

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

GERMINACIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE *Agave potatorum* Zucc. EN EL VALLE DE
TEHUACÁN: BASES ECOLÓGICAS PARA LA REFORESTACIÓN

TESIS

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

PRESENTA:

BIOL. SELENE RANGEL LANDA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ

MORELIA, MICHOACÁN



ENERO DE 2009



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 22 de Septiembre de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **SELENE RANGEL LANDA** con número de cuenta **505016861** con la tesis titulada "**Germinación y establecimiento de *Agave potatorum* Zucc, en el Valle de Tehuacán: bases ecológicas para la reforestación**", realizada bajo la dirección del **DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ**:

Presidente: DRA. PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA
Vocal: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER
Secretario: DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ
Suplente: DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP
Suplente: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 18 de Noviembre de 2008.


Dr. Juan Nuñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

A los que han abierto las puertas de sus casas,
brindado su amistad y su confianza.

Que han soñado que se puede hacer algo
para salir adelante y cuidar el monte,
que día a día trabajan para que este sueño
se vuelva realidad.

A los habitantes de
Santa María Ixcatlán,
San Luis Atolotitlán y
San Francisco Xochiltepec.

Para que sigamos disfrutando
de la belleza del papalometl,
el maguey mariposa y
su exquisito mezcal.



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi tutor el Dr. Alejandro Casas Fernández por su asesoría, confianza, apoyo y amistad.

A la Dr. Patricia Dávila y el Dr. Alfonso Valiente Banuet, miembros de mi comité tutorial por sus comentarios, observaciones y consejos durante el desarrollo de esta investigación. Al Dr. Erick de la Barrera Montpellier y el Dr. Diego Pérez Salicrup miembros del jurado por sus valiosas aportaciones en el desarrollo final de este trabajo.

Al Consejo Nacional para la Ciencia y Tecnología CONACyT y el Dirección General de Estudios de Posgrado DGEP por el apoyo económico otorgado a través de las becas para la realización de mis estudios de posgrado.

A las siguientes instituciones y programas por el financiamiento otorgado para la realización de este proyecto. Programa de Apoyo a proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), por medio de los proyectos “Bases Ecológicas para el Aprovechamiento y Conservación de Recursos Vegetales en las Zonas Áridas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán” (IN220005) y “Manejo y conservación *in situ* de los recursos vegetales de zonas áridas de México: un enfoque ecológico y etnobotánico” (IN219608). Fondos Sectoriales SEMARNAT-CONACyT por apoyar el proyecto “Recursos Genéticos de México: manejo *in situ* y Bioseguridad” (2002-C1-0544). El Royal Botanic Gardens, Kew, que apoyo el proyecto “Integral Study of the columnar cacto of the Tehuacan-Cuicatlán Biopher Reserve”.

Al Técnico Edgar Pérez Negrón Souza por su asistencia en el trabajo de campo y resolver la logística para el trabajo del laboratorio de Ecología y Evolución de los Recursos Vegetales. A los Ingenieros Heberto Ferreira Medina, Alberto Valencia y su equipo de trabajo por su apoyo para resolver todos los problemas con las imprescindibles computadoras y las telecomunicaciones.

A los Sres. Amado Solís Ramírez, Nicolás Pacheco Velazquez, Miguel Romero Negrellos, Mateo Rodriguez, Noel Negrellos Ortega, autoridades de ejidales y de las agencias municipales de San Luis Atolotitlán y San Francisco Xochiltepec, por permitirnos trabajar en sus comunidades. Al comité del vivero comunitario de San Luis Atolotitlán por su apoyo para la realización de los experimentos en campo y a la dirección de la Reserva de la Biosfera Valle de Tehuacán-Cuicatlán, especialmente al Sr. Everardo Hernández presidente del comité del vivero y el Biol. Fernando Flores.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas y las personas que hicieron posible que el camino para llegar aquí fuera más sencillo, gracias Dolores Rodríguez, Alejandro Rebollar, Yolanda Morales, Lilia Jiménez.

Muchísimas gracias

Alex gracias la oportunidad de trabajar contigo, de aprender tanto de la vida académica, pero sobre todo como ser humano. Por tu paciencia y comprensión. Por que siempre me hiciste ver que cada trabajo tiene un fin dentro de un gran proyecto y apoyarme a trabajar en otras cosas, para retomar el trabajo que ya se ha hecho, para vislumbrar otros sueños.

A mis compañeros y amigos del equipo de trabajo que compartieron largas jornadas de trabajo de campo y de laboratorio. Muchas gracias Nacho, César, José, Fer, Susa, América, Luis, Eva, Chalino. Aunque se perdieron del campo Bere, Leo, Pepón, su apoyo fue importante. Muchas gracias Ana, Fabi, por siempre estar ahí para escucharme, aconsejarme, ayudarme, muchas gracias amigas.

A la comunidad de San Luis Atolotitlán que me permitieron realizar este trabajo, nos abrieron las puertas de sus hogares y brindaron su amistad. Muy especialmente a la familia Ortega Hernández, por compartir tantos momentos y el maravilloso arte de la palma, gracias Don Luis, Doña Lupita, Domi, Mary, Lucy, Lalís, Timo y Lupita. A La familia Negrellos nuestros vecinos. A Everardo y Héctor Hernández, Alfredo y Víctor Ortega García, Félix Inés Hernández, Xavier Inés García, María y Eulalia Ortega Hernández, muchas gracias por su ayuda para coleccionar las semillas, montar los experimentos de campo y realizar los monitoreos.

A mi familia, por ustedes he logrado llegar aquí, gracias Mamá por apoyarme a seguir este camino, por ser mi amiga, Papá, hermanos, gracias por su apoyo, por las pequeñas Bianca, Gaby y Dafne. A los Landa que siempre están al pendiente, gracias por su apoyo y amor, por hacerme sentir siempre parte de esta gran familia.

Compañeros afectados Tete, Lore e Iván, muchas gracias por su amistad, por que juntos hemos ido superando ese vuelco del destino, por nuestras patoaventuras en Ichamio bonito y sobretodo por aguantarme tanto tiempo, bajo tantas circunstancias.

A Ceci y Ana entrañables amigas que siempre han estado ahí, a Carmen gracias por darme el honor de ser tía de tus pequeños Haniel y mi tocayita Alitzel. A Paty, Toño, Angeles, Chucho, Meche, Ricardo y demás compañeros de la 03 con los descubrí esta maravillosa profesión de la biología

A los ejidatarios de Ichamio, que también tienen un sueño, que me dieron la oportunidad de trabajar y aprender con ellos, especialmente a Abel, Sebastián, Doña Pipa, Don Matías† y todos los que han compartido las largas caminatas y el sueño de las UMAs.

Gracias Aida por ayudarme a en mi estancia en el mundo administrativo. Leo, Enrique, Mariana por esas platicas en el lab. Nadia, Auro, por sus consejos para el análisis de datos. A muchas personas más que me han orientado, apoyado, enseñado, querido, gracias por lo que me han dado.

RESUMEN

Se analizaron los factores que determinan la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de *Agave potatorum*, con el fin de aportar información básica para el diseño de estrategias para la recuperación de poblaciones de esta especie.

Se estudiaron poblaciones en San Luis Atolotitlán, Puebla, dentro de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. En esta región *A. potatorum* es utilizada para elaborar mezcal, y en la zona de estudio se reconocen dos tipos morfológicos, uno “vigoroso” en ambientes que determinan relativamente menor estrés y uno “pequeño” en ambientes bajo mayor estrés. Las diferentes condiciones de estrés son ocasionadas principalmente por distintos niveles de radiación solar directa y albedo. Se esperaba que este agave se estableciera asociado a nodrizas y que presentara especificidad en las interacciones. También se hipotetizó que las diferencias observadas entre los morfos fueran debidas a plasticidad fenotípica y que, por lo tanto, al encontrarse bajo condiciones ambientales similares presentarían un comportamiento germinativo y sobrevivencia inicial también similares. Se analizó la distribución espacial de los agaves y su asociación con respecto a otras especies. Se realizaron pruebas en campo de germinación, sobrevivencia, así como de crecimiento y de sobrevivencia de plantas producidas en vivero y asimilación de carbono. Se hicieron análisis de suelo y caracterización de microambientes en los dos sitios de proveniencia de las semillas, y los experimentos siguieron un diseño de siembra recíproca (germinación y sobrevivencia de semillas y plántulas de ambos sitios, respectivamente; en campo). Además se realizaron pruebas de germinación de semillas de los dos morfos en un gradiente de disponibilidad de agua en laboratorio.

El establecimiento de *A. potatorum* es facilitado por otras especies de plantas que desempeñan el papel de nodrizas. Los individuos de esta especie se encuentran asociados con 30 a 35% de las especies de plantas perennes presentes en las comunidades estudiadas. Particularmente, se registró una distribución de los agaves hacia el norte y el oeste de las nodrizas en ambos sitios, así como el

mantenimiento de la asociación aún en la etapa adulta. La germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas fue mayor en tratamientos experimentales con exclusión de depredadores. También la germinación, sobrevivencia y crecimiento de plántulas y plantas de vivero en general fue también mayor bajo nodrizas que en espacios abiertos. El principal factor que determina la interacción es la sombra y sus efectos benéficos en el microambiente, pero las nodrizas proveen benéficos adicionales como una mayor cantidad de nutrientes (nitrógeno y magnesio), por lo que también se observó especificidad en la asociación con algunas especies como *Gochnatia hypoleuca*. Así, la facilitación es una interacción crucial en la estructuración de las comunidades donde se distribuye *Agave potatorum*. Los morfos mostraron diferencias en la germinación y en la sobrevivencia en condiciones óptimas y en campo. A pesar de que tales diferencias son poco marcadas, son significativas, por lo que es necesario realizar investigaciones para explicar el origen de tales diferencias. En particular, es importante profundizar en experimentos de crecimiento diferencial, incorporando incluso otras poblaciones, por las implicaciones de estas posibles adaptaciones locales en el manejo de la especie analizada.

Se recomienda trasplantar los agaves bajo el dosel de plantas perennes orientando su ubicación hacia el norte y el oeste de éstas; particularmente se recomienda el dosel de *G. hypoleuca* y *Euphorbia antisyphilitica* y otras especies con las que *A. potatorum* se asocia frecuentemente. Se considera útil continuar investigaciones para identificar las nodrizas de mayor calidad para este agave y esclarecer la naturaleza de adaptaciones locales que deben considerarse en la reintroducción a ambientes específicos. La colecta de semillas para las reforestaciones se debe realizar en diferentes sitios y las plantas producidas deben ser plantadas preferentemente en el sitio de origen de la semilla. Debe experimentarse la posible introducción de *A. potatorum* a agroecosistemas. Los diagnósticos rápidos, la experimentación y el monitoreo sistemático de las actividades, permitirían ampliar el espectro de condiciones de manejo, desarrollar tecnologías y un rápido aprendizaje de la experiencia por parte de los manejadores de los recursos. La investigación realizada busca ser una base en tal proceso.

ABSTRACT

This study analyzed the factors determining seedling establishment of *Agave potatorum*, in order to contribute with basic information to design strategies for recovering populations endangered because of their use.

Were studied *A. potatorum* populations in San Luis Atlotitlán, Puebla in The Tehuacan-Cuicatlan Biosphere Reserve, where *A. potatorum* is used to elaborate mescal. In the study zone people recognize two morphological types; one of them named "vigorous" growing in environments determining them less stress, and other type named "small", growing in more stressful environments. Differences in stress conditions are caused mainly by exposition to solar radiation and amount of albedo.

We expected that seedling establishment of this agave was associated to nurse plants and that the associations were specific. Also, we hypothesized that the differences observed between the morphological types were caused by phenotypic plasticity, and therefore, when they grow in similar environmental conditions, the germination and survival would be similar. The spatial distribution and the association with respect to other species were analyzed. Experiments in field were conducted to test seed germination, seedling survival, growth, and carbon assimilation. Soil analysis and micro-environmental characterization were conducted in the two sites where seeds were collected, and the experiments followed a sowing reciprocal design (seed germination and seedling survival of both sites, respectively in field). Also, seed germination experiments were conducted in controlled conditions under a water availability gradient.

In both sites *A. potatorum* needed other plants to seedling establishment. The individual of this species were associated with 30-35% perennials plants occurring in the study sites. Agave plants distributed significantly at north and west of the nurse plants, and the association with the nurse plants remains in the adult stage. Seed germination and seedling survival were highest in experiments

excluding predators, those under nurse plant canopies were higher than in treatments in open spaces. The main factor determining facilitation was shade and its environmental effects, but nurse plants provide other advantages, like more nutrients availability (nitrogen and magnesium), since there was association specificity with some species (e. g. *Gochmatia hypoleuca*). Facilitation is a crucial interaction in plant communities where *Agave potatorum* is distributed. The morphological types showed differences in germination and survival at optimal conditions (25°C, 0.0 MPa) and in the field. Although the differences are incipient, they are significant, and it is recommendable to conduct investigations to explain the differences origin. Particularly, it is important to carry out differential growth experiments and to include other populations in the analysis since the information on local adaptations may have important implications to the management.

It is recommendable to transplant agaves under nurse plant canopies, particularly at north and west of the nurse plant. Especially *G. hypoleuca* and *Euphorbia antisyphilitica* are good nurse plants, but also other species with frequent association are commendable. Further investigations are necessary to identify good quality nurse plants to *A. potatorum* and to elucidate the nature of the local adaptations that could be considered to the reintroduction to specific environments. Seed harvesting for reforestation should be conducted in different localities, and plants grown in nurseries should be planted preferably in the seed provenance site or sites with similar environments. It should be experimented the possibility to introduce *A. potatorum* to agroecosystems. Rapid appraisal and systematic reflexion on the actions conducted are necessary to improve management conditions, to develop technologies and to learn more quickly from the management experience. This investigation aspires to establish bases in such a process.

ÍNDICE GENERAL

I. INTRODUCCIÓN	1
II. MATERIALES Y MÉTODOS	14
ESPECIE ESTUDIADA	14
ZONA DE ESTUDIO	15
MÉTODOS	20
1. Distribución espacial	20
a) Asociación	21
a) Orientación con respecto a la nodriza	21
b) Exclusión competitiva de la nodriza	21
2. Germinación, sobrevivencia, crecimiento, ganancia de carbono y microambientes	22
a) Germinación y sobrevivencia	22
b) Crecimiento	23
c) Ganancia de carbono	25
d) Caracterización de los microambientes	25
3. Comparación del comportamiento germinativo y sobrevivencia de los tipos morfológicos	27
a) Germinación en laboratorio	27
b) Germinación y sobrevivencia en campo	28
III. RESULTADOS	29
1. DISTRIBUCIÓN ESPACIAL	29
a) Asociación	29
<i>Sitio Xochiltepec</i>	29
<i>Sitio Machiche</i>	30
b) Orientación con respecto a la nodriza	32
c) Exclusión competitiva de la nodriza	32
2. GERMINACIÓN, ESTABLECIMIENTO, CRECIMIENTO, GANANCIA DE CARBONO Y MICROAMBIENTES	33
a) Morfo “vigoroso” del sitio Xochiltepec	33
<i>Germinación</i>	33
<i>Sobrevivencia</i>	34
<i>Crecimiento</i>	36
<i>Ganancia de carbono</i>	37
<i>Características microambientales y edáficas</i>	38
b) Morfo “pequeño” del sitio Machiche	41
<i>Germinación</i>	41
<i>Sobrevivencia</i>	41
<i>Crecimiento</i>	43
<i>Ganancia de carbono</i>	45
<i>Características microambientales y edáficas</i>	45
3. COMPARACIÓN DE LA GERMINACIÓN Y SOBREVIVENCIA DE LOS TIPOS MORFOLÓGICOS	48
a) Germinación en laboratorio	48
b) Germinación y sobrevivencia en campo	49
<i>Sitio Xochiltepec</i>	49
<i>Sitio Machiche</i>	52
IV. DISCUSIÓN	55

V. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	70
VI. REFERENCIAS	80
VII. ANEXOS	91
Anexo I. Condiciones ambientales de los sitios Xochiltepec y Machiche	91
Anexo II. Vegetación de los sitios Xochiltepec y Machiche	94
Anexo III. Precipitación en San Luis Atolotitlán	100
Anexo IV. Individuos de <i>Agave potatorum</i> observados y esperados por categorías y asociación en los sitios Xochiltepec y Machiche	101
Anexo V. Germinación y crecimiento de plántulas de <i>Agave potatorum</i>	106
Anexo VI. Germinación de semillas del sitio La Cumbre	107

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.a) Candelillar de <i>Euphorbia antisiphilitica</i> en el sitio Xochiltepec; b) Morfo “vigoroso” presente en este sitio.	17
Figura 2.a) Matorral de <i>Dasyllirion serratifolium</i> y <i>Gochnatia hypoleuca</i> en el sitio Machiche; b) Morfo “pequeño” presente en este sitio.	17
Figura 3. Ubicación de los sitios de estudio Xochiltepec y Machiche.	18
Figura 4. Precipitación promedio anual en la zona de estudio.	19
Figura 5. Precipitación promedio mensual en la zona de estudio.	20
Figura 6. Microambientes seleccionados para el establecimiento de los experimentos de germinación y sobrevivencia en los sitios Xochiltepec y Machiche.	24
Figura 7. Orientación geográfica de <i>Agave potatorum</i> con respecto a la planta perenne más cercana en el sitio con menor estrés (Xochiltepec) y en el sitio con mayor estrés (Machiche).	32
Figura 8. Distribución de individuos de <i>Agave potatorum</i> por altura, asociados y no asociados con plantas perennes en el sitio con menor estrés (Xochiltepec) y el sitio con mayor estrés (Machiche).	33
Figura 9. Sobrevivencia de plántulas de semillas del morfo “vigoroso” en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas con y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (Xochiltepec).	35
Figura 10. Número de hojas totales, producción foliar, mortalidad foliar y tasa de crecimiento relativo en volumen a 337 días del transplante de plantas de <i>Agave potatorum</i> de dos años de edad, en sitios abiertos y bajo el dosel de plantas nodrizas en el sitio Xochiltepec.	37
Figura 11. Ganancia de carbono medida como la acidez titulable de tejidos de <i>Agave potatorum</i> en sitios abiertos y bajo el dosel de nodrizas en el sitio Xochiltepec.	38
Figura 12. Sobrevivencia de plántulas de semillas del “morfo pequeño” en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas con y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (Machiche).	43
Figura 13. Número total, producción y mortalidad de hojas a 337 días del transplante de individuos de <i>Agave potatorum</i> de dos años de edad y tasa de crecimiento relativo en volumen, en sitios abiertos y bajo el dosel de plantas nodrizas en el sitio Machiche.	44
Figura 14. Ganancia de carbono medida como la acidez titulable de tejidos de <i>Agave potatorum</i> en sitios abiertos y bajo el dosel de nodrizas en el sitio Machiche.	45
Figura 15. Sobrevivencia de plántulas de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con exclusión de depredadores y sin exclusión de depredadores en el sitio Xochiltepec.	51

