, también se modificó la composición de la comunidad de especies beneficiarias que crecen bajo su dosel. En general, la fragmentación de los mezquiales en el Valle de Zapotitlán no afectó la riqueza de las especies asociadas a *P. laevigata*, sin embargo, si se modificó la abundancia de especies particulares. La abundancia de las herbáceas fue mayor debajo del dosel de los Mezquites de fragmentos grandes, que debajo de los Mezquites de otros fragmentos. Asimismo, se observaron cambios en la diversidad de plantas asociadas dependiendo del tamaño de los fragmentos, registrándose los valores más altos en fragmentos medianos. Los resultados anteriores no apoyan la hipótesis originalmente planteada.

No existen trabajos en la literatura ecológica en los que se haya evaluado el nodricismo en un ambiente fragmentado, por lo que los resultados

obtenidos serán discutidos considerando el efecto de la fragmentación sobre otras interacciones positivas.

En este sentido, Aizen y Feinsinger (1994 b) en el Chaco Serrano (Argentina), registraron que la fragmentación disminuye la riqueza de especies visitantes de las flores de *Prosopis nigra* y *Cercidium australe*. Ellos reportan que la fragmentación permite la dominancia de una especie visitante exótica, mientras que las especies visitantes nativas, son reemplazadas, lo que disminuye la diversidad en las especies interactuantes al reducirse el tamaño del fragmento. De manera general y sin olvidar que la respuesta de las plantas y los animales a la fragmentación puede ser diferencial, los resultados de estos autores no concuerdan con lo observado en el presente estudio. Por el contrario, Graham y otros (2002) encontraron que la riqueza de aves dispersoras de semillas de árboles frutales no se modifica en bosque fragmentado, lo cual coincide con nuestros resultados. En el presente estudio, la diversidad de especies asociadas a *Prosopis laevigata* fue mayor en los fragmentos medianos que en los fragmentos chicos y grandes, y las especies dominantes variaron según el tamaño del fragmento. Incluso algunas especies se perdieron en fragmentos chicos mientras que otras sólo se registraron en fragmentos grandes. De manera similar a estos resultados, estudios realizados en Bolivia con *Prosopis flexuosa* sugieren que esta planta afecta el reemplazo de especies particulares sin modificar la riqueza de las especies asociadas (Larrea-Alcazar *et al.*, 2005).

Se ha propuesto que es difícil generalizar en lo concerniente al efecto de la fragmentación sobre la composición de ensamblajes de especies, debido a

que se han encontrado resultados contrastantes al estudiar distintas interacciones positivas (Graham *et al.*, 2002; Bruna *et al.*, 2005). En tales estudios se ha observado que los resultados dependen en gran medida de las características de las especies, principalmente las relacionadas con la dispersión, sobrevivencia y crecimiento (e. g. Graham *et al.*, 2002; Galetti *et al.*, 2003; Quesada *et al.*, 2004; Tremlová y Munzbergová, 2007). En trabajos relacionados con la interacción planta-nodrizza, se ha planteado que la abundancia de las especies beneficiarias puede depender de su forma de vida y requerimientos ecofisiológicos (Mandujano *et al.*, 2002; López, y Valdivia, 2007) así como de su capacidad de dispersión y habilidad competitiva (Flores-Flores *et al.*, 2000).

En relación a la abundancia de las especies asociadas a *P. laevigata*, se observaron dos agrupaciones principales, el primer grupo estuvo conformado por algunas especies de herbáceas y cactáceas de hábito rastrero creciendo abundantemente debajo de Mezquites de fragmentos grandes, presentando una cobertura casi continua en estos fragmentos. El segundo grupo, por el contrario, estuvo conformado por cactáceas de forma globosa, que presentan crecimiento cespitoso y que son frecuentes en los Mezquites aislados de tamaño relativamente pequeño encontrados en los fragmentos chicos y medianos.

La abundante presencia de *Opuntia decumbens* (una cactácea de hábito rastrero) creciendo bajo los Mezquites de fragmentos grandes ha sido reportada anteriormente bajo el dosel de *Prosopis laevigata* y de otras plantas perennes (Valiente-Banuet *et al.*, 2000; Sortibrán *et al.*, 2005). Inclusive,

Sortibrán y otros (2005) sugieren que en el valle esta especie se restringe a microhábitats sombreados ya que sus tallos horizontales les permiten una mayor intercepción de luz, lo que en condiciones de luz directa puede provocar un aumento excesivo en la temperatura e inducir la fotoinhibición en sus tallos. Asimismo, la asociación de distintas especies de cactáceas globosas bajo el dosel de los Mezquites es un fenómeno ampliamente estudiado en el Valle de Zapotitlán (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Mandujano *et al.*, 2002). La interacción de cactáceas de diversas formas de vida asociadas con plantas leñosas también se ha reportado para otros sistemas áridos y semiáridos (Flores y Jurado, 2002; Larrea-Alcázar, *et al.*, 2005; López y Valdivia, 2007).