Figura 16. Supervivencia de plántulas de semillas de los morfos “pequeño” y “vigoroso” en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con y sin exclusión de depredadores en el sitio Machiche.	54
Figura I. Temperatura ambiental, temperatura del suelo y humedad relativa en el sitio Xochiltepec y del sitio Machiche, en mayo.	92
Figura II. Temperatura ambiental, temperatura del suelo y humedad relativa en el sitio Xochiltepec y del sitio Machiche, en junio de 2006.	93
Figura III. Precipitación diaria y rocío de julio a octubre de 2005, en el poblado de San Luis Atolotitlán.	100

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características morfológicas de individuos adultos de los morfos “vigoroso” presente en el sitio Xochiltepec y “pequeño” presente en el sitio Machiche.	19
Tabla 2. Superficie del dosel de especies perennes y sitios abiertos, número de individuos de <i>Agave potatorum</i> observados, esperados y valores de residuales estandarizados por asociación en el sitio con menor estrés (Xochiltepec) de las categorías plántulas-juveniles y adultos.	30
Tabla 3. Superficie del dosel de especies perennes y sitios abiertos, número de individuos de <i>Agave potatorum</i> observados, esperados y valores de residuales estandarizados por asociación en el sitio de mayor estrés (Machiche) de las categorías plántulas-juveniles y adultos.	31
Tabla 4. Porcentaje final de germinación de semillas del morfo “vigoroso”, en sitios abiertos y bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (sitio Xochiltepec).	34
Tabla 5. Análisis de devianza de la supervivencia de plántulas del morfo “vigoroso”, en sitios abiertos y bajo el dosel de cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (Xochiltepec).	34
Tabla 6. Tasas de supervivencia inicial (parámetro lineal), a través del tiempo (parámetro lineal) y el tiempo cuadrático de las curvas de supervivencia de plántulas del morfo “vigoroso” en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con y sin exclusión en su sitio de origen (Xochiltepec).	35
Tabla 7. Temperatura y humedad relativa del aire e intensidad lumínica promedio en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas en el sitio Xochiltepec en junio de 2006.	39
Tabla 8. Características físicas y químicas del suelo del sitio Xochiltepec por microsítio.	40
Tabla 9. Porcentaje de germinación final de semillas del morfo “pequeño”, en sitios abiertos y bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (sitio Machiche).	41
Tabla 10. Análisis de devianza de la supervivencia de plántulas del morfo “pequeño”, bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (Machiche).	42
Tabla 11. Tasas de supervivencia inicial (parámetro lineal), a través del tiempo (parámetro lineal) y el tiempo cuadrático de las curvas de supervivencia de plántulas del morfo “pequeño” en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con y sin exclusión en su sitio de origen (Machiche).	42
	46

Tabla 12. Temperatura ambiental, humedad relativa e intensidad lumínica en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas en el sitio Machiche en junio.	
Tabla 13. Características físicas y químicas del suelo del sitio de Machiche por micrositio.	47
Tabla 14. Porcentaje final de germinación y velocidad de la germinación de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” a 25 y 30°C con fotoperiodo neutro, oscuridad total.	48
Tabla 15. Porcentaje final y velocidad de la germinación de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” en un gradiente de disponibilidad de agua (0.0, -0.3, -0.6 y -0.9 MPa) a 25°C.	49
Tabla 16. Porcentaje final de germinación de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” en el sitio Xochiltepec en sitios abiertos y bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores.	49
Tabla 17. Análisis de devianza de la sobrevivencia de plántulas de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño”, en sitios abiertos y bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en el sitio Xochiltepec.	50
Tabla 18. Tasas de sobrevivencia inicial (parámetro lineal), a través del tiempo (parámetro lineal) y el tiempo cuadrático de las curvas de sobrevivencia en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con y sin exclusión de plántulas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” en el sitio Xochiltepec.	51
Tabla 19. Porcentaje final de germinación de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” en el sitio Machiche en sitios abiertos y bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores.	52
Tabla 20. Análisis de devianza de la sobrevivencia de plántulas de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño”, en sitios abiertos y bajo el dosel de cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en el sitio Machiche.	53
Tabla 21. Tasas de sobrevivencia inicial (parámetro lineal), a través del tiempo (parámetro lineal) y el tiempo cuadrático de las curvas de sobrevivencia en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con y sin exclusión de plántulas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” en el sitio Machiche.	53
Tabla I. Temperaturas ambiental y de suelo y humedad relativa diurna y nocturna en los sitios Xochiltepec y Machiche en mayo y junio	92
Tabla II. Estructura de la vegetación del sitio Xochiltepec.	95
Tabla III. Estructura de la vegetación del sitio Machiche.	97
Tabla IV. Precipitación en el poblado de San Luis Atolotitlán de julio de 2005 a abril de 2006.	100
Tabla V. Porcentaje de germinación final de semillas de La Cumbre, Machiche (morfo “pequeño”) y Xochiltepec (morfo “vigoroso”).	107
Tabla VI. Velocidad de germinación de semillas de La Cumbre, Machiche (morfo “pequeño”) y Xochiltepec (morfo “vigoroso”).	108

I. INTRODUCCIÓN

Los recursos vegetales han sido y continúan siendo de gran importancia para la subsistencia de las comunidades rurales de México, ya que tienen variados usos y están presentes en múltiples aspectos de su vida cotidiana. Se estima que en el país hay alrededor de 7,000 especies de plantas útiles (Caballero y Cortés, 2001); sin embargo, son pocas decenas de especies las que tienen un valor cultural y económico sobresaliente en la satisfacción de las diversas necesidades de las familias campesinas, en los intercambios locales de productos y en la generación de ingresos monetarios (Casas y Parra, 2007). Este grupo de recursos más valorado tiene hoy día una particular importancia, debido a que si bien su aprovechamiento genera los mayores beneficios a las familias campesinas, en muchos casos su extracción ha generado impactos que ponen en riesgo su permanencia. Los impactos del aprovechamiento pueden afectar a los recursos a distintas escalas de organización. Por ejemplo, pueden afectar las funciones, el crecimiento, la sobrevivencia y la disponibilidad de propágulos de los individuos (Ticktin, 2004). También pueden afectar la estructura y la dinámica de las poblaciones de las especies aprovechadas, o determinar alteraciones en las interacciones de los organismos aprovechados con otros de las comunidades bióticas, o incluso del medio abiótico (Ticktin, 2004; Hernández, 2008), que afectan la integridad de los ecosistemas.

La presión sobre algunos recursos vegetales es creciente, por lo que los efectos sobre sus poblaciones, las comunidades y ecosistemas en donde se encuentran se tornan cada vez más notorios. Motivo por el cual, el desarrollo de estrategias para un aprovechamiento sustentable de esos recursos, así como la regeneración de las poblaciones, comunidades y ecosistemas afectados es de gran importancia. Para diseñar tales estrategias son de mucha utilidad diversas aproximaciones metodológicas de la ecología, en particular aquellas que buscan favorecer la recuperación de poblaciones, la sucesión ecológica y mantener las funciones y servicios ecosistémicos. También son de gran importancia diversos enfoques de la economía ambiental y la economía ecológica que buscan

ligar la obtención de beneficios económicos como consecuencia de incrementar el éxito de las reforestaciones y acciones de restauración ecológica (Maestre *et al.*, 2001; Castro *et al.*, 2002, 2004; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Brooker *et al.*, 2008).

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se han registrado por lo menos 1,600 especies de plantas que son aprovechadas por los pueblos campesinos de la región (Casas *et al.*, en prensa; Lira *et al.*, en prensa). De estas especies, los agaves son de los recursos con más larga historia de uso, pues fueron aprovechados desde las ocupaciones humanas más tempranas de la región y actualmente siguen desempeñando un papel muy importante en la subsistencia de los pobladores campesinos que los aprovechan (MacNeish, 1992; Delgado-Lemus, 2008; Casas *et al.*, en prensa). El maguay papalometl, *Agave potatorum*, es una especie de particular importancia por sus diversos usos como alimento, medicina, material de construcción, fabricación de utensilios, leña, ornamental, forraje, cerca viva y para el control de la erosión de suelos, pero en especial porque se utiliza ampliamente para elaborar uno de los mezcales más apreciados en la región (Casas *et al.*, 2001; Pérez-Negrón, 2002, Rangel-Landa y Lemus, 2002; Echeverría, 2003; Torres, 2004; Delgado-Lemus, 2008).

No obstante, precisamente debido a su extracción para elaborar mezcal, las poblaciones de *A. potatorum* se encuentran en un alto riesgo de desaparecer. En este sentido son reveladores los datos aportados por Delgado-Lemus (2008) en su estudio en San Luis Atolotitlán, una de las localidades donde se extraen agaves y se elabora mezcal con esta especie. Esta autora estimó que la producción anual de mezcal en la comunidad es de entre 3,500 y 4,300 litros, para lo que se requieren cerca de 12,000 agaves. Para obtenerlos, los 15 productores de ese poblado extraen en un año entre 4,000 y 6,400 individuos de agaves dentro del territorio de la comunidad y compran de 5,600 a 8,000 individuos a otras localidades. Delgado-Lemus (2008) estimó además que en la superficie de San Luis Atolotitlán en un año se encuentran disponibles cerca de 7,000 individuos de talla extraíble para la elaboración del mezcal, lo que indicó que anualmente se extraen del 54 al 87% del total de individuos reproductivos en ese territorio. Sin embargo, si bien la extracción de agave se realiza en toda el área de

la comunidad donde se distribuye, existe una marcada preferencia por algunos sitios debido a su cercanía al poblado o porque la gente reconoce que los agaves de esos sitios son de mejor calidad para la producción de mezcal (Delgado-Lemus, 2008). Por ello, en tales sitios pueden extraerse la totalidad de los individuos reproductivos.

Además de las altas tasas de extracción de las poblaciones silvestres, los efectos en las poblaciones de esta especie resultan especialmente graves debido a que su vía de reproducción efectiva es sólo a través de semillas. Puesto que la extracción de agaves para mezcal se lleva a cabo justo antes de que los individuos produzcan sus inflorescencias, esta actividad cancela la reproducción sexual y determina la desaparición paulatina de poblaciones en algunas localidades de la comunidad (Torres, 2004; Delgado-Lemus, 2008). Adicionalmente a esta problemática, Estrella-Ruiz (2008) documentó que la remoción de agaves en edad reproductiva tiene un impacto significativo en el decremento del éxito reproductivo de los pocos individuos de esta etapa que se libran de ser extraídos. Estrella-Ruiz (2008) encontró que los individuos reproductivos de las poblaciones explotadas producen pocas semillas. Esto se debe a que los principales polinizadores de esta especie son murciélagos, y la eficiencia de éstos como polinizadores depende de la oferta floral por unidad de área de los agaves en una superficie determinada (Estrella-Ruiz, 2008), de manera que en sitios donde hay pocas flores (pocas inflorescencias debido a la extracción) los murciélagos harán menos visitas que en las áreas donde hay más flores.

En un estudio sobre la dinámica poblacional de *Agave. potatorum* Torres (en proceso) encontró que en dos poblaciones sometidas a presiones moderadas de extracción las tasas finitas de crecimiento poblacional son significativamente menores a la unidad, es decir que las poblaciones están en declive. Este autor desarrolló modelos de escenarios de la dinámica poblacional bajo distintas tasas de cosecha de individuos reproductivos, encontrando que en todos los casos las poblaciones decrecen rápidamente. El estudio referido concluye que para diseñar sistemas de uso sustentable de *A. potatorum* es insuficiente la estimación de las proporciones de individuos reproductivos que deben dejarse en pie;

siendo además necesario incrementar el reclutamiento de individuos de distintas edades mediante acciones de reforestación.

La situación de alto riesgo de este importante recurso ha llevado a los pobladores de algunas comunidades a realizar acciones para tratar de recuperar las poblaciones de esta especie. Por ejemplo, desde el año 2004 en San Luis Atolotitlán se han venido efectuando actividades de reforestación con plantas producidas en un vivero propiedad del ejido, y se han establecido reglas comunitarias para restringir la cosecha en uno de los sitios de recolección. Sin embargo, las evaluaciones preliminares de tales trabajos de reforestación indican que después de dos años de trasplante la sobrevivencia de plantas reforestadas es de alrededor del 50%.

El presente estudio surgió de la necesidad de generar conocimiento básico de la ecología de esta especie que permitiera sentar las bases para mejorar las técnicas para la recuperación de las poblaciones y manejo agrosilvícola de *Agave potatorum*. Para tal propósito, se consideró de particular importancia el entendimiento de los factores y mecanismos que intervienen en su establecimiento (Brooker *et al.*, 2008). En un sentido estricto, se considera que la etapa del establecimiento comprende el desarrollo de una planta desde la fase inmediatamente posterior a la germinación y el momento en que la plántula ha desarrollado una superficie fotosintética y es capaz de mantener una existencia independiente de las reservas de la semilla (Harper, 1977). Sin embargo, también se puede considerar que una plántula se ha establecido cuando alcanza las máximas tasas de crecimiento relativo (Hanley *et al.*, 2004) o ha sobrevivido el primer periodo largo de sequía posterior a la germinación (Jordan y Nobel, 1979). Este último concepto es el más comúnmente utilizado en estudios de establecimiento asociado a acciones de reforestación (Castro *et al.*, 2002, 2004). El establecimiento puede comprender varios años posteriores al desarrollo de la plántula, siendo esta etapa generalmente prolongada en plantas de ciclo de vida largo, y puede ser influenciada por las tasas de crecimiento y los ambientes donde se encuentran, especialmente en las zonas con ambientes extremos (Jordan y Nobel, 1979).

Los factores ambientales ejercen efectos a través de diferentes mecanismos en la germinación y el establecimiento. Por ejemplo, la germinación puede ser regulada por factores ambientales que remueven o inducen la latencia y determinan la capacidad y las tasas de germinación, tales como la disponibilidad de agua, la temperatura, y la cantidad y calidad de la luz, específicamente la proporción entre rojo y rojo lejano (Bewel y Black, 1994). Por otra parte, durante el establecimiento, el crecimiento puede estar determinado por la fijación de CO₂, la cual es mediada a su vez por la disponibilidad de agua y nutrientes y por el flujo de fotones para la fotosíntesis (Nobel, 1988). La sobrevivencia depende de la tolerancia de los individuos al daño ocasionado por condiciones ambientales extremas, tales como la sequía, bajo la cual la tolerancia depende de la capacidad de almacenamiento de agua y de la eficiencia de su uso (Jordan y Nobel, 1979). También es afectada por las temperaturas extremas en combinación con niveles excesivos de radiación solar que pueden ocasionar la deshidratación de las células, daño mecánico de las estructuras celulares, desnaturalización de enzimas y otras proteínas que afectan la función de las membranas celulares y pueden dañar o destruir la clorofila (Nobel, 1988; Begon *et al.*, 1999).

Las interacciones con otras especies tienen un papel determinante en la etapa del establecimiento. Por ejemplo, la depredación es de las principales causas de la mortalidad de plántulas (Moles y Westoby, 2004); pero también existen interacciones de índole positiva, como la facilitación, que favorecen la sobrevivencia de las plántulas. En este último caso, las condiciones ambientales pueden ser modificadas por la presencia de otras especies, determinando microambientes más favorables para el crecimiento, la sobrevivencia y el estado general de las plantas, en comparación con los espacios abiertos (Turner *et al.*, 1966, 1969; Hutto *et al.*, 1986; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991 a, 1991 b; Callaway, 1995; Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997).

El establecimiento puede ser un evento raro en ambientes extremos y es una de las etapas más importantes en la dinámica de las poblaciones de especies de tales ambientes, particularmente de cactáceas y suculentas (Jordan y Nobel, 1979; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet y

Godínez-Alvarez, 2002). Por ello, la facilitación parece ser un proceso esencial no solamente para la sobrevivencia, el crecimiento y el desempeño de las plantas, sino también para la estructuración y dinámica de las comunidades de diversos ecosistemas, así como para el mantenimiento de la diversidad en escalas de tiempos evolutivos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Hacker y Gaines, 1997; Hacker y Bertness, 1999; Tewksbury y Lloyd, 2001; Armas y Pugnaire, 2005; Michalet *et al.*, 2006; Valiente-Banuet, *et al.*, 2006; Valiente-Banuet y Verdú, 2007). Por tales motivos, la facilitación comienza a ser discutida como un mecanismo ecológico que puede ser utilizado para desarrollar herramientas de restauración de la vegetación (Castro *et al.*, 2002, 2004; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Sánchez-Velásquez *et al.*, 2004; Young *et al.*, 2005; Padilla y Pugnaire, 2006; Brooker *et al.*, 2008). Así, en ambientes áridos el uso de arbustos como plantas nodrizas es una técnica viable para incrementar el éxito del establecimiento de plantas en programas de reforestación.

De acuerdo con Miller (1994), Callaway (1995), Sosa y Fleming (2002), Gómez-Aparicio *et al.* (2004) y Suzán-Azpiri y Sosa (2006), la facilitación opera a través de mecanismos directos favoreciendo una mayor acumulación de semillas bajo el dosel, proveyendo protección de los depredadores, amortiguando condiciones extremas, alterando las características del sustrato e incrementando la disponibilidad de los recursos. También opera mediante mecanismos indirectos; por ejemplo, eliminando potenciales competidores e introduciendo organismos benéficos tales como hongos micorrízicos, bacterias fijadoras de nitrógeno y polinizadores.