Se ha planteado que las modificaciones del microambiente por las plantas nodriza favorecen el establecimiento, crecimiento y reproducción de un gran número de especies de plantas (Nobel, 1984; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet, *et al.*, 1991; Callaway, 1995; Flores y Jurado, 2003). No obstante lo anterior, los altos valores de abundancia de algunas especies de herbáceas como *Rivina humilis* y *Talinum triangulare* registrados debajo del dosel de Mezquites de fragmentos grandes fueron inesperados. Lo anterior debido a que estas especies son consideradas como elementos de vegetación secundaria, y que por lo tanto, no formarían parte del sistema original (Oswaldo Téllez, com. pers). Estos resultados podrían indicar que el disturbio es o fue mayor en estos Mezquites que en los Mezquites de otros fragmentos, sin embargo es necesario realizar estudios experimentales para comprobar las ideas anteriores.

En distintos ambientes se ha observado que el disturbio antropogénico puede provocar una ruptura en las interacciones positivas, modificando la composición y estructura de la comunidad entera. En un valle aluvial al noroeste de Grecia, este tipo de disturbio ha afectado la regeneración de plántulas de *Juniperus excelsa* asociadas a distintas especies de plantas nodriza (Millios *et al.*, 2006). En Bosques de la Reserva de los Tuxtlas (Veracruz, Méx.) perturbados por actividades humanas, también se ha registrado una ruptura en el ensamblaje entre las especies de aves dispersoras de árboles frutales, modificando la abundancia y la composición de las especies visitantes (Graham *et al.*, 2002). En el caso del Valle de Zapotitlán, los resultados obtenidos sugieren que el deterioro ambiental producido por actividades humanas (desmonte para el manejo agrícola, la extracción de materiales para la minería, la obtención de sal y la ganadería) también podría estar afectando la interacción que se establece entre el Mezquite y sus plantas asociadas.

6.3 Relación entre el tamaño del dosel de los Mezquites y el número de especies asociadas

De acuerdo con lo esperado en nuestra tercera hipótesis, los resultados de este estudio sugieren que el número de especies beneficiarias se relaciona significativamente con el tamaño de los Mezquites mediante una función potencial. Esta interacción se mantiene constante en fragmentos de distinto tamaño. Esta misma relación entre el tamaño de leñosas perennes y el número de especies beneficiarias se ha observado también en otras regiones

semiáridas, en donde este patrón de interacción es consistente a grandes escalas espaciales y a través de distintos gradientes ambientales (Pugnaire *et al.*, 1996; Tewksbury y Lloyd, 2001; Maestre y Cortina, 2005). De manera similar, los efectos del tamaño del palo fierro (*Olneya tesota*) fueron consistentes en áreas méxicas y xéricas del desierto de Sonora. Sin embargo el efecto del dosel fue diferencial para especies perennes o efímeras dependiendo del sitio en donde crecían (Tewksbury y Lloyd, 2001). En general, se ha determinado que los patrones de asociación espacial entre una planta nodriza y las distintas especies beneficiarias dependen en gran medida del tamaño-edad de la planta benefactora, y son altamente dependientes del contexto ambiental (Yavitt y Smith, 1983; Callaway, 1995; Tewksbury y Lloyd, 2001; Maestre, 2004; Maestre y Cortina, 2005).

7. CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que la fragmentación existente en el Valle de Zapotitlán afecta la interacción entre *Prosopis laevigata* y las especies de plantas asociadas a su dosel. El tamaño del dosel de Mezquites así como la estructura vertical de la vegetación son menores en fragmentos de tamaño pequeño. Estas alteraciones aparentemente determinan cambios en la abundancia de especies particulares. Estos cambios pueden ser resultado de la identidad y la forma de vida de las especies beneficiarias, así como del tamaño de la planta benefactora. Otros posibles factores pueden ser la historia y edad de los fragmentos, así como del nivel del disturbio antropogénico.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Aizen, M. A. y Feinsinger, P. 1994 a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* **75**: 330-351.
- Aizen, M. A. y Feinsinger, P. 1994 b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* **2**: 378-392.
- Anónimo. (2002). Evaluación del deterioro ambiental, conservación ecológica y manejo sustentable de recursos naturales en la subcuenca baja de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Informe General. UBIPRO, FES Iztacala, UNAM.
- Ashworth, L., Aguilar, R., Galetto, L., y Aizen, M. 2004. Why do pollination and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology* **92**: 717-719.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* **12**: 380-389.
- Benítez-Malvido, J. y Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* **17**: 389-400.
- Brooker, R. W., Scott, D., Palmer, S. C. F., Swaine, E. 2006. Transient facilitative effects of heather on Scots pine along a grazing disturbance gradient in Scottish moorland. *Journal of Ecology* **94**: 637-645.