La mayor acumulación de semillas bajo el dosel de las plantas perennes que proveen un mejor microambiente para la germinación y sobrevivencia, en comparación con los espacios abiertos, puede deberse a que los animales dispersores de semillas ocupan estas plantas para percharse al defecar o a que las semillas dispersadas por el viento o por flujos de agua se acumulan en tales sitios (Hutto *et al.*, 1986; Facelli y Temby, 2002; Sosa y Fleming, 2002; García y Obeso, 2003; Suzán-Azpiri y Sosa, 2006).

La menor depredación de semillas y plántulas bajo plantas perennes puede deberse a la protección física proporcionada por la hojarasca, ramas y otros materiales que se acumulan bajo el

dosel de estas plantas; pero también puede deberse a la presencia de mecanismos de defensa particulares de la planta benefactora tales como espinas, tejidos no palatables, entre otros, que las protegen de los depredadores de semillas (McAuliffe, 1986; Callaway, 1995; Rebollo *et al.*, 2002; Sosa y Fleming, 2002; García y Obeso, 2003; Flores *et al.*, 2004).

El dosel de las plantas perennes también tiene efectos en el microambiente debido a que la sombra disminuye la radiación solar directa, amortigua las temperaturas extremas, y reduce la pérdida de agua de los individuos al reducir la evapotranspiración y la fotoinhibición (Turner *et al.*, 1966; Jordan y Nobel, 1979; Nobel, 1980; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998; Wied y Galen, 1998; Kitzberger *et al.*, 2000; Maestre *et al.*, 2001; Arizaga y Ezcurra, 2002; Maestre *et al.*, 2003; Castro *et al.*, 2004; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005b, 2005c.). El estudio de los efectos positivos de la sombra ha permitido identificar una orientación no aleatoria de la planta beneficiada con respecto a la nodriza. En el hemisferio norte se ha observado que la orientación hacia el norte de la nodriza es la más favorable, debido a que la radiación solar directa proviene del sur durante todo o la mayor parte del año debido a la inclinación de la Tierra (Castro *et al.*, 2002, 2004). Este patrón de orientación es marcado en latitudes lejanas al Ecuador, pero puede ser menos marcado en la medida que las latitudes se aproximan a éste. Por ejemplo, en el desierto sonorense, al norte del Trópico de Cáncer, este patrón es marcado (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), mientras que en el Valle de Tehuacán, al sur del Trópico de Cáncer, solamente una de cinco especies de cactáceas estudiadas por Valiente-Banuet *et al.* (1991a) seguía tal patrón. También la orientación hacia el oeste de la nodriza es más favorable, pues ahí hay mayor humedad debido a que por lo general recibe menor radiación solar directa a lo largo del día (Castro *et al.*, 2002, 2004).

Los efectos de las nodrizas en las características del suelo incluyen un incremento de materia orgánica y nutrientes (Pugnaire *et al.*, 1996, 2004; Escudero *et al.*, 2004; Padilla y Pugnaire, 2006). Esto, a su vez, también puede dar lugar a una mejor estructura del suelo y permitir una mayor capacidad de infiltración y retención de agua (Kelly y Burke, 1997; Dunkerley, 2002, Pugnaire *et al.*, 2004). Así, se

han encontrado bajo el dosel de las plantas nodriza tasas más altas de mineralización, mayores poblaciones de microorganismos y menor compactación del suelo que en espacios abiertos (Aguilera *et al.*, 1999; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005c). Asimismo, Dawson (1993) y Caldwell *et al.* (1998), han reportado que algunas especies de nodrizas tienen la capacidad de mover agua de las capas profundas del suelo y llevarla a la superficie, haciéndola disponible para otras plantas, realizando lo que se ha denominado “levantamiento hídrico”.

Cada especie modifica el ambiente y los recursos bajo su dosel de forma diferente, dependiendo de sus características morfológicas y tamaño del dosel, de cómo es la pérdida de su follaje (total o parcial, durante un solo periodo o de forma continua), de sus mecanismos particulares de defensa, de las interacciones con otras especies, de la capacidad de realizar levantamiento hídrico, así como de la tolerancia a otras especies y de su habilidad competitiva (Callaway, 1995, 1998). Los efectos benéficos de la sombra son muy importantes y pueden ser provistos por una gran variedad de especies; sin embargo, se ha observado que aún cuando distintas nodrizas potenciales poseen características morfológicas similares, éstas pueden presentar algunas características particulares que determinan especificidad en la interacción. Por ejemplo, Hutto *et al.* (1986) encontraron que *Carnegiea gigantea* se asocia con *Prosopis juliflora* pero no con *Larrea tridentata*. Esta última especie a pesar de proveer sombra ha sido registrada como nodriza de baja calidad para varias especies debido a que produce sustancias alelopáticas y debido también a otros atributos que le confieren habilidad competitiva (Mahall y Callaway, 1991; Callaway, 1998). Además de las características de las plantas benefactoras, las variables climáticas así como el nivel de estrés abiótico también influyen en su calidad. Asimismo, los requerimientos y niveles de tolerancia de las especies beneficiadas influyen en la calidad de una especie como nodriza (Hutto *et al.*, 1986; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1991 a; Callaway, 1995, 1998; Carrillo-García *et al.*, 1999, 2000; Castro *et al.*, 2002; Facelli y Temby, 2002; Sosa y Fleming, 2002; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004, 2005c; Miriti, 2007).

Sin embargo, las plantas nodriza pueden determinar no sólo efectos positivos, sino que simultáneamente pueden ocasionar efectos negativos sobre algunos factores ambientales o recursos que influyen tanto sobre la planta beneficiada como sobre la nodriza; es decir, pueden tener efectos bidireccionales (Holmgren *et al.*, 1997; Holzapfel y Mahall, 1999). Por ejemplo, el dosel puede amortiguar las temperaturas extremas y aumentar los nutrientes en el suelo, con lo que se benefician las plantas que se establecen bajo el dosel, pero al mismo tiempo puede reducir la radiación fotosintéticamente activa, y la planta nodriza puede competir por agua o producir sustancias alelopáticas que afectan a las plantas beneficiadas por el nodricismo (McAuliffe, 1984; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Callaway, 1995, Callaway *et al.*, 1996; Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997; Tielbörger y Kadmon, 2000; Pugnaire y Luque, 2001; Facelli y Temby, 2002; Pugnaire *et al.*, 2004).

Los efectos de las plantas interactuantes sobre el desempeño y la sobrevivencia de unas con otras, están determinados por el balance de los costos y los beneficios en las funciones vitales de los individuos. Este balance es mediado por las condiciones ambientales, la disponibilidad de recursos, la fase del ciclo de vida de la planta beneficiada, la interacción con terceras especies, la habilidad competitiva y la cercanía filogenética de las especies involucradas en la interacción, debido a que especies cercanamente relacionadas tienden a ser fenotípicamente similares y a competir por el mismo nicho (Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Greenlee y Callaway, 1996; Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997; Holzapfel y Mahall, 1999; Tewksbury y Lloyd, 2001; Armas y Pugnaire, 2005; Valiente-Banuet y Verdú, 2008). Todas estas características determinan de forma significativa la calidad de una especie como nodriza.

El balance de los costos y beneficios de la interacción también cambia a lo largo de gradientes de estrés y de disponibilidad de recursos. En ambientes con alto estrés abiótico y alta presión por los consumidores se ha encontrado que las interacciones positivas tienen mayor importancia, mientras que en ambientes con menor estrés abiótico y presión de consumo las interacciones competitivas

pueden ser dominantes (Bertness y Callaway, 1994; Greenlee y Callaway, 1996; Pugnaire y Luque, 2001; Tewksbury y Lloyd, 2001; Callaway *et al.*, 2002; Ruiz, 2007). Por ejemplo, se ha reportado que en las zonas áridas y semiáridas en años y sitios secos la interacción dominante es la facilitación en comparación con años y sitios con mayor humedad (Greenlee y Callaway, 1996; Kitzberger *et al.*, 2000; Choler *et al.*, 2001; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Kikvidze *et al.*, 2006; Lortie y Callaway, 2006). No obstante, para algunas especies también se han observado situaciones contrarias; es decir, en condiciones de mayor estrés la interacción dominante es la competencia o la interferencia, o bien la competencia domina en ambos extremos de los gradientes (Tielbörger y Kadmon, 2000; Maestre y Cortina, 2004; Maestre *et al.*, 2005, 2006).

Otro factor que puede alterar el signo y la magnitud de las interacciones entre plantas nodrizas y beneficiadas es la plasticidad fenotípica (Callaway *et al.*, 2003); es decir, la capacidad de los organismos de un genotipo para producir diferentes fenotipos (incluyendo características morfológicas, fisiológicas, anatómicas, de desarrollo y tiempo reproductivo, del sistema de apareamiento y de patrones de desarrollo de la descendencia, de acuerdo con Sultan, 2000). Las respuestas plásticas a la variación del ambiente abiótico, la presencia e identidad de los vecinos y la herbivoría pueden afectar las interacciones entre plantas, al punto de causar cambios en el signo de las interacciones (competencia o facilitación) (Callaway *et al.*, 2003).

La suma de todos los factores mencionados y el balance de las interacciones a lo largo del tiempo desempeñan un papel fundamental en la adecuación de los individuos, la distribución espacial, la estructura y la dinámica de las poblaciones, así como de las comunidades (Callaway, 1995; Pugnaire *et al.*, 1996; Callaway y Walker, 1997; Armas y Pugnaire, 2005; Miriti, 2007).

En particular sobre el establecimiento de plántulas de agaves, aún son pocos los estudios realizados. Sin embargo, para algunas especies se ha encontrado que al igual que en muchas especies de cactáceas (véase por ejemplo Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), el establecimiento puede ocurrir de forma episódica asociado a eventos de alta precipitación. Por ejemplo, en el desierto sonorense Jordan

y Nobel (1979), Franco y Nobel (1988) y Nobel (1992) documentaron que las plántulas de *Agave deserti* requieren de plantas nodrizas para establecerse y que este es un evento raro, habiéndose registrado en un periodo de 29 años solamente dos eventos de establecimiento con un total de 19 plántulas, las cuales se encontraban bajo el dosel de plantas nodrizas. En el Valle de Tehuacán, Arizaga y Ezcurra (2002) encontraron que plántulas de *A. macroacantha* de un mes de edad trasplantadas a ambientes naturales tenían tasas de sobrevivencia de 2.5% después de dos años y medio y de 1.5% después de siete años de haber sido trasplantadas y que el principal factor limitante para su sobrevivencia fue la protección que le proporcionaban las plantas nodrizas. Adicionalmente en el Valle de Tehuacán se ha registrado que *A. karwinskii*, *A. macroacantha*, *A. marmorata*, *A. peacockii* y *A. salmiana* presentan patrones de distribución asociados a plantas nodrizas (Valiente-Banuet, 1991; Valiente-Banuet y Verdú, 2007, 2008). También se ha registrado una mayor geminación de semillas bajo nodrizas, en relación con los espacios abiertos en especies tales como *A. kerchovei*, *A. macroacantha*, *A. marmorata*, *A. peacockii*, *A. salmiana* var. *faerox* y *A. potatorum* (Arizaga, 2000). Para *A. potatorum*, además de los datos mencionados, en condiciones de laboratorio se han registrado porcentajes de germinación de alrededor de 50% en agua destilada a 25°C (Maiti *et al.*, 2004).

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se ha observado que *A. potatorum* se encuentra en poblaciones discontinuas sobre suelos calizos, en un rango altitudinal entre los 1240 y 2300 m.s.n.m. (Gentry, 1982). En un estudio de caso en el ejido de San Luis Atolotitlán, Delgado-Lemus (2008) estimó que esta especie tiene una distribución potencial en aproximadamente 608 ha distribuidas en el candelillar de *Euphorbia antisyphilitica*, el matorral de *Dasyllirion serratifolium*, el matorral de *Gochnatia hypoleuca-Dasyllirion serratifolium*, el cardonal de *Mitrocereus fulviceps*, así como en relictos de bosque de *Quercus* sp., chichiperas, chaparral con matorral rosetófilo y en el izotal de *Beaucarnea purpusii*.

En esta zona se han identificado dos tipos morfológicos de *A. potatorum*. Uno es de talla pequeña, reconocido por los habitantes de la localidad como de mayor calidad para la elaboración del mezcal, y que se encuentra en sitios bajo estrés ambiental (vegetación de porte bajo y escasa cobertura,

principalmente matorral de *Dasyllirion serratifolium* y matorral de *Gochnatia hypoleuca-Dasyllirion serratifolium*, alta incidencia de radiación solar, baja capacidad para retener humedad y alta reflectancia o albedo), en altitudes alrededor de 2280 m.s.n.m. El otro es de una talla mayor, y la gente reconoce que es de menor calidad para elaborar mezcal. Este segundo tipo morfológico se encuentra en sitios con menor estrés ambiental que el otro morfo (vegetación de mayor porte y cobertura, principalmente candelillar de *Euphorbia antisyphilitica*, mayor capacidad para retener humedad y menor reflectancia o albedo) en altitudes alrededor de 2100 m.s.n.m.

El presente estudio estuvo dirigido a determinar los factores que intervienen en el establecimiento de *Agave potatorum* en los sitios donde se encuentran los dos morfos referidos. En relación con su asociación con otras plantas, se esperaba que en ambos sitios *A. potatorum* (i) se encontraría asociado a otras especies de plantas perennes y que algunas de estas interacciones fueran específicas, presentándose asociadas a ellas en etapas tanto de plántulas, como de juveniles y adultos (ii) que los agaves se encontrarían distribuidos con una orientación al azar con respecto a la nodriza, de forma similar a lo encontrado en especies de cactáceas por Valiente-Banuet *et al.* (1991a) y (iii) que al aumentar la talla de los individuos de *A. potatorum* se encontraría evidencia de exclusión de la nodriza. En relación con la germinación de semillas, sobrevivencia y crecimiento de plántulas, se esperaba que en ambos sitios (iv) la germinación y sobrevivencia fueran mayores bajo el dosel de nodrizas en comparación con los espacios abiertos, así como en los tratamientos con exclusión de depredadores y que se encontraran diferencias entre tales microambientes. Se esperaba que el crecimiento (v) fuera mayor bajo el dosel de plantas nodrizas y que entre éstas se encontrarían diferencias significativas. Asimismo, se esperaba que (vi) la ganancia de carbono fuera diferente en los agaves localizados bajo el dosel de diferentes nodrizas y que ésta en general fuera menor que en los espacios abiertos debido a la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa. También se esperaba encontrar (vii) diferencias en la estructura y propiedades químicas del suelo y el microambiente (temperatura ambiental y humedad relativa), entre las nodrizas y los espacios abiertos.

Asimismo, si las diferencias observadas en los tipos morfológicos fueran debidas a plasticidad fenotípica se esperaba que (viii) los porcentajes y velocidades de germinación en condiciones controladas (temperatura, fotoperiodo, estrés hídrico) fueran similares. Alternativamente, si las diferencias fueran determinadas genéticamente, se esperaba que (ix) las semillas del sitio con mayor estrés tuvieran mayores porcentajes de germinación y velocidad en condiciones de estrés hídrico y de mayores temperaturas. En experimentos de campo, al hacer siembras recíprocas, si las diferencias fueran debidas a plasticidad fenotípica, se esperaba que en ambos sitios (x) la germinación y sobrevivencia fuera similar en semillas de ambos morfos. Pero si las diferencias fueran genéticas, se esperaba que (xi) las plántulas de cada sitio tuvieran un mejor desempeño en su sitio de origen.

Probar los supuestos anteriores tuvo por objetivo determinar los factores que intervienen en el establecimiento de *Agave potatorum*, y con ello se buscó también obtener información útil para el diseño de estrategias de plantaciones, reforestación y restauración de poblaciones de esta especie.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

ESPECIE ESTUDIADA

Agave potatorum es generalmente acaulescente, de rosetas pequeñas con 50 a 80 hojas de color glauco a verde, ovadas a cortamente lanceoladas, planas con márgenes undulados a profundamente crenados, con mamilas prominentes, espinas de 3 a 4.5 cm de largas, anchas en la base y de color castaño a café grisáceo (Gentry, 1982; Figuras 1b y 2b). Es una planta semélpara, es decir, solamente presenta un evento reproductivo en su ciclo de vida, después del cual muere (Begon *et al.*, 1999). La formación del escapo se hace evidente en junio, y esta estructura llega a alcanzar de 3 a 6 m de largo, con brácteas de color rojo a púrpura. La inflorescencia puede ser racemosa o paniculada y presenta alrededor de 11 racimos, los cuales están formados por 10 flores subsésiles (Gentry, 1982; Estrella-Ruiz, 2008). La floración ocurre de septiembre a diciembre. Las flores son de color verde claro a amarillo (Gentry, 1982), perfectas y protándricas, es decir el polen se libera antes de que los estigmas sean receptivos, y son visitadas por animales diurnos como colibríes, calandrias, abejas (*Apis mellifera* y *Bombus* sp.) y tábanos, y nocturnos como esfíngidos y murciélagos, siendo los murciélagos *Leptonycteris* spp. los principales polinizadores (Estrella-Ruiz, 2008). Los frutos son cápsulas ovoides a oblongas, de 4-5.5 X 2 cm, dehiscentes. Las semillas son lacrimiformes de 6-7 X 5-7 mm, de color negro (Gentry, 1982; Anexo V), son liberadas de enero a abril y son dispersadas por el viento. La producción de semillas en la zona de estudio es de 2000 a 9500 semillas por individuo (Torres, en proceso). Esta especie generalmente carece de reproducción asexual (Gentry, 1982), por lo que la vía de reproducción efectiva es a través de semillas. En el presente estudio se observaron algunos vástagos de origen axilar o “melcuates” como son conocidos localmente, pero al parecer se trata de un evento poco común y se observaron sólo en plantas estresadas o con signos de haber sido depredadas; la sobrevivencia de tales propágulos es muy baja (Torres, en proceso).

La distribución de *Agave potatorum* está restringida a los estados de Puebla y Oaxaca. De acuerdo con Gentry (1982) se encuentra en un rango altitudinal que va de los 1240 a 2300 m.s.n.m. Crece en suelos someros de origen calcáreo en bosques de encino, cardonal de *Mitrocereus fulviceps*, izotal de *Yucca periculosa*, matorral rosetófilo de *Dasyllirion* y *Agave*, candelillar de *Euphorbia antisiphilitica*, matorral de *Echinocactus platyacanthus*, selva baja caducifolia, mexical, bosque de *Juniperus*, izotal de *Beaucarnea purpusii*, cardonal de *Pachycereus weberi* y tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo*, cardonal de *Cephalocereus columna-trajani*, chichipera de *Polaskia Chichipe* (Valiente-Banuet *et al.*, 2000; Rangel-Landa y Lemus, 2002; Echeverría, 2003; Torres, 2004; Solís, 2006; Pérez-Negrón y Casas, 2007; Delgado-Lemus, 2008).

Esta especie es ampliamente utilizada por los habitantes del Valle Tehuacán-Cuicatlán con diversos fines, entre los que destacan la elaboración de mezcal y el consumo de botones florales como verdura (Casas *et al.*, 2001; Rangel-Landa y Lemus, 2002; Torres, 2004; Delgado-Lemus, 2008), formas de aprovechamiento que impiden la producción de semillas y que han ocasionado la reducción y pérdida de poblaciones locales en distintas zonas de la región. En el área de estudio *A. potatorum* se encuentra formando poblaciones discontinuas de diferentes tamaños y grados de conservación.

ZONA DE ESTUDIO

La zona de estudio está ubicada en el Valle de Tehuacán, en el Estado de Puebla y forma parte de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se trabajó en dos localidades, una denominada Xochiltepec que se encuentra en los terrenos del ejido San Francisco Xochiltepec y otra llamada Machiche en los terrenos del ejido de San Luis Atotolitlán, pertenecientes a los municipios de Zapotitlán y Caltepec respectivamente, en el Estado de Puebla (Figura 3).

La población en el sitio Xochiltepec se encuentra a 97° 25' 07" de longitud oeste y 18° 13' 06" de latitud norte, a una altitud de 2100 m.s.n.m., con una orientación de ladera hacia el sureste, una pendiente de aproximadamente 40% (Figura 3) y suelos someros (20-30 cm de profundidad) de origen calcáreo. La asociación vegetal presente es el candelillar de *Euphorbia antisiphilitica*, en la que el estrato

arbustivo-arbóreo tiene una altura aproximada de 1.7 m un 90% de cobertura del dosel y los espacios abiertos son pequeños ($0.774 \pm 0.044 \text{ m}^2$) (Figura 1a; Anexo II). Las condiciones ambientales son menos estresantes para las plantas de *Agave potatorum* que las de la otra localidad estudiada y que se describe adelante. En esta localidad, las plantas de *A. potatorum* reciben menor radiación solar debido a la mayor cobertura, aunque la temperatura ambiental tiende a ser mayor y la humedad relativa es menor que en el otro sitio (Anexo I). En este sitio se encuentra el tipo morfológico al que denominaremos “vigoroso”, cuyos individuos tienen tallas máximas significativamente mayores que las del morfo “pequeño” (Tabla 1), las hojas tienen una coloración verde oscuro, son acaulescentes y la incidencia de reproducción asexual es más baja que en el otro sitio (Figura 1b). En esta zona la presión de extracción sobre *A. potatorum*, al igual que la incidencia de otras actividades humanas como la ganadería y la agricultura, son relativamente bajas.

La población ubicada en la localidad Machiche, se encuentra en la parte alta de un cerro con el mismo nombre, localizada a $97^\circ 25' 30''$ de longitud oeste y $18^\circ 11' 00''$ de latitud norte, a una altitud de 2280 m.s.n.m., en una ladera de orientación sur, con una pendiente de 35% (Figura 3). Esta población forma parte de un matorral de *Dasyllirion serratifolium* y *Gochnatia hypoleuca*, solamente comparte el 30% de la especies con el otro sitio. Aquí la cobertura vegetal es de aproximadamente 35%, distribuida en manchones de tamaño pequeño (0.729 ± 0.026) y con una altura promedio de 60 cm, con suelos someros (15 cm de profundidad), con afloramientos de rocas calizas en la mayor parte de la superficie (65%) (Figura 2a; Anexo II). Prevalen condiciones extremas de radiación solar, mayor albedo, la temperatura es menor y la humedad relativa es mayor que en el sitio Xochiltepec (Anexo I). En este sitio se encuentra *A. potatorum* del tipo morfológico al que denominaremos “pequeño”. Los individuos presentan tallas significativamente menores que las del morfo “vigoroso” (Tabla 1), frecuentemente son caulescentes, con hojas de color verde glauco o rojizas y una mayor incidencia de reproducción asexual que en el otro sitio (Figura 2b). Esta población se encuentra bajo una alta presión de extracción, por su cercanía al poblado de San Luis Atolotitlán y debido a que los

productores de mezcal reconocen a los individuos de esta población como los de mayor calidad para la producción de esta bebida. Además, en el sitio ocasionalmente se puede encontrar ganado vacuno y hay una mayor incidencia de actividades humanas en relación con el otro sitio.

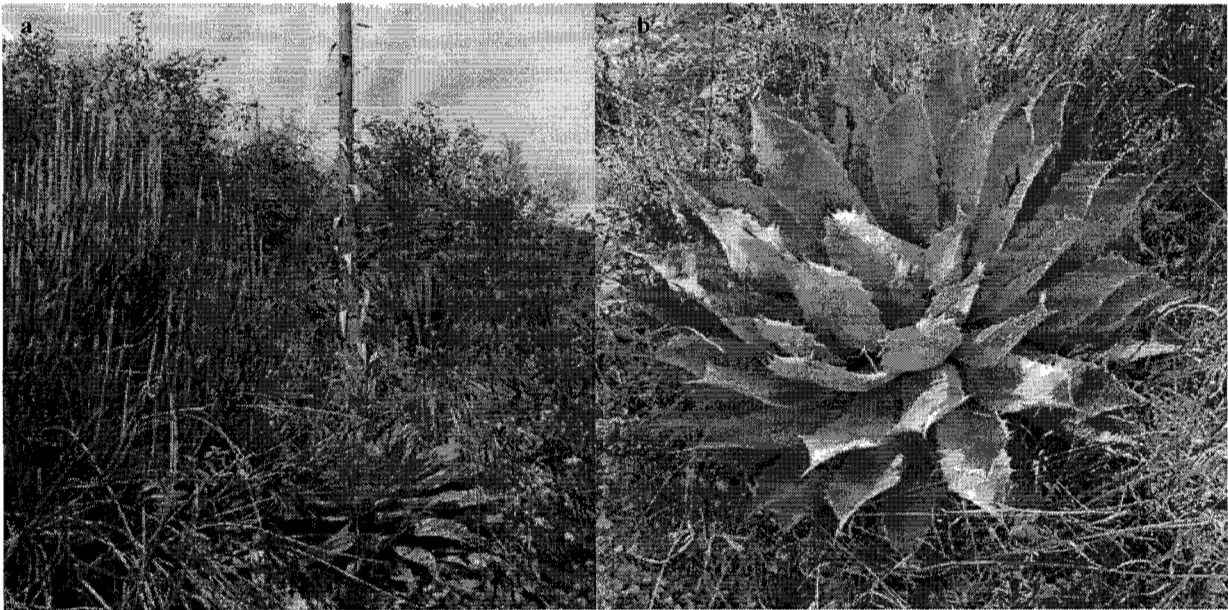


Figura 1.a) Candelillar de *Euphorbia antisiphilitica* en el sitio Xochiltepec; b) Morfo “vigoroso” presente en este sitio.

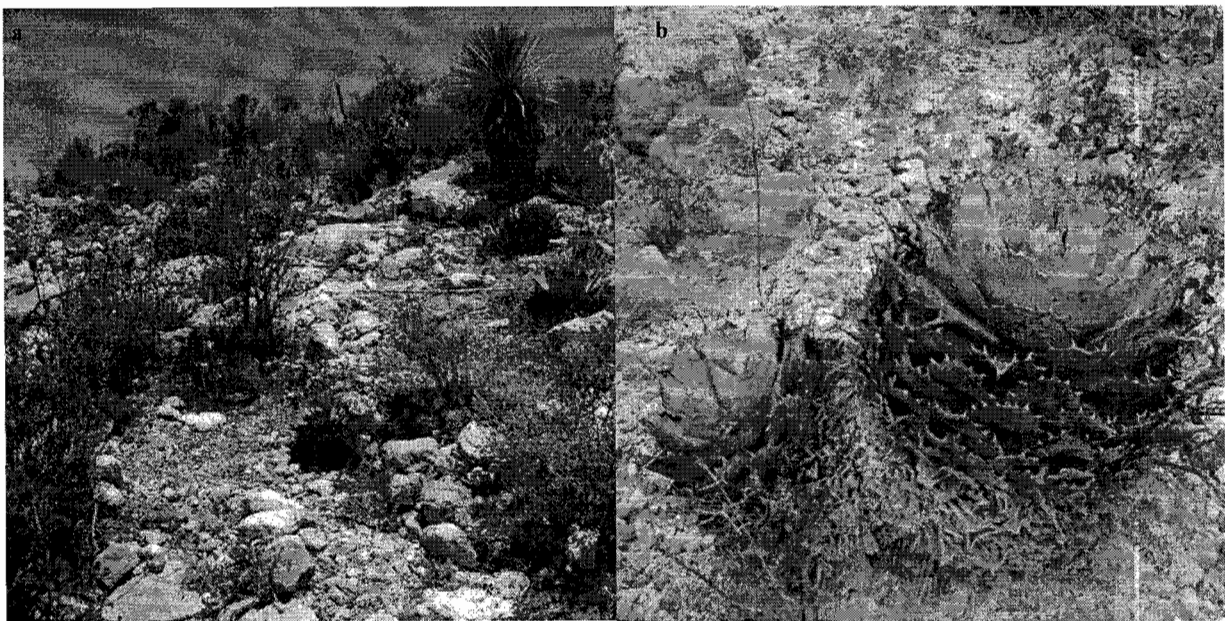


Figura 2.a) Matorral de *Dasylirion serratifolium* y *Gochnatia hypoleuca* en el sitio Machiche; b) Morfo “pequeño” presente en este sitio.

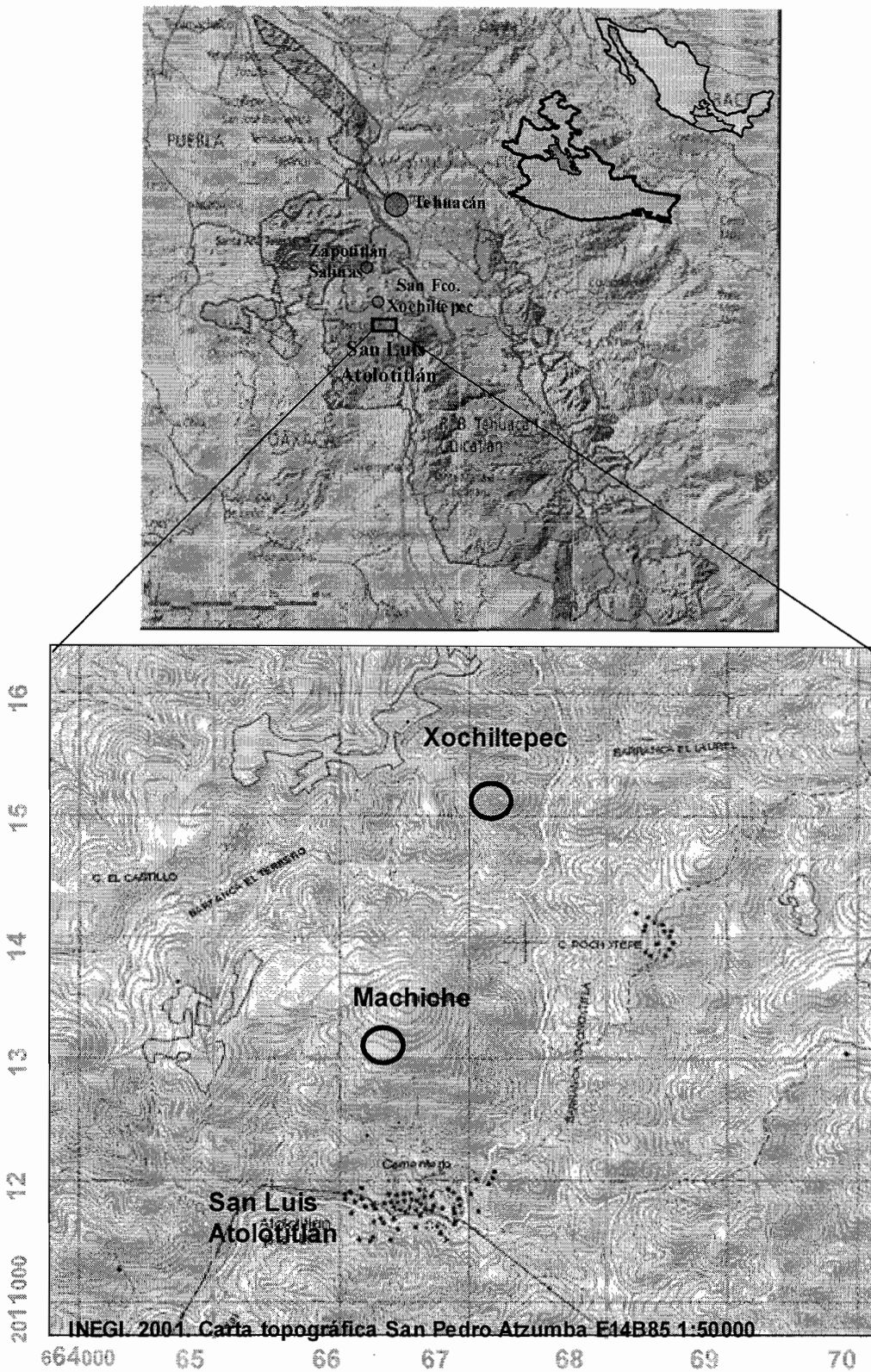


Figura 3. Ubicación de los sitios de estudio Xochiltepec y Machiche.

Tabla 1. Características morfológicas de individuos adultos de los morfos “vigoroso”, presente en el sitio Xochiltepec, y “pequeño”, presente en el sitio Machiche (Torres, en proceso). Se presentan valores promedio y desviación estándar.

	Diámetro de la roseta (cm)	Altura de la roseta (cm)	Largo de la hoja (cm)	Ancho de la hoja (cm)
Morfo “vigoroso”	76.978 ± 15.107	57.450 ± 10.445	31.667 ± 6.407	9.555 ± 3.987
Morfo “pequeño”	40.713 ± 7.110	32.847 ± 7.061	18.617 ± 6.742	7.171 ± 1.172

El clima en el área de estudio es semicálido (A)C(w’’) (x’)b(i’)g, con una temperatura media anual de 18°C y con lluvias en verano, de acuerdo con García (1981). Las máximas temperaturas (29.1 a 30.2°C) se registran entre marzo y mayo, mientras que las mínimas (6.1 a 7°C) se presentan entre diciembre y febrero. No se registran heladas (Servicio Meteorológico Nacional, <http://smn.cna.gob.mx>). La precipitación anual es de 407.2 mm en promedio y existe una gran variación interanual que va de los 187.3 a los 845.1 mm anuales (Figura 4; Quintas, 2000). El periodo de lluvias abarca los meses de junio a septiembre (Figura 5). Adicionalmente se registró la precipitación en la zona de estudio durante parte del periodo del estudio, los datos se muestran en el anexo III.

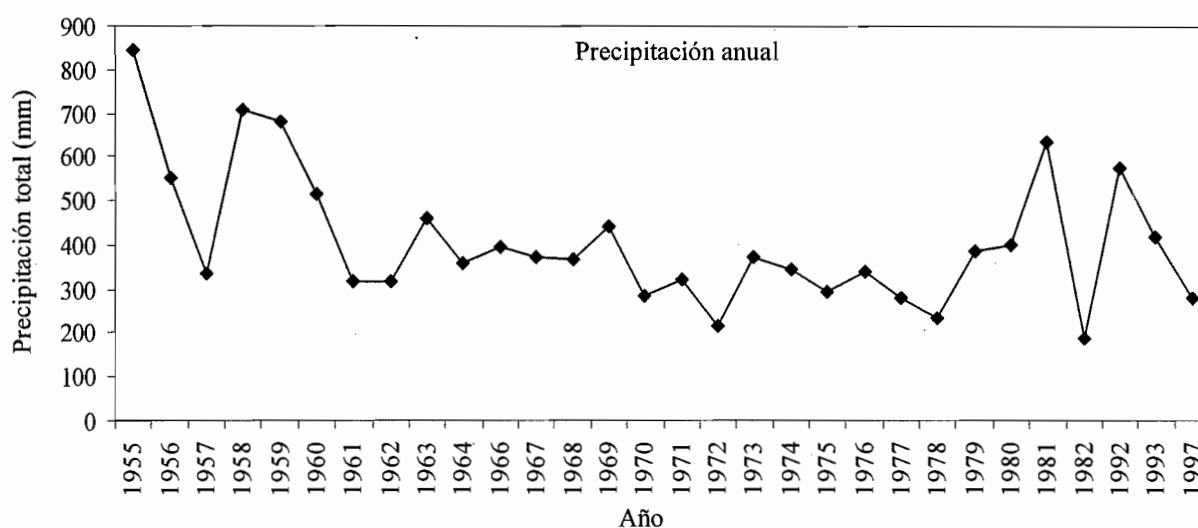


Figura 4. Precipitación total anual en la zona de estudio. Registros de 30 años entre 1955 y 1997 de la estación climatológica de Caltepec, Puebla de la Comisión Nacional del agua localizada a 18° 12' 09" de latitud, 97° 27' 09" de longitud y 2016 m.s.n.m. (Quintas, 2000).