- Bruna, E. M. 2003. Are plant populations in fragmented habitats recruitment limited? Test with an Amazonian herb. *Ecology* **84**: 932-947.
- Bruna, E. M., Vasconcelos, H. L., Heredia, S. 2005. The effect of habitat fragmentation on communities of mutualist: Amazonian ants and their host plants. *Biological Conservation* **124**: 209-216.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* **61**: 306-349.
- Castillo-López, M. C. 2004. Caracterización e impacto de la degradación de tierras y fragmentación de hábitats en el valle aluvial de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Biología, FES Iztacala, UNAM.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of richness and shared species from samples. Versión 7.5. User's Guide and application. Publicados en <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cunningham, A. S. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society of London* **1448**: 1148-1152
- Everitt, B. S. 1977. The analysis of contingency tables. Chapman and Hall, London.
- Flores-Flores, J. L., Cruz-Rodríguez, J. A., García-Moya, E., Frías-Hernández, J. T. y Montesinos, S. G. 2000. Características de la vegetación herbácea en una comunidad semiárida dominada por Mezquite *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. Ex. Wild) M. C. Johnst. En: Frías-Hernández, J. T., Olalde-Portugal, V., Vernon-Carter, E. J.

- (Eds.). Pp: 81-93. Mezquite, árbol de usos múltiples, estado actual del conocimiento en México. Universidad de Guanajuato, México.
- Flores, J. y Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* **14**: 911-916.
- Galetti, M. Alves-Costa, C. P., Cazetta, E. 2003. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. *Biological Conservation* **111**: 269-273.
- García, D. y Chacoff, P. 2006. Scale-dependent effects of habitat fragmentation on Hawthorn pollination, frugivory, and seed predation. *Conservation Biology* **2**: 400-411.
- García-Oliva, F. 1991. Influencia de la dinámica del paisaje en la distribución de las comunidades vegetales en la cuenca del río Zapotitlán. *Investigaciones Geográficas* (Instituto de Geografía, UNAM) **23**: 53-70.
- Graham, C., Martínez-Leyva, J. E. y Cruz-Paredes, L. 2002. Use of fruiting trees by birds in continuous forest and riparian forest remnants in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biotropica* **4**: 589-597.
- Godínez-Alvarez, H., Valverde, T. y Ortega-Baés, P. 2003. Demographic Trends in Cactaceae. *The Botanical Review* **69**: 173-203.
- Harrison, S. 1995. Effects of spatial structure on ecosystem functioning. Pp: 279-325. En: Mooney, H. A., Lubchenco, J., Dirzo, R. y Sala, O. E. (Eds). Global Biodiversity Assessment. Cambridge University Press.

- Herrerías-Diego, Y. y Benitez-Malvido, J. 2005. Consecuencias de la fragmentación de ecosistemas. Diplomado en restauración ecológica. En: "Temas sobre restauración ecológica". Sánchez, O., Peters, E., Marquez-Huitzil, R., Vega, E., Portales, G., Valdez, M. y Azuara, D. (Eds). Pp: 113-126. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, United Status Fish and Wildlife Service, Unidos para la Conservación A. C.
- Jurado, E., Flores J., Endress, A. G., Flores, M., Estrada, E. y Pando, M. 2006. Seed removal rates under isolated trees and continuous vegetation in semiarid thornscrub. *Restoration Ecology* **14**: 204-209.
- Larrea-Alcázar, D. M., Lopez, R. P. y Barrientos, D. 2005. The nurse-plant effect of *Prosopis flexuosa* D.C. (Leg-Mim) in a dry valley of the Bolivian Andes. *Ecotropicos* **18**: 89-95.
- Liira, J. y Zobel, K. 2000. Vertical structure of a species-rich grassland canopy, treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Plant Ecology* **146**: 185-195.
- López-Galindo, F., Muñoz-Iniestra, D., Hernández-Moreno, M., Soler-Aburto, A., Castillo-Lopez, M. C. y Hernández-Arzate, I. 2003. Análisis integral de la toposecuencia y su influencia en la distribución de la vegetación y la degradación del suelo en la Subcuenca de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **56**: 19-41.