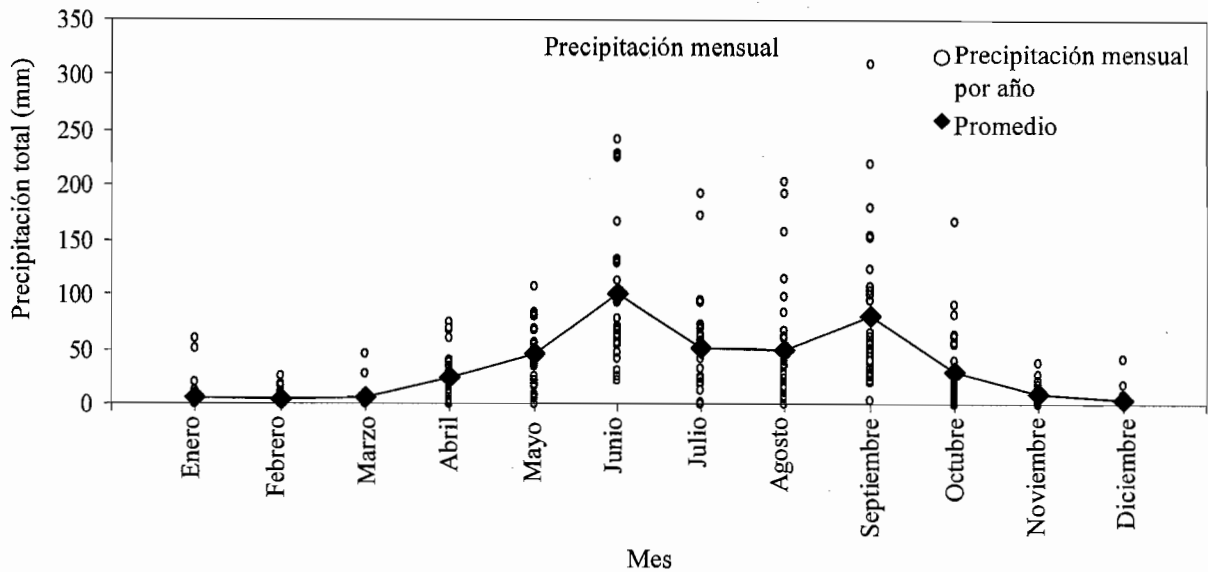


Figura 5. Precipitación promedio mensual en la zona de estudio. Registros de 30 años entre 1955 y 1997 de la estación climatológica de Caltepec, Puebla de la Comisión Nacional del agua localizada a 18° 12' 09" de latitud, 97° 27' 09" de longitud y 2016 m.s.n.m. (Quintas, 2000).

MÉTODOS

1. Distribución espacial

En el periodo de junio de 2005 a enero de 2006 se establecieron dos cuadrantes de 50 por 50 m, uno en el sitio Xochiltepec donde se encuentra el tipo morfológico “vigoroso” y otro en el sitio Machiche donde se encuentra el tipo morfológico “pequeño”. Los cuadrantes se ubicaron en donde se observó una mayor densidad de *Agave potatorum*.

Se registró si cada individuo de *A. potatorum* se encontraba en espacios abiertos o asociado a otras especies de plantas, así como la altura de cada agave. Cuando los individuos de *A. potatorum* estaban asociados, se registró su orientación con respecto a la planta nodriza. Se midieron dos diámetros de la copa de todas las plantas perennes para estimar la cobertura del dosel de cada especie y se calculó el área que ocupan los espacios abiertos. En el sitio Machiche se estimó el área de los espacios abiertos sumando el área de los manchones de vegetación y restándola a la superficie total del cuadrante, mientras que en el sitio Xochiltepec los espacios abiertos se midieron directamente.

a) Asociación

Para probar si las asociaciones encontradas entre *Agave potatorum* y otras especies de plantas perennes se deben al azar, se utilizaron pruebas de χ^2 de bondad de ajuste y se revisaron los residuales estandarizados ($R=(O-E)/\sqrt{E}$, donde O = individuos observados y E = individuos esperados) para probar el nivel de significancia de cada asociación. Los valores esperados se calcularon con base en la superficie del dosel ocupada por cada especie de planta perenne y el número total de agaves observados. En cada sitio se realizaron dos análisis, uno para las fases de plántula y juvenil y otro para la de adulto, con el fin de identificar cuáles interacciones se conservaban de una etapa a otra. En el sitio Xochiltepec se consideraron como plántulas y juveniles aquellos individuos de hasta 35 cm de altura y como adultos a los individuos entre 35 y 80 cm, la máxima altura registrada. En el sitio Machiche se consideraron como plántulas y juveniles aquellos individuos menores a 20 cm y como adultos a los individuos entre 20 y 54 cm, la máxima altura registrada.

b) Orientación con respecto a la nodriza

Para determinar si la orientación de los individuos de *A. potatorum* con respecto a la nodriza es aleatoria, se realizaron pruebas de χ^2 de bondad de ajuste y se revisaron los residuales estandarizados ($R=(O-E)/\sqrt{E}$) para probar el nivel de significancia de cada orientación. Puesto que se esperaba una distribución aleatoria, para calcular los valores esperados se dividió el número total de agaves registrado en las cuatro orientaciones azimut consideradas (norte, sur, este y oeste).

c) Exclusión competitiva de la nodriza

Para detectar si existe un patrón de remplazamiento de las nodrizas, se hicieron histogramas de frecuencia por altura y asociación. También se efectuó una prueba de χ^2 de independencia para probar si la condición de asociación (con plantas perennes o en espacios abiertos) es independiente de la altura de los individuos de *A. potatorum*. Para realizar estos análisis se utilizó el programa STATISTICA 6 (StatSoft Inc., 2003).

2. Germinación, sobrevivencia, crecimiento, ganancia de carbono y microambientes

a) Germinación y sobrevivencia

Se realizaron experimentos factoriales en los dos sitios, en espacios abiertos y bajo el dosel de cuatro especies de nodrizas, incluyendo tratamientos con y sin exclusión de depredadores. Las especies utilizadas como nodrizas en los dos sitios se seleccionaron con base en análisis preliminares de los muestreos que se efectuaron para analizar la distribución espacial. Se seleccionaron aquellas especies en las que se identificaron asociaciones significativas con todos los individuos y que presentaron mayor abundancia. Se colectaron semillas de al menos cinco individuos de *Agave potatorum* de cada población en marzo de 2005, las cuales fueron almacenadas en bolsas de papel en la oscuridad a $20.6 \pm 0.05^\circ\text{C}$ y $56.73 \pm 0.17\%$ de humedad relativa.

En el sitio Xochiltepec se sembraron semillas del morfo “vigoroso” colectadas en el mismo sitio. Se utilizaron como nodrizas a *Euphorbia antisyphilitica* (arbusto con numerosos tallos compactos de 1.5 m de altura, con diminutas hojas caedizas; Figura 6b), *Rhus chondroloma* (arbusto de 1.3 m de altura, de follaje perenne; Figura 6c), *Pterostemon rotundifolius* (arbusto de 1.7 m de altura con follaje estacional; Figura 6e) y *Wimmeria microphylla* (arbusto de 1.3 m de altura con follaje estacional; Figura 6d). El experimento se inició el 21 de julio de 2005.

En el sitio Machiche se sembraron semillas del morfo “pequeño” colectadas en este mismo sitio. Las especies utilizadas como nodrizas fueron *Gochnatia hypoleuca* (arbusto de 0.6 m de altura con follaje perenne; Figura 6f), *P. rotundifolius* (arbusto de 0.7 m de altura con follaje estacional; Figura 6e), *Amelanchier denticulata* (arbusto de 0.4 m de altura con follaje estacional; Figura 6g) y *Calliandropsis nervosus* (arbusto de 0.35 m de altura con follaje estacional; Figura 6h). El experimento se inició el 23 de julio

Cada tratamiento incluyó 50 semillas y cinco repeticiones. Para las exclusiones se utilizaron jaulas metálicas de 25 cm de diámetro, con una abertura de malla de 1.5 por 2 cm. Se aplicó la resina “tanglefoot” (The tanglefoot Company, Michigan, E.U.) bordeando la base de la jaula, para evitar la

entrada de invertebrados rastreros. Se revisaron la germinación y sobrevivencia de plántulas cada tercer día durante semana y media, y aproximadamente cada 30 días hasta septiembre de 2006.

Los análisis estadísticos se realizaron por sitio. Los datos de germinación se analizaron mediante análisis de varianza factoriales de dos vías y pruebas de comparación múltiple de Tukey de mínima diferencia significativa, habiendo verificado previamente la normalidad de los datos con la prueba Shapiro-Wilk, utilizando el programa STATISTICA 6 (StatSoft Inc., 2003). Para analizar la sobrevivencia de las plántulas se promediaron los datos de las cinco repeticiones de cada tratamiento y se ajustaron las curvas descritas a modelos log-lineales, con el tiempo como variable continua, el microambiente y la exclusión como variables categóricas, y con error binomial. Se ajustaron los datos a la función logística: $y = [e^{(a + bt + ct^2)}] / [1 + e^{(a + bt + ct^2)}]$, donde y es la proporción de la sobrevivencia, a = intercepto de y , b = la curva, t = tiempo lineal, c = el tiempo cuadrático y t^2 = el tiempo al cuadrado (Crawley, 1993). Para los dos tipos de análisis, la devianza explicada por las variables independientes se calculó con base en valores de X^2 a $\alpha < 0.05$. Los análisis estadísticos fueron realizados con el software GLIM versión 3.77 (Royal Statistical Society, 1985).

b) Crecimiento

Se transplantaron individuos de dos años de edad con 10.3 ± 0.2 hojas procedentes del vivero de la comunidad de San Luis Atolotitlán. Se plantaron bajo el dosel de las especies seleccionadas como nodriza en los experimentos de germinación y sobrevivencia en cada localidad y en sitios abiertos (Figura 6). A cada individuo se le contó el número de hojas, se le midió la altura y dos diámetros perpendiculares de la roseta al inicio y al final del experimento (julio de 2005 a junio de 2006). Se plantaron 15 individuos por tratamiento.

Se estimó la producción y mortalidad foliar y la tasa de crecimiento relativo del volumen de los individuos, usando la siguiente fórmula: $(\ln V_{t_2} - \ln V_{t_1}) / t_2 - t_1$, donde V_{t_1} es el volumen al inicio del experimento y V_{t_2} es el volumen después de 337 días. El volumen se estimó aproximando la forma de los individuos a una elipsoide de revolución ($V = 4\pi / 3 * ab^2$, donde a = radio mayor o altura y b =

radio menor o promedio de los radios perpendiculares). Los datos se analizaron mediante ANOVAs y pruebas de comparación múltiple de Tukey. Previamente se verificó la normalidad de los datos con la prueba de Shapiro-Wilk; los datos no normales se analizaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis y las comparaciones múltiples de los valores de probabilidad. Para realizar estos análisis se utilizó el programa STATISTICA 6 (StatSoft Inc., 2003).



Figura 6. Microambientes seleccionados para el establecimiento de los experimentos de germinación y sobrevivencia en los sitios Xochiltepec y Machiche. a) Sitios abiertos; sitios bajo los doseles de: b) *Euphorbia antisiphilitica*; c) *Rhus chondroloma*; d) *Wimmeria microphylla*, e) *Pterostemon rotundifolius*, f) *Gochnatia hypoleuca*, g) *Amelanchier denticulata*; h) *Calliandropsis nervosus*. Imagen de *A. denticulata* de Ignacio Torres García.

c) Ganancia de carbono

Se midió el incremento nocturno de acidez titulable de ácido málico en tejido foliar, como un indicador del CO₂ fijado durante la noche (Nobel y Berry, 1985; Nobel, 1988). En los dos sitios se tomaron muestras, al amanecer y al atardecer, de 4.5 cm² de tejido fotosintético de 10 individuos de entre 20 y 40 cm de altura en sitios abiertos y bajo el dosel de *Pterostemon rotundifolius*. Adicionalmente, en el sitio Xochiltepec se tomaron muestras de individuos bajo el dosel de *Euphorbia antisiphilitica*, *Rhus chondroloma* y *Wimmeria microphylla*, y en el sitio Machiche de individuos bajo *Gochnatia hypoleuca*, *Calliandropsis nervosus* y *Dasyliirion serratifolium*. Las muestras se tomaron en marzo de 2006, de la hoja más joven con orientación hacia el norte. Cada muestra se conservó en nitrógeno líquido hasta su titulación. Las muestras fueron molidas, diluidas en 30 ml de agua destilada y tituladas con NaOH 0.01N hasta alcanzar un pH de 7, el cual fue medido con un potenciómetro (pH Meter 215, Denver Instrument, Göttingen, Alemania).

El incremento de acidez titulable se obtuvo como la diferencia de los mililitros de NaOH usados en las muestras de la tarde, con respecto a los usados en las muestras del amanecer, multiplicados por la molaridad de la solución (Nobel, 1988). La normalidad de los datos se analizó mediante la prueba de Shapiro-Wilk, y se efectuaron ANOVAs y pruebas de comparación múltiple de Tukey. Los datos no normales se analizaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis y las comparaciones múltiples de los valores de probabilidad. Los análisis se realizaron con el programa STATISTICA 6 (StatSoft Inc., 2003).

d) Caracterización de los microambientes

Para determinar la manera en que las nodrizas modifican las condiciones ambientales bajo su dosel se midieron la temperatura ambiental y la humedad relativa del aire, así como la intensidad lumínica, en sitios abiertos y bajo el dosel de dos especies de arbustos en cada sitio. En el sitio Xochiltepec se efectuaron mediciones bajo el dosel de *E. antisiphilitica* y *R. chondroloma* y en el sitio Machiche bajo el dosel de *G. hypoleuca* y *P. rotundifolius*. Los datos se registraron con sensores HOBO H8 (Onset

Computer Corporation, Pocasset, Massachusetts, USA), cada 30 minutos durante 24 horas con dos repeticiones por microambiente en junio de 2006.

Para determinar el efecto de los arbustos y árboles en las características físicas y químicas del suelo bajo su dosel, en el sitio Xochiltepec se tomaron muestras de suelo bajo el dosel de *Euphorbia antisiphilitica*, *Rhus chondroloma*, *Pterostemon rotundifolius*, *Wimmeria microphylla* y en espacios abiertos. En el sitio Machiche las muestras se tomaron bajo el dosel de *Amelanchier denticulata*, *Calliandropsis nervosus*, *Gochnatia hypoleuca*, *P. rotundifolius* y en sitios abiertos. Por cada micrositio se tomaron tres muestras de suelo desde la superficie hasta 10 cm de profundidad, las cuales fueron almacenadas en bolsas de plástico hasta su análisis. Los análisis de las características físico-químicas se realizaron en el Laboratorio Agrícola del Instituto Tecnológico del Valle de Morelia. Las muestras se secaron al aire libre, se molieron y tamizaron con una malla de 2 mm de abertura. La textura se determinó a través del método desarrollado por Bouyoucos (1963); la capacidad de campo, el punto de marchitez permanente y la humedad aprovechable se estimaron a partir de la textura. El pH en agua y la conductividad eléctrica se midieron con un potenciómetro Accumet AR20 (Fisher Scientific Company, Pittsburgh, Pennsylvania, E.U.). La cantidad de materia orgánica se estimó por el método de Walkley y Black (1934), mientras que la cantidad de nitrógeno orgánico se calculó a partir del porcentaje de materia orgánica, la de nitrógeno amoniacal mediante el método de Nessler (Jackson, 1964) y la de nitrógeno mineral por espectrofotometría (Spectronic 21D, Milton Roy, Rochester, New York, E.U.). La cantidad de fósforo se estimó a través del método de Olsen (Olsen y Sommers, 1982) por espectrofotometría ultravioleta visible (Spectronic 21D, Milton Roy, Rochester, New York, E.U.); la de potasio mediante espectrofotometría de emisión de flama (Flamometro digital Cole-Parmer 2655-00, Cole-Parmer Instrument Co., Chicago, Illinois, E.U.); las de calcio y magnesio por volumetría con ácido etilendiaminotetraacético (EDTA); y el porcentaje de carbonatos se midió por volumetría de neutralización (titulación).

Cada variable se analizó por separado para cada sitio. Los datos expresados en porcentaje fueron transformados al arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción con el fin de normalizarlos. Se verificó la normalidad de los datos con la prueba de Shapiro-Wilk. Los datos normales se analizaron mediante un ANOVA de una vía y una prueba de comparación múltiple de Tukey. Los datos no normales se analizaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples de los valores de probabilidad. Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete STATISTICA 6 (StatSoft Inc., 2003).

3. Comparación del comportamiento germinativo y sobrevivencia de los tipos morfológicos

a) Germinación en laboratorio

Se colectaron semillas de al menos cinco individuos de cada población en marzo de 2005 y éstas fueron almacenadas en bolsas de papel en la oscuridad a $20.6 \pm 0.05^{\circ}\text{C}$ y $56.73 \pm 0.17\%$ de humedad relativa. Se comparó la germinación de los dos tipos morfológicos a 25 y 30°C , con un fotoperiodo neutro (12 h. luz/12 h. oscuridad) y a oscuridad total en un gradiente de estrés hídrico. Para los experimentos del efecto de la temperatura y fotoperiodo, las semillas se colocaron en cajas de Petri con agar a 1% en agua destilada como medio de cultivo. Los tratamientos bajo oscuridad total se establecieron en cajas de Petri envueltas en papel aluminio. Para determinar el efecto de la disponibilidad de agua a 25°C se controló el potencial hídrico mediante una solución de polietilenglicol (PEG 8000, Sigma, St. Luis, Missouri) a 0.0 (agua destilada), -0.3, -0.6 y -0.9 megapascales (MPa), en cajas de Petri sobre gasas estériles usadas como sostén. Las concentraciones específicas de polietilenglicol para lograr que cada solución presentara el potencial hídrico requerido fueron estimadas mediante el programa Solute Potential and Molar-Molal-g Solute/g Water Interconversion, SPMM (Michel y Radcliffe, 1985).

Cada tratamiento tuvo cinco réplicas y se usaron 50 semillas por unidad experimental. Antes del experimento las semillas se desinfectaron sumergiéndolas durante 30 minutos en una solución de hipoclorito de sodio al 70%. Los experimentos se realizaron simultáneamente en dos cámaras de

crecimiento (Percival Scientific I-35 LL, Boone, Iowa) con lámparas de luz fría blanca fluorescente. Los conteos se realizaron diariamente durante 15 días para los tratamientos de temperatura y fotoperiodo, y durante 20 días para los tratamientos de disponibilidad de agua. Para los tratamientos de oscuridad total sólo se realizó un conteo a los 15 días de haber iniciado el experimento. Se consideró que una semilla había germinado al hacerse visible la radícula.

Se estimó el porcentaje final de germinación para todos los tratamientos y el coeficiente de velocidad de germinación de Kotowski, mediante la fórmula $CV = (\sum n_i / \sum (n_i t_i)) * 100$, donde n_i = número de semillas germinadas el día i , t_i = número de días desde la siembra (González-Zertuche y Orozco-Segovia, 1996). Se comparó el valor de estos parámetros obtenidos para los dos morfos por tratamiento.

Los datos de porcentaje de germinación final fueron transformados mediante la función arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción con el fin de normalizarlos y fueron analizados con la prueba de Shapiro-Wilk de normalidad y se efectuaron ANOVAs de una vía. Cuando se encontraron diferencias significativas, se realizaron pruebas de comparación múltiple de Tukey. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA 6 (StatSoft Inc., 2003).

b) Germinación y sobrevivencia en campo

De manera simultánea a los experimentos montados para conocer las condiciones de germinación y sobrevivencia en cada sitio, se pusieron semillas del morfo “pequeño” provenientes del sitio Machiche en el sitio Xochiltepec y viceversa, bajo los mismos tratamientos de microambientes y exclusión de los experimentos citados. Los datos se analizaron de la misma forma que para los experimentos ya mencionados, sumándose el factor del origen de la semilla como variable categórica al análisis de los datos.

III. RESULTADOS

1. DISTRIBUCIÓN ESPACIAL

a) Asociación

Sitio Xochiltepec

En el sitio Xochiltepec se registraron 233 individuos de *Agave potatorum*, de los cuales sólo 3.86% se encontraban en espacios abiertos, 5.58% estaban asociados a arbustos muertos y 90.56% se encontraron asociados a 22 de las 76 especies de arbustos y árboles registradas en el sitio (Anexo IV).

Se encontró que los individuos de *A. potatorum* no se distribuían de forma aleatoria con respecto a otras especies de plantas, en la categoría de plántulas y juveniles ($X^2 = 38.787$, g.l. = 10, $p < 0.001$), pero en la categoría de adultos la distribución registrada con respecto a otras especies y los espacios abiertos no fue diferente a la que se esperaba por la superficie que ocupaba cada una de ellas ($X^2 = 14.896$, g.l. = 9, $p = 0.094$).

En la categoría de plántulas y juveniles (Tabla 2), bajo el dosel de *Krameria cytisoides* se registraron menos individuos que los que se esperarían al azar. Bajo el dosel de *Euphorbia antisyphilitica* se registró un mayor número de individuos que los esperados al azar. En los sitios abiertos, el número de individuos de *A. potatorum* es el que se esperaba de acuerdo con la superficie desprovista de vegetación presente en el sitio (Tabla 2).

No obstante que las especies que se mencionan a continuación fueron agrupadas por no tener valores esperados mayores de cinco, y que los residuales grupales no fueron significativos, los números de individuos observados difirieron marcadamente de los esperados. En la categoría de plántulas y juveniles se registraron más individuos que los esperados asociados a arbustos muertos y *Mimosa* sp. Por otra parte, en la categoría de adultos, a pesar de que las diferencias en la distribución no fueron significativas, se observaron marcadamente más individuos que los esperados asociados a

los arbustos muertos, a *Mimosa luisana* y a otra especie de leguminosa no determinada, y menos individuos que los esperados asociados a *Krameria cytisoides* (Anexo IV).

Tabla 2. Superficie del dosel de especies perennes y sitios abiertos, número de individuos de *Agave potatorum* observados, esperados y valores de residuales estandarizados por asociación en el sitio con menor estrés (Xochiltepec) de las categorías plántulas-juveniles y adultos (* valores absolutos > 2 son significativos a 5% de la distribución normal).

Especie	Superficie (%)	Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado
Plántulas y juveniles				
<i>Bursera</i> sp.	6.490	6	8.696	-0.914
<i>Euphorbia antisiphilitica</i>	14.504	41	19.436	4.891*
<i>Krameria cytisoides</i>	6.715	1	8.998	-2.666*
<i>Pterostemon rotundifolius</i>	8.430	14	11.296	0.805
<i>Rhus chondroloma</i>	8.653	7	11.596	-1.350
<i>Senna galeottiana</i>	4.854	5	6.504	-0.590
Sitio abierto	7.645	7	10.244	-1.014
<i>Wimmeria pubescens</i>	10.472	13	14.033	-0.276
Compuestas (4 especies)	8.725	9	8.749	0.086
Leguminosas (4 especies)	8.142	17	16.705	0.072
Otras especies (61 especies y arbustos muertos)	15.370	19	24.248	-1.066
Adultos				
<i>Bursera</i> sp.	6.490	3	5.971	
<i>Euphorbia antisiphilitica</i>	14.504	17	13.344	
<i>Krameria cytisoides</i>	6.715	1	6.178	
<i>Pterostemon rotundifolius</i>	8.430	11	7.755	
<i>Rhus chondroloma</i>	8.653	8	7.961	
Sitio abierto	7.645	2	7.033	
<i>Wimmeria pubescens</i>	10.472	15	9.635	
Compuestas (2 especies)	6.528	6	6.006	
Leguminosas (6 especies)	12.467	11	11.469	
Otras especies (62 especies y arbustos muertos)	18.096	18	16.648	

Sitio Machiche

En el sitio Machiche se registraron un total de 242 individuos de *Agave potatorum*, de los cuales 19.83% se encontraban en espacios abiertos, 2.07% asociados a arbustos muertos, y los individuos restantes (78.10%) se encontraban asociados a 21 de las 59 especies de arbustos registradas (Anexo IV).

Se encontró que los individuos de *Agave potatorum* no se distribuían de forma aleatoria con respecto a otras especies de plantas en la categoría de plántulas y juveniles ($X^2 = 76.191$, g.l. = 4, $p < 0.001$), ni en la de adultos ($X^2 = 133.319$, g.l. = 4, $p < 0.001$) (Tabla 3).

En ambas categorías, *A. potatorum* se encontraba asociado significativamente con *Gochnatia hypoleuca*. También se registraron significativamente menos individuos en los espacios abiertos de los que se esperaban al azar por la superficie que ocupan en el sitio, esto en las categorías de plántulas y juveniles y la de adultos (Tabla 3).

Tabla 3. Superficie del dosel de especies perennes y sitios abiertos, número de individuos de *Agave potatorum* observados, esperados y valores de residuales estandarizados por asociación en el sitio de mayor estrés (Machiche) de las categorías plántulas-juveniles y adultos (* valores absolutos > 2 son significativos a 5% de la distribución normal).

Especie	Superficie (%)	Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado
Plántulas y juveniles				
<i>Gochnatia hypoleuca</i>	12.592	32	14.229	4.711*
Sitio abierto	60.270	25	68.105	-5.223*
Compuestas (15 especies)	4.994	15	5.643	3.939*
Leguminosas (12 especies)	4.825	11	5.453	2.376*
Otras (31 especies y arbustos muertos)	17.319	30	19.570	2.358*
Adultos				
<i>Gochnatia hypoleuca</i>	12.592	48	15.236	8.394*
Sitio abierto	60.270	21	72.926	-6.081*
Compuestas (15 especies)	4.994	13	6.043	2.830*
Leguminosas (12 especies)	4.825	16	5.839	4.205*
Otras (31 especies y arbustos muertos)	17.319	23	20.956	0.447

Como se puede observar en la Tabla 3, un total de 58 especies y los arbustos muertos se reunieron en tres grupos por no tener valores esperados mayores que cinco. En el análisis, los grupos de compuestas y leguminosas presentaron residuales significativos en las dos categorías de tamaño de *A. potatorum*, mientras que el grupo de varias especies y arbustos muertos presentó residuales significativos en la categoría de plántulas y juveniles. Sin embargo, se puede apreciar que son solamente algunas las especies que tienen valores marcadamente diferentes de agaves asociados observados y esperados bajo sus doseles (Anexo IV). En las dos categorías de tamaño de *A. potatorum*

se observó un mayor número de individuos que los esperados por azar asociados a una especie de compuesta no determinada, así como a *Bouvardia longiflora* y a arbustos muertos. Solamente en la categoría de plántulas y juveniles se registraron más individuos que los esperados asociados a dos especies de *Dalea*, *Neopringlea viscosa* y *Pterostemon rotundifolius*. Por otra parte, en la categoría de adultos se registraron más individuos que los esperados asociados a *Perymenium discolor*, *Abarrida elachystophylla*, *Calliandropsis nervosus* y otra especie de compuesta no determinada hasta el momento.

b) Orientación con respecto a la nodriza

En ninguno de los sitios la orientación de *Agave potatorum* con respecto a la planta perenne más cercana fue aleatoria (Xochiltepec: $X^2 = 30.531$, g.l. = 3, $p = < 0.001$; Machiche: $X^2 = 46.895$, g.l. = 3, $p = < 0.001$), observándose una tendencia a distribuirse preferentemente hacia el norte y el oeste (Figura 7).

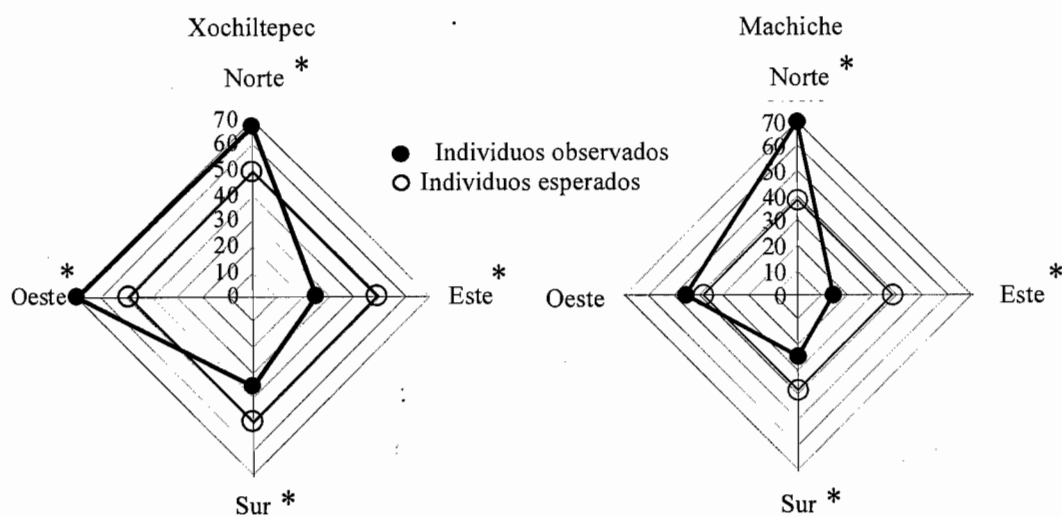


Figura 7. Orientación geográfica de *Agave potatorum* con respecto a la planta perenne más cercana en el sitio con menor estrés (Xochiltepec) y en el sitio con mayor estrés (Machiche). * valores absolutos > 2 son significativos a 5% de la distribución normal

c) Exclusión competitiva de la nodriza

En los dos sitios se mantiene la relación de nodricismo en las etapas adultas de *A. potatorum*; es decir, la condición de asociación (asociados o en sitios abiertos) es independiente de la talla de los

individuos (en el sitio Xochiltepec: $X^2 = 1.114$, g.l. = 9, $p = <0.999$; en el sitio Machiche: $X^2 = 4.355$, g.l. = 9, $p = <0.887$). Sin embargo, en el sitio Machiche se observó una mayor proporción de individuos no asociados a nodrizas y esa tendencia se hace más evidente en las tallas mayores, sin llegar a tener un efecto significativo (Figura 8).

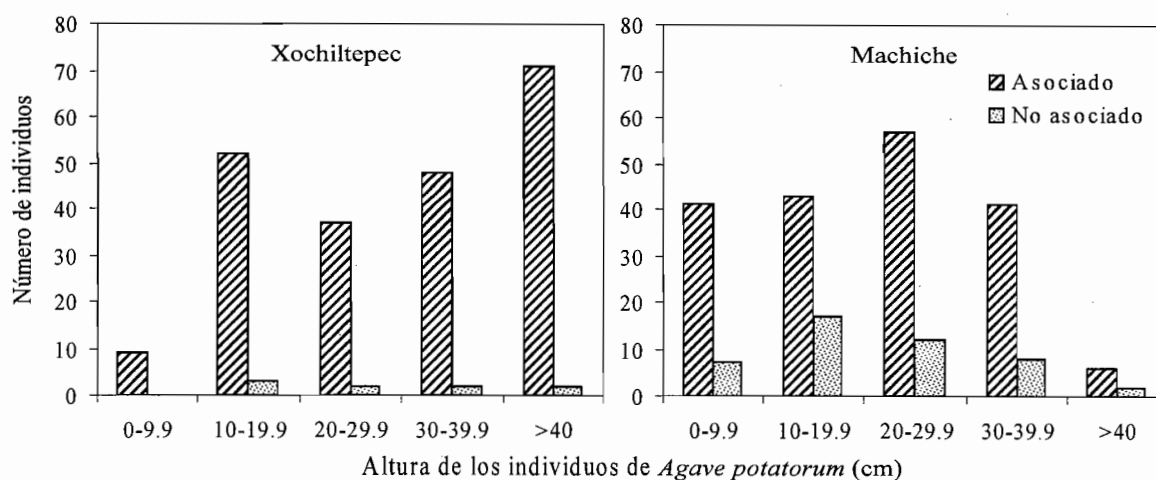


Figura 8. Distribución de alturas de individuos de *Agave potatorum* asociados y no asociados con plantas perennes en el sitio con menor estrés (Xochiltepec) y el sitio con mayor estrés (Machiche).

2. GERMINACIÓN, ESTABLECIMIENTO, CRECIMIENTO, GANANCIA DE CARBONO Y MICROAMBIENTES

a) Morfo “vigoroso” del sitio Xochiltepec

Germinación

En su sitio de origen el morfo “vigoroso” tuvo un porcentaje de germinación de $6.88 \pm 0.911\%$. La exclusión fue el factor más importante que la favoreció ($F = 14.286$, g.l. = 1, $p = 0.001$), ya que se registró una mayor germinación en los tratamientos con exclusión de depredadores en comparación con los tratamientos sin exclusión. A pesar de que el factor microsítio no fue significativo ($F = 2.201$, g.l. = 4, $p = 0.086$), se observó una mayor germinación bajo del dosel de las cuatro especies de nodrizas en comparación con los espacios abiertos, particularmente bajo los doseles de *Euphorbia antispyhilitica* y *Rhus chondroloma*, en ambos casos con exclusión de depredadores (Tabla 4).

Tabla 4. Porcentaje final de germinación de semillas del morfo “vigoroso”, en sitios abiertos y bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (sitio Xochiltepec). Se presentan valores; promedio y error estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas con $\alpha = 0.05$.

Nodriza	Sitio abierto %	<i>Euphorbia antisiphilitica</i> %	<i>Pterostemon rotundifolius</i> %	<i>Rhus chondroloma</i> %	<i>Wimmeria microphylla</i> %
Con exclusión	4.4 ± 1.470 ^{ab}	13.6 ± 3.311 ^a	10.4 ± 2.227 ^{ab}	13.6 ± 4.707 ^{ab}	7.6 ± 2.786 ^{ab}
Sin exclusión	2.4 ± 0.980 ^{ab}	2.8 ± 0.800 ^{ab}	2.8 ± 1.744 ^b	6.4 ± 1.720 ^{ab}	4.8 ± 2.059 ^{ab}

Sobrevivencia

De un total de 2,500 semillas sembradas en el experimento, solamente sobrevivió una plántula del morfo “vigoroso” después de 411 días de haberse iniciado el estudio, y esto ocurrió en su sitio de origen. Esta plántula se encontraba bajo el dosel de *Wimmeria microphylla* con exclusión. La exclusión y el tiempo fueron los factores más importantes, explicando el 26.4% y el 52.4% de la devianza, respectivamente. También fue importante la interacción entre el microambiente y la exclusión, explicando el 12% de la devianza (Tabla 5). Las mayores tasas de sobrevivencia inicial se registraron bajo el dosel de *Rhus chondroloma* con y sin exclusión de depredadores (Tabla 6, Figura 9). Otros microambientes donde la sobrevivencia fue similar fue bajo los doseles de *Euphorbia antisiphilitica* y *Pterostemon rotundifolius* con exclusión. Sin embargo, en estos dos últimos microambientes, pero sin exclusión de depredadores, se registraron las tasas de sobrevivencia más bajas después de los espacios abiertos. Como se mencionó anteriormente, sólo sobrevivió una plántula bajo el dosel de *Wimmeria microphylla* con exclusión, pero también lograron sobrevivir hasta los 337 días plántulas bajo el dosel de *E. antisiphilitica*, *R.chondroloma* con exclusión y *W. microphylla* sin exclusión (Figura 9).

Tabla 5. Análisis de devianza de la sobrevivencia de plántulas del morfo “vigoroso”, en sitios abiertos y bajo el dosel de cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (Xochiltepec).

Factor	Devianza (X^2)	g.l.	r^2	p
Exclusión	37.230	1	0.264	< 0.001
Microambiente*Exclusión	16.510	8	0.117	0.036
Tiempo	73.890	1	0.524	< 0.001
Modelo	127.630	10	0.905	
Error	13.341	79	0.095	
Total	140.970	89		

Tabla 6. Tasas de sobrevivencia inicial (parámetro lineal) y a través del tiempo (parámetro lineal) de las curvas de sobrevivencia de plántulas del morfo “vigoroso” en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con y sin exclusión en su sitio de origen (Xochiltepec).