- López, R. P. y Valdivia, S. 2007. The importance of shrub cover for four cactus species differing in growth form in an Andean semi-desert. *Journal of Vegetation Science* **18**: 263-270.
- MacArthur, R. y Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- McClaran, M. P. y Angell, D. 2007. Mesquite and grass relationships at two spatial resolutions. *Plant Ecology*. **1**: 119-126.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurements. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Maestre, F. T. 2004. On the importance of patch attributes, environmental factors and past human impacts as determinants of perennial plant species richness and diversity in Mediterranean semiarid steppes. *Diversity and Distributions* **10**: 21-29.
- Maestre, F. T. y Cortina, J. 2005. Remnant shrubs in mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica* **27**: 161-169.
- Mandujano, M. C., Flores-Martínez, A., Goluvob, J. y Ezcurra, E. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist* **2**: 162-168.
- Milios, E., Pipinis, E., Petrou, P., Akritidou, S., Smiris, P. y Aslanidou, M. 2006. Structure and regeneration patterns of the *Juniperus excelsa* Bieb. stands in the central part of the Nestos valley in the northeast of

- Greece, in the context of anthropogenic disturbances and nurse plant facilitation. *Ecological Research* **5**: 713-723.
- Nobel, P. S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecología* **62**: 310-317.
- Oliveros-Galindo, O. 2000. Descripción estructural de las comunidades vegetales en las terrazas fluviales del río Salado en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. Tesis de Biología. ENEP-Iztacala, UNAM.
- Paredes, F. M. 2001. Contribución del estudio etnobotánico de la flora útil de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Biología, FES Iztacala, UNAM.
- Pugnaire, F. I., Haase, P. y Puigdefábregas, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* **77**: 1420-1426.
- Quesada, M., Stoner, K. E., Lobo, J. A., Herrerías-Diego, Y., Palacios-Guevara, C., Munguía-Rosas, A., Salazar, K. y Rosas-Guerrero, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated bombacaceous trees. *Biotropica* **36**: 131-138.
- Robinson, G. R., Holt, R. D., Gaines, M. S., Hamburg, S. P., Johnson, M. L., Fitch, H. S. y Martinko, E. A. 1992. Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science* **257**: 524-526.

- Rodríguez-Cabal, M., Aizen, M. A., Novaro, A. J. 2007. Habitat fragmentation disrupts a plant-disperser mutualism in the temperate forest of South America. *Biological Conservation* **139**: 195-202.
- Rossi, B. E. y Villagra, P. E. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* **14**: 543-550.
- Sánchez-Paredes, L. 2007. Diagnóstico y consecuencias ecológicas de la extracción y consumo de la leña en Colonia San Martín, Valle de Zapotitlán, Puebla. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. FES Iztacala, UNAM.
- Saunders, D. A., Hoobs, R. J. y Margules, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**: 118-132.
- Scariot, Aldicir. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* **87**: 66-76.
- Schade, J. D., Sponseller, R., Collins, S. L. y Stiles, A. 2003. The influence of *Prosopis* canopies on understorey vegetation: effects of landscape position. *Journal of Vegetation Science* **14**: 743-750.
- Sortibrán, L., Tinoco-Ojanguren, C., Terrazas, T., Valiente-Banuet, A. 2005. Does cladode inclination restrict microhabitat distribution for *Opuntia puberula* (Cactaceae)? *American Journal of Botany* **4**: 700-708.
- Sosa, V. J. y Fleming, T. H. 2002. Why are columnar cacti associated with nurse plants? En: Fleming, T. H. y Valiente-Banuet. Columnar cacti

and their mutualist: Evolution, ecology and conservation. Pp: 306-323. The University of Arizona Press.

Tewksbury, J. J. y Lloyd, J. D. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* **127**: 425-434.

Tremlová, K. y Munzbergová, Z. 2007. Importance of species traits for species distribution in fragmented landscapes. *Ecology* **4**: 965-977

Valdivia, C. E., Simonetti, J. A. y Henríquez, C. A. 2006. Depressed pollination of *Lapageria rosea* Ruiz *et* Pav. (Philesiaceae) in fragmented temperate rainforest of southern South America. *Biodiversity and Conservation* **15**: 1845-1856.

Valiente-Banuet y Ezcurra, E. 1991. Shade as cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *The Journal of Ecology* **4**: 961-971.

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

Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Coro-Arizmendi, M., Villaseñor, J. L. y Ortega-Ramirez, J. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **67**: 24-74.

- Valiente-Banuet, A. y Godínez-Alvarez, H. 2002. Population and community ecology. Pp: 91-108 in P.S. Nobel (ed.), cacti: Biology and Uses. University Of California Press, Berkeley.
- Vargas, O., Premauer, J. y De los Angeles C. C. 2002. Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Ecotropicos* **15**: 35-50.
- Whittaker, R. J. 1998. Island biogeography: ecology, evolution, and conservation. Oxford University Press, Oxford. U. S.
- Yagil, O., Perevolotsky, A., Kigel, J. 2007. Interactive effects of grazing and shrubs on the annual plant community in semi-arid Mediterranean shrublands. *Journal of Vegetation Science* **18**: 869-878.
- Yavitt, J. B. y Smith, L. 1983. Spatial patterns of Mesquite and associated herbaceous species in an Arizona desert grassland. *American Midland Naturalist*. **1**: 89-93.
- Zartman, C. E. 2003. Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. *Ecology* **84**: 948-954.

9. Anexo 1. Abundancia (cobertura en centímetros) de cada especie registrada bajo el dosel de Mezquites de distintos fragmentos.

	Especie	CH1	CH2	CH3	MED1	MED2	MED3	GR1	GR2	GR3
1	<i>Opuntia decumbens</i>	0	0	14	331.3	38	3619.5	92	1048	4006.2
2	<i>Rivina humilis</i>	0	0	0	0	0	1042	212	2399	5341
3	<i>Talinum triangulare</i>	0	0	0	1118	0	2572.5	106	3079	12
4	<i>Celtis pallida</i>	0	0	0	479	305	1663	275	1542.3	2358.5
5	<i>Mammillaria carnea</i>	512	781.2	1779.2	670.6	565.7	532.2	1056	353	0
6	<i>Viguiera dentata</i>	0	551.2	0	289	166	1511	0	1925.5	1190
7	A8	0	1889	0	421	904	0	141	1312	941
8	<i>Castella erecta</i>	83	0	124.2	88	1722.2	238	431	653	1231.3
9	A17	0	0	462	0	0	1394	2466	48	0
10	<i>Bothriochloa barbinodis</i>	422	0	38	3750	0	55	19	41	18.5
11	<i>Opuntia pubescens</i>	17.3	0	91.6	214	12.3	1148	91.5	479	596.3
12	<i>Mammillaria sphacelata</i>	336.8	46	196	352	332.5	73.5	1089.3	37	0
13	<i>Sanvitalia fruticosa</i>	737	376	365.7	0	803	0	69	0	0
14	<i>Leimairocereus hollianus</i>	271	146	25.8	9	690.3	117	454	384.5	5.5
15	<i>Opuntia pillifera</i>	80	5	43.5	441	681.7	85	43	345	0
16	<i>Prosopis laevigata</i>	39	341	274	145	69	399	0	162	130.5
17	<i>Cordia curassavica</i>	0	226	1195	0	23	0	0	65	25
18	<i>Ferocactus robustus</i>	0	0	525	0	92	0	911	0	0
19	<i>Coryphanta pallida</i>	423.4	106.1	415.7	134.8	125.3	27.5	118.5	30	0
20	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	416.1	90.5	91.8	37	46	368	59.2	167.8	0
21	<i>Vallesia glabra</i>	0	0	0	432	0	828	0	0	0
22	<i>Viguiera pinnatilobata</i>	0	0	0	0	0	55	0	0	878.5
23	A16	0	0	0	0	0	0	162	0	521
24	<i>Solanum tridynamum</i>	0	136	0	0	0	31	0	272	105
25	<i>Ferocactus latispinus</i>	52	9	236	87.5	10.3	4	107	16	22
26	<i>Stenocereus stellatus</i>	0	0	82.5	0	144	25	0	129.5	63
27	<i>Agave marmorata</i>	0	0	0	332	0	35	0	0	0
28	<i>Lantana achiranthifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	191	114.4
29	<i>Marginatocereus marginatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	58.5	243.5
30	<i>Parkinsonia praecox</i>	0	0	0	0	141	113	0	0	37
31	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	0	91	28.8	0	40.5	0	0	0	0
32	<i>Cylindropuntia imbricata</i>	58	0	0	0	0	0	0	0	94.5
33	<i>Stenocereus pruinosus</i>	0	0	0	137.5	0	5.6	0	0	0
34	<i>Lantana camara</i>	0	0	16	0	11	0	0	52	0
35	<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	0	0	0	0	0	72.5	0	0	0
36	<i>Peniocereus viperinus</i>	0	17.8	0	0	0	0	0	0	0