Microambiente	Tasa de sobrevivencia inicial		Tasa de sobrevivencia * tiempo	
	Con exclusión	Sin exclusión	Con exclusión	Sin exclusión
Sitios abiertos	-2.427	-4.247	-0.460	-0.460
<i>Euphorbia antispyhilitica</i>	-1.628	-4.247	-0.460	-0.460
<i>Pterostemon rotundifolius</i>	-1.745	-5.349	-0.460	-0.460
<i>Rhus chondroloma</i>	-1.412	-2.686	-0.460	-0.460
<i>Wimmeria microphylla</i>	-2.292	-2.933	-0.460	-0.460

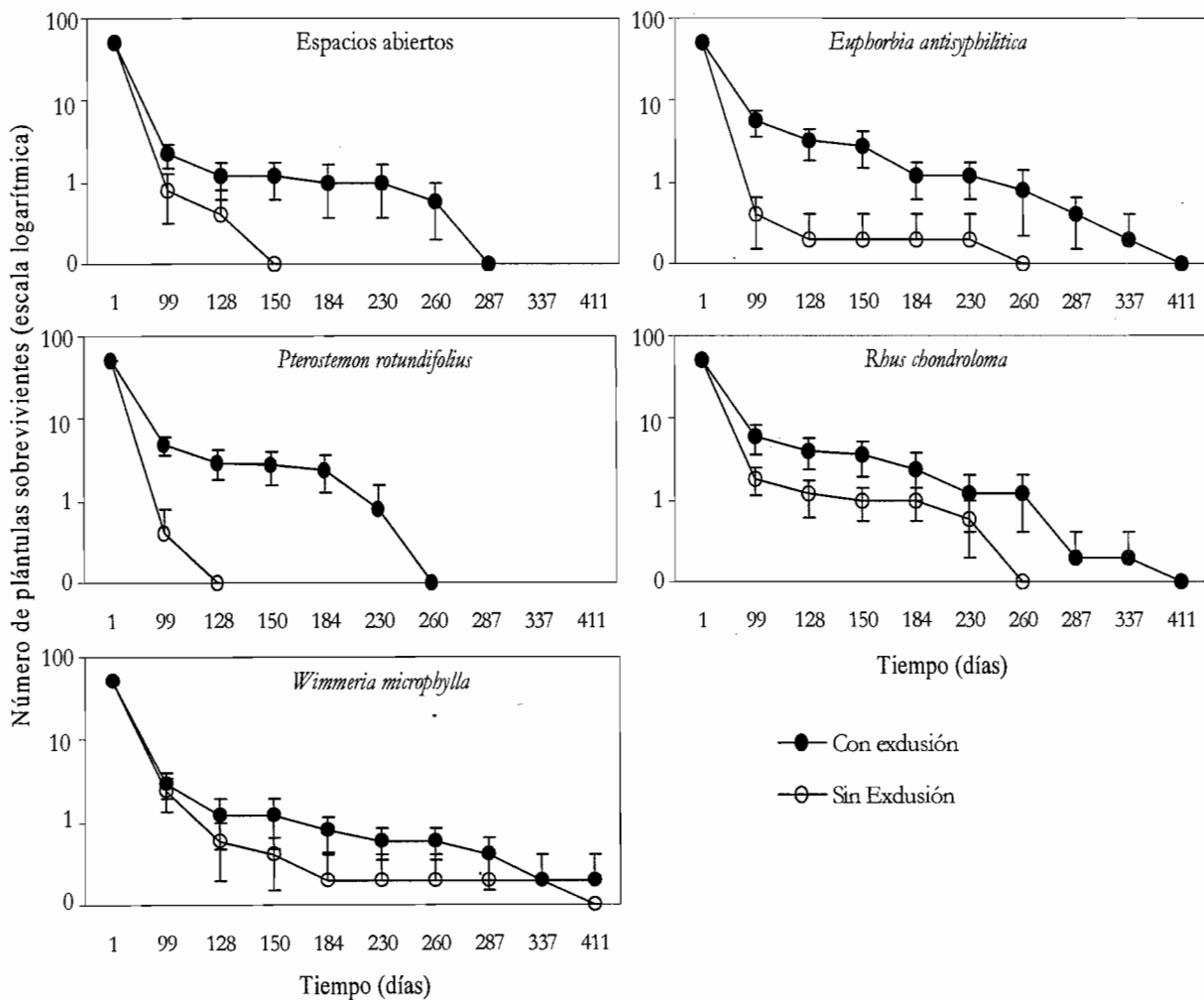


Figura 9. Sobrevivencia de plántulas de semillas del morfo “vigoroso” en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas con exclusión y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (Xochiltepec). Se presentan valores promedio y error estándar.

Crecimiento

En los agaves producidos en vivero y trasplantados a sitios naturales, después de casi un año del trasplante, el número promedio de hojas totales fue de 9.042 ± 0.277 , sin encontrarse diferencias significativas entre los diferentes microambientes en los que fueron plantados ($F = 0.921$, g.l. = 4, 67, $p = 0.457$). Sin embargo, se observó que los agaves plantados en sitios abiertos tienden a presentar un menor número de hojas totales que los plantados bajo nodrizas (Figura 10).

La producción foliar promedio fue de 3.667 ± 0.153 hojas durante el año del experimento. Los individuos sembrados bajo el dosel de *Euphorbia antisyphilitica* produjeron significativamente menos hojas que los plantados bajo el dosel las otras nodrizas y en los espacios abiertos ($H = 12.0134$, g.l. = 4, $p = 0.017$). En los espacios abiertos se encontró la mayor producción foliar, aunque ésta no se diferenció significativamente de los tratamientos bajo los doseles de *Rhus chondroloma*, *Wimmeria microphylla* y *Pterostemon rotundifolius* (Figura 10). Sin embargo, la mortalidad foliar fue mayor en sitios abiertos, a pesar de que no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($H = 8.884$, g.l. = 4 $p = 0.064$) (Figura 10), el promedio fue de 4.833 ± 0.204 hojas muertas en un periodo de 337 días. La tasa de crecimiento relativo del volumen fue positiva en todos los tratamientos y significativamente mayor bajo el dosel de las nodrizas en comparación con agaves plantados en los espacios abiertos ($F = 11.801$, g.l. = 4, $p < 0.001$). En los agaves plantados bajo el dosel de nodrizas se observó una tendencia, no significativa, a un mayor crecimiento en los individuos que se encontraban bajo el dosel de *Rhus chondroloma* (Figura 10).

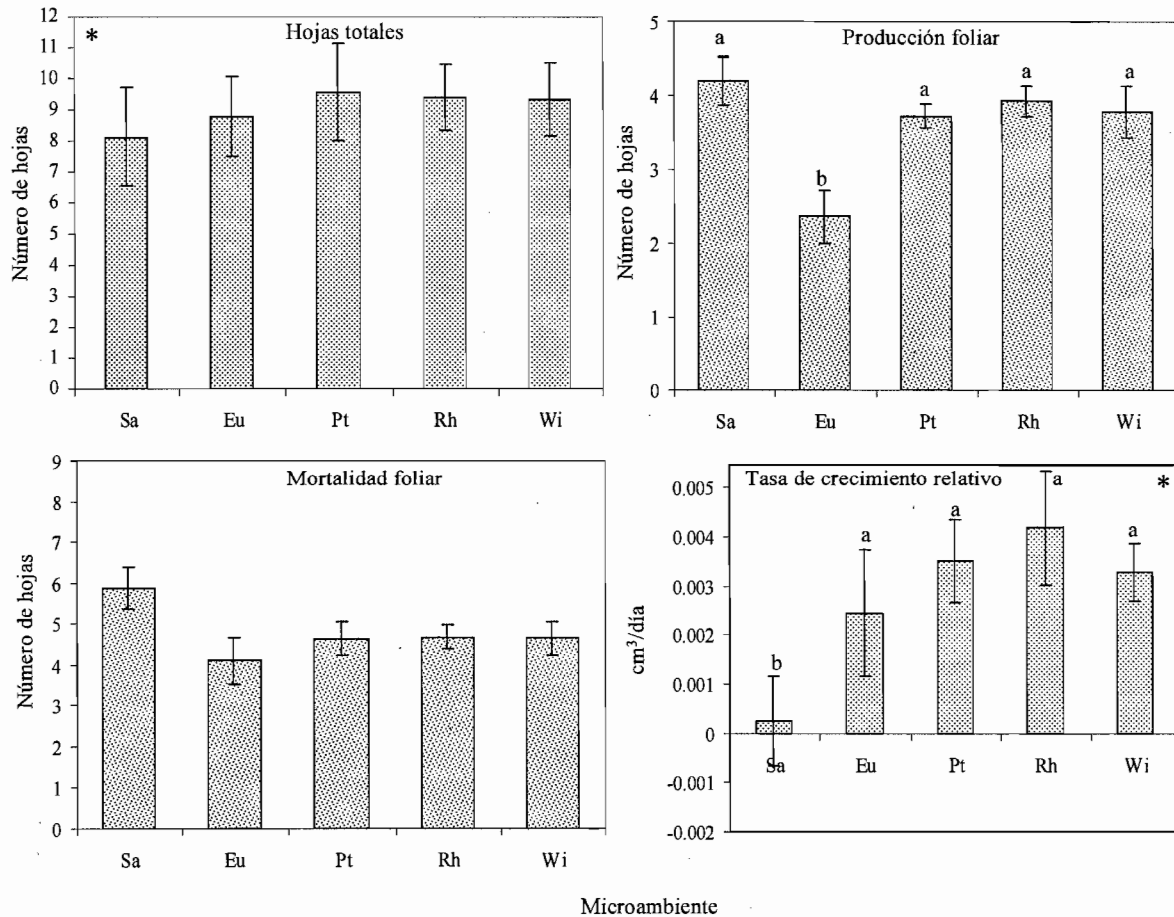


Figura 10. Número de hojas totales, producción, mortalidad foliar y tasa de crecimiento relativo en volumen a 337 días del transplante de plantas de *Agave potatorum* de dos años de edad, en sitios abiertos y bajo el dosel de plantas nodrizas en el sitio Xochiltepec. Se presentan promedios, error estándar e intervalos de confianza (*). Diferentes letras indican diferencias significativas con $\alpha = 0.05$. Eu = *Euphorbia antisiphilitica*, Pt = *Pterostemon rotundifolius*, Rh = *Rhus chondroloma*, Wi = *Wimmeria microphylla*, Sa = sitio abierto.

Ganancia de carbono

El valor promedio de acidez titulable de *Agave potatorum* en Xochiltepec fue de 66.51 ± 6.14 mmol H^+m^{-2} y no se encontraron diferencias significativas entre los individuos que se encuentran en los espacios abiertos y los que están bajo el dosel de las plantas nodrizas seleccionadas ($H = 0.592$, $N = 50$, $p = 0.975$) (Figura 11).

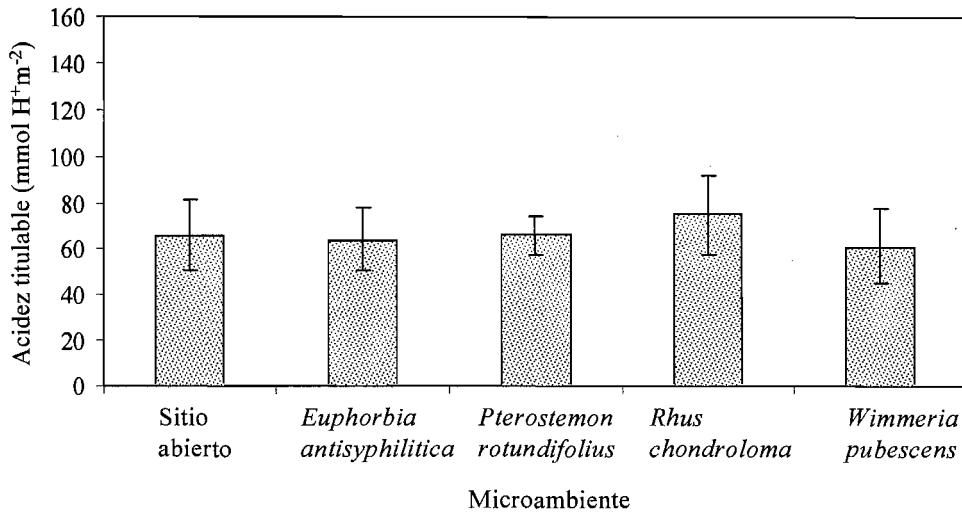


Figura 11: Ganancia de carbono medida como la acidez titulable de tejidos de *Agave potatorum* en sitios abiertos y bajo el dosel de nodrizas en el sitio Xochiltepec. Se presentan promedios y error estándar. No se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos a $\alpha = 0.05$.

Características microambientales y edáficas

Los micrositos fueron significativamente diferentes en las temperaturas del aire diurna y nocturna, así como en la humedad relativa del aire diurna y la intensidad lumínica promedio. En los sitios abiertos se registró la mayor temperatura ambiental diurna promedio, la menor humedad relativa diurna y nocturna, y la mayor intensidad lumínica (Tabla 7); mientras que bajo el dosel de *Euphorbia antispyhilitica* se registró la menor temperatura ambiental diurna y la mayor nocturna, así como la mayor humedad relativa diurna y la menor intensidad lumínica promedio, siendo esta última 52% menor con respecto a los sitios abiertos. Bajo el dosel de *Rhus chondroloma* todas las variables ambientales monitoreadas fueron intermedias con respecto a los sitios abiertos y bajo el dosel de *E. antispyhilitica*, incluyendo la intensidad lumínica, la cual fue 29% menor que en los sitios abiertos (Tabla 7).

Tabla 7. Temperatura y humedad relativa del aire e intensidad lumínica promedio en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas en el sitio Xochiltepec en junio de 2006. Se presentan promedios y errores estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas con $\alpha = 0.05$.

	Sitios abiertos	<i>Euphorbia antispybilítica</i>	<i>Rhus chondroloma</i>	F	g.l.	p
Temperatura diurna (°C)	25.879 ± 0.236 ^a	21.924 ± 0.394 ^b	23.176 ± 0.147 ^b	52.677	2	0.005
Humedad relativa diurna (%)	39.913 ± 0.146 ^c	49.048 ± 0.865 ^a	45.848 ± 0.190 ^b	80.106	2	0.002
Intensidad lumínica (lum/pies ²)	837.194 ± 48.355 ^a	398.613 ± 90.323 ^b	590.807 ± 14.323 ^{ab}	13.549	2	0.032
Temperatura nocturna (°C)	14.344 ± 0.152 ^b	14.968 ± 0.024 ^a	14.752 ± 0.047 ^{ab}	11.650	2	0.039
Humedad relativa nocturna (%)	74.240 ± 0.023	72.440 ± 0.344	72.192 ± 0.646	6.995	2	0.074

No se encontraron diferencias significativas en ninguna de las características del suelo analizadas (Tabla 8). En general el suelo en este sitio no es salino (0.277 ± 0.012 ds/m), es deficiente en nitrógeno amoniacal (6.945 ± 1.265 ppm), en nitrógeno mineral (7.668 ± 1.331 ppm), en fósforo (6.181 ± 0.301 ppm) y es muy alto en nitrógeno orgánico (240.197 ± 18.072 kg/ha), en materia orgánica (9.852 ± 0.722 %), carbonatos (12.211 ± 0.050 %) y calcio (7520 ± 165.170 ppm).

Tabla 8. Características físicas y químicas del suelo del sitio Xochiltepec por micrositio. Se presentan valores promedio y error estándar.

	Sitio abierto	<i>Euphorbia antisyphilitica</i>	<i>Pterostemon rotundifolius</i>	<i>Rhus chondroloma</i>	<i>Wimmeria microphylla</i>	F	g.l.	p
Arcilla (%)	17.800 ± 2.000	18.467 ± 2.404	19.133 ± 1.333	19.800 ± 0.000	19.800 ± 0.000	0.346	4,10	0.841
Limo (%)	20.667 ± 3.333	23.333 ± 1.764	26.000 ± 2.000	23.333 ± 1.764	25.333 ± 0.667	0.999	4,10	0.452
Arena (%)	61.533 ± 5.333	58.200 ± 400	54.867 ± 1.764	56.867 ± 1.764	54.867 ± 0.667	0.757	4,10	0.576
Capacidad de campo (%)	14.230 ± 2.200	15.427 ± 2.015	16.600 ± 0.799	16.237 ± 0.534	16.843 ± 0.207	0.570	4,10	0.691
Punto de marchitez permanente (%)	7.733 ± 1.197	8.383 ± 1.093	9.023 ± 0.435	8.823 ± 0.288	9.150 ± 0.110	0.570	4,10	0.691
Humedad aprovechable (%)	6.497 ± 1.003	7.040 ± 0.921	7.547 ± 0.360	7.410 ± 0.244	7.687 ± 0.093	0.557	4,10	0.699
pH en agua	7.827 ± 0.041	7.797 ± 0.039	7.767 ± 0.081	7.723 ± 0.107	7.907 ± 0.062	0.951	4,10	0.475
Conductibilidad eléctrica (ds/s)	0.307 ± 0.057	0.298 ± 0.015	0.255 ± 0.005	0.252 ± 0.003	0.271 ± 0.005	0.859	4,10	0.521
Materia orgánica (%)	8.133 ± 0.356	9.590 ± 1.881	9.807 ± 0.734	12.083 ± 2.488	9.647 ± 1.957	0.669	4,10	0.628
Nitrógeno orgánico (Kg/Ha)	203.367 ± 8.912	239.803 ± 47.046	247.737 ± 16.092	268.950 ± 73.254	241.130 ± 48.901	0.272	4,10	0.890
Nitrógeno amoniacal (ppm)	6.990 ± 3.626	9.243 ± 2.599	3.833 ± 0.982	5.863 ± 2.879	8.793 ± 4.133	0.529	4,10	0.718
Nitrógeno mineral (ppm)	8.683 ± 3.509	11.043 ± 2.812	4.253 ± 1.253	4.213 ± 0.638	10.147 ± 4.331	1.287	4,10	0.339
Fósforo (ppm)	6.890 ± 0.486	6.127 ± 1.289	5.857 ± 0.705	5.637 ± 0.409	6.397 ± 0.353	0.444	4,10	0.775
Potasio (ppm)	154.280 ± 29.409	221.713 ± 71.697	142.177 ± 9.104	187.373 ± 21.048	194.007 ± 36.178	0.651	4,10	0.639
Calcio (ppm)	7700.000 ± 583.793	7466.667 ± 384.408	6883.333 ± 142.396	7466.667 ± 187.818	8083.333 ± 174.000	1.656	4,10	0.236
Magnesio (ppm)	620.000 ± 276.217	620.000 ± 199.994	240.000 ± 51.960	520.000 ± 36.054	600.000 ± 121.240	0.970	4,10	0.465
Carbonatos (%)	12.280 ± 0.030	12.280 ± 0.030	12.137 ± 0.137	12.083 ± 0.170	12.273 ± 0.137	0.648	4,10	0.641

b. Morfo “pequeño” del sitio Machiche

Germinación

En su sitio de origen germinaron el $7.96 \pm 1.410\%$ de las semillas del tipo morfológico “pequeño” del sitio Machiche. No se encontraron diferencias significativas en la germinación entre los diferentes microambientes ($F = 1.167$, g.l. = 4, $p = 0.340$) ni con los tratamientos de exclusión de depredadores ($F = 0.801$, g.l. = 1, $p = 0.376$). Sin embargo, se observó que la germinación tendió a ser mayor bajo el dosel de las cuatro nodrizas en comparación con los espacios abiertos, especialmente bajo el dosel de *Pterostemon rotundifolius*, y que en general la germinación fue mayor en los tratamientos con exclusión de depredadores en los diferentes microambientes, excepto bajo el dosel de *Calliandropsis nervosus* donde germinó un mayor número de semillas en los tratamientos sin exclusión, en todos los casos sin llegar a ser significativas tales diferencias (Tabla 9).

Tabla 9. Porcentaje de germinación final de semillas del morfo “pequeño”, en sitios abiertos y bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (sitio Machiche). Se presentan valores promedio y error estándar. No se encontraron diferencias significativas con $\alpha = 0.05$.

Nodriza	Sitio abierto	<i>Calliandropsis nervosus</i>	<i>Amelanchier denticulata</i>	<i>Gochnatia hypoleuca</i>	<i>Pterostemon rotundifolius</i>
Con exclusión	3.600 ± 1.470	5.200 ± 3.382	9.200 ± 3.137	12.800 ± 5.987	11.600 ± 4.622
Sin exclusión	2.400 ± 1.166	14.000 ± 7.266	6.800 ± 2.871	2.000 ± 0.894	12.000 ± 7.294

Sobrevivencia

Solamente sobrevivieron tres plántulas del morfo “pequeño” después de 411 días de iniciado el experimento, en su sitio de origen. De éstas, dos se encontraban bajo el dosel de *Gochnatia hypoleuca* y una bajo el dosel de *Calliandropsis nervosus*, en ambos casos con exclusión de depredadores. El factor más importante fue el tiempo, seguido por el microambiente, la exclusión y la interacción del microambiente con la exclusión, que explicaron el 49, 17, 11 y 9 % de la devianza, respectivamente (Tabla 10). Las tasas de sobrevivencia inicial en los tratamientos con exclusión fueron mayores en los sitios bajo de los doseles de *Pterostemon rotundifolius* y *G. hypoleuca* y menores en los espacios abiertos y

bajo el dosel de *Calliandropsis nervosus*. En cambio en los tratamientos sin exclusión, la sobrevivencia inicial fue menor bajo el dosel de *Pterostemon rotundifolius* y la menor tasa de sobrevivencia se registró bajo el dosel de *Gochnatia hypoleuca* (Tabla 11, Figura 12).

Tabla 10. Análisis de devianza de la sobrevivencia de plántulas del morfo “pequeño”, bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (Machiche).

Factor	Devianza (X^2)	g.l.	r^2	p
Microambiente	26.300	4	0.168	< 0.001
Exclusión	17.347	1	0.111	< 0.001
Microambiente*Exclusión	14.650	4	0.094	0.006
Tiempo	76.760	1	0.491	< 0.001
Modelo	135.057	10		
Error	21.307	79		
Total	156.37	89		

Tabla 11. Tasas de sobrevivencia inicial (parámetro lineal y a través del tiempo (parámetro lineal) de las curvas de sobrevivencia de plántulas del morfo “pequeño” en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con y sin exclusión en su sitio de origen (Machiche).

Microambiente	Tasa de sobrevivencia inicial		Tasa de sobrevivencia * tiempo	
	Con exclusión	Sin exclusión	Con exclusión	Sin exclusión
Sitios abiertos	-2.529	-3.730	-0.393	-0.393
<i>Calliandropsis nervosus</i>	-2.477	-3.070	-0.393	-0.393
<i>Amelanchier denticulata</i>	-2.191	-2.985	-0.393	-0.393
<i>Gochnatia hypoleuca</i>	-1.483	-5.124	-0.393	-0.393
<i>Pterostemon rotundifolius</i>	-1.393	-1.686	-0.393	-0.393

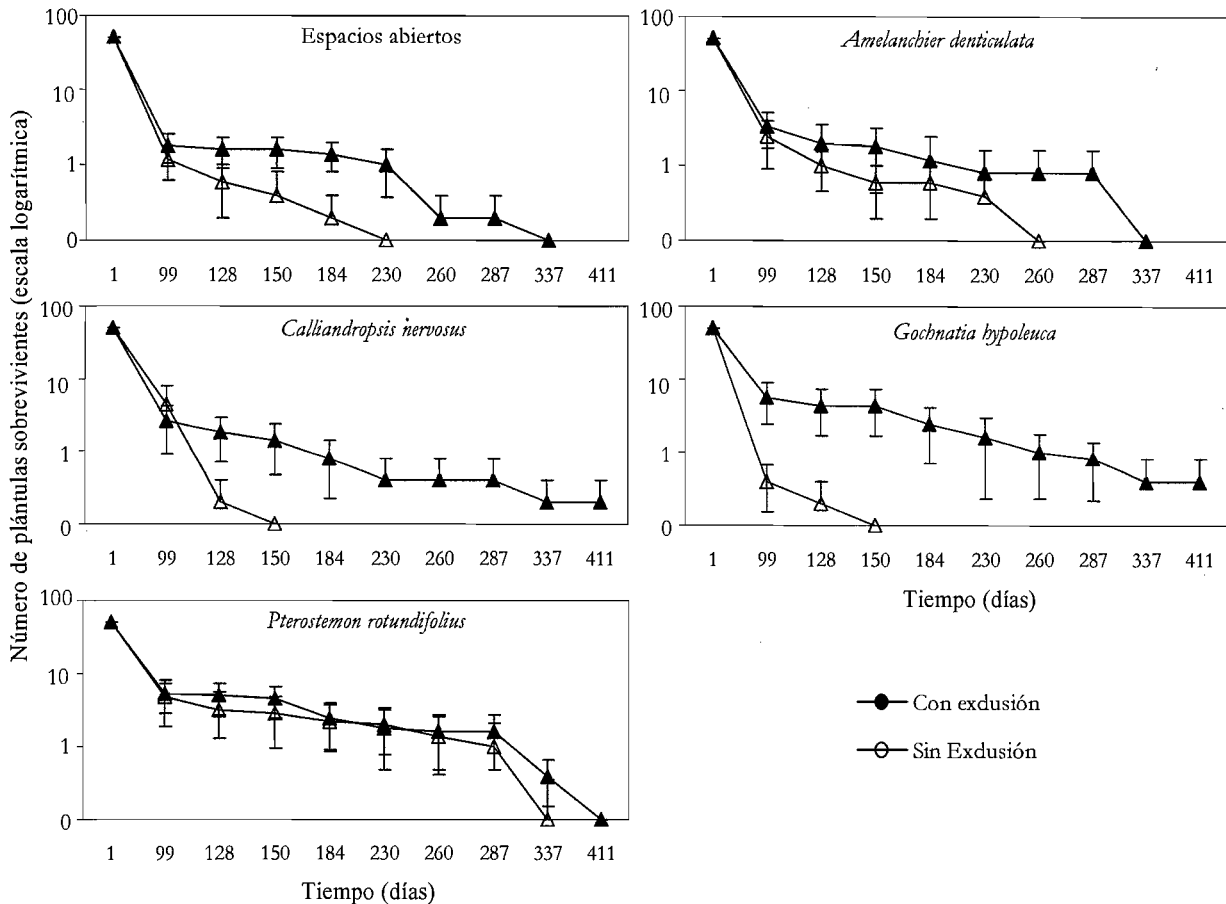


Figura 12. Supervivencia de plántulas de semillas morfo “pequeño” espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas con y sin exclusión de depredadores en su sitio de origen (Machiche). Se presentan valores promedio y error estándar.

Crecimiento

El número total promedio de hojas de los agaves de dos años transplantados en sitios abiertos y bajo el dosel de nodrizas fue de 8.096 ± 0.262 y se registraron significativamente menos hojas en los sitios abiertos ($F = 2.933$, g.l. = 4,68, $p = 0.027$). Asimismo, se encontró un promedio intermedio bajo el dosel de *Pterostemon rotundifolius*, y un promedio alto en los agaves plantados bajo los doseles de *Amelanchier denticulata*, *Gochnatia hypoleuca* y *Calliandropsis nervosus* (Figura 13).

La producción foliar promedio fue de 2.712 ± 0.136 hojas y significativamente mayor en los sitios abiertos ($H = 10.687$, g.l. = 4,73, $p = 0.030$) (Figura 13); sin embargo también en este microambiente se registró la mayor mortalidad foliar ($H = 26.517$, $N = 4,73$, $p < 0.001$). Bajo el dosel

de *Pterostemon rotundifolius*, la mortalidad foliar fue intermedia y fue menor aún bajo los doseles de *Calliandropsis nervosus*, *Amelanchier denticulata* y *Gochnatia hypoleuca*.

Se registró una tasa de crecimiento negativa en los espacios abiertos; es decir, los individuos tendieron a disminuir de tamaño, siendo ésta significativamente menor que la encontrada en los agaves bajo el dosel de las nodrizas ($H = 31.118$, $N = 73$, $p < 0.001$) y bajo el dosel de las diferentes nodrizas no se encontraron diferencias en el crecimiento de los agaves (Figura 13).

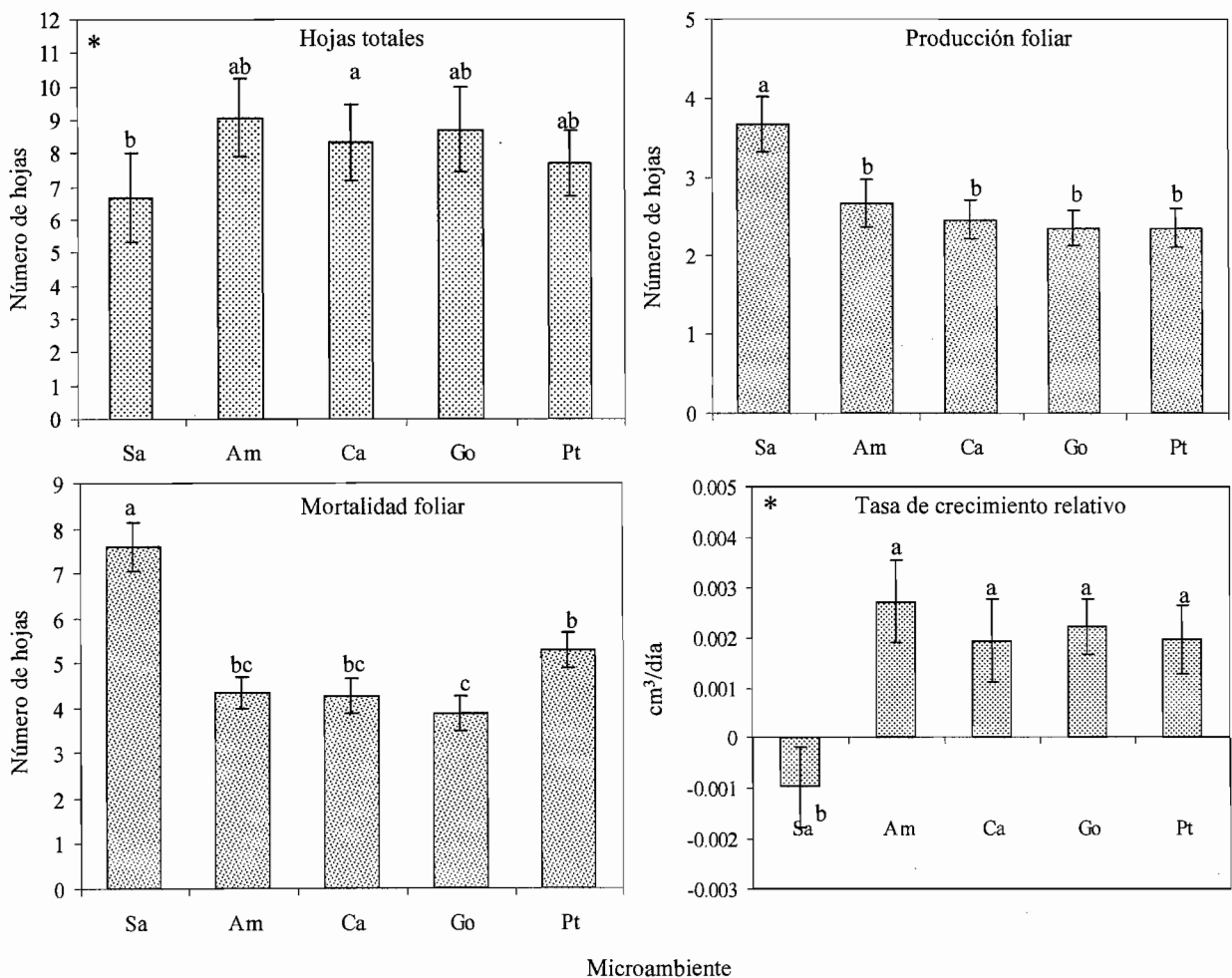


Figura 13. Número total, producción y mortalidad de hojas a 337 días del transplante de individuos de *Agave potatorum* de dos años de edad y tasa de crecimiento relativo en volumen, en sitios abiertos y bajo el dosel de plantas nodrizas en el sitio Machiche. Se presentan promedios, error estándar e intervalos de confianza (*). Diferentes letras indican diferencias significativas con $\alpha = 0.05$. Sa = sitio abierto, Am = *Amelanchier denticulata*, Ca = *Calliandropsis nervosus*, Go = *Gochnatia hypoleuca*, Pt = *Pterostemon rotundifolius*.

Solamente se observó un agave que murió a causa de un depredador, este al parecer era una larva que atacó el tallo y el meristemo, este individuo se encontraba bajo el dosel de *Pterostemon rotundifolius*.

Ganancia de carbono

El valor promedio de la acidez titulable en el tejido foliar de individuos de *Agave potatorum* fue de 62.218 ± 7.943 mmol de $H^+ m^{-3}$. Los individuos en los espacios abiertos mostraron valores significativamente mayores que los que se encontraban bajo el dosel de cualquiera de las nodrizas seleccionadas ($H = 11.778$, $N = 48$, $p = 0.019$), entre las cuales no se encontraron diferencias, pero sí mayor variación que entre las nodrizas del sitio Xochiltepec (Figura 14).

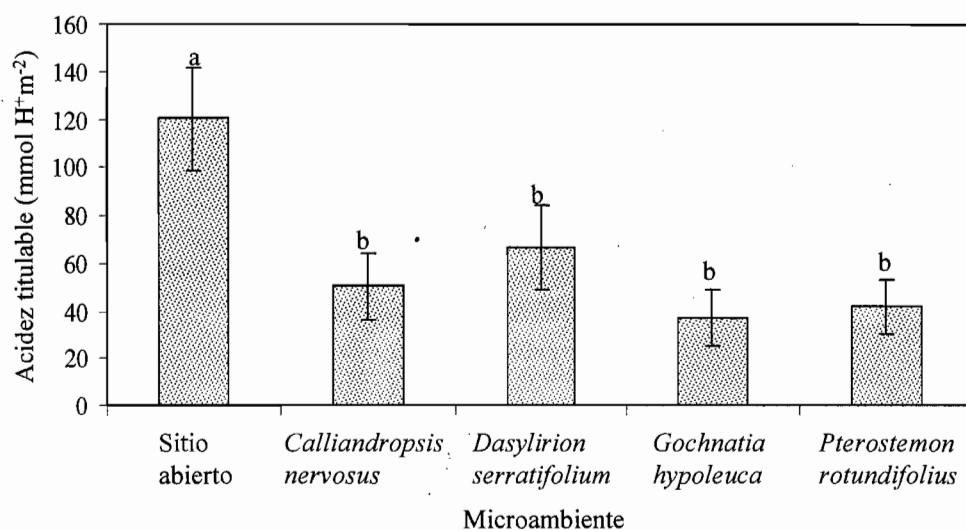


Figura 14. Ganancia de carbono medida como la acidez titulable de tejidos de *Agave potatorum* en sitios abiertos y bajo el dosel de nodrizas en el sitio Machiche. Se presentan promedios y error estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas con $\alpha = 0.05$.

Características microambientales y edáficas

No se encontraron diferencias significativas en los valores promedio de temperatura ambiental, humedad relativa e intensidad lumínica al comparar los sitios abiertos y las condiciones bajo el dosel de *Gochnatia hypoleuca* (intensidad lumínica 10% menor que la registrada en los espacios abiertos) y *Pterostemon rotundifolius* (intensidad lumínica 30% menor que la de los espacios abiertos) (Tabla 12).

Tabla 12. Temperatura ambiental, humedad relativa e intensidad lumínica promedio en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas en Machiche en junio de 2006. Se presentan promedios y errores estándar.

	Sitios abiertos	<i>Gochnatia hypoleuca</i>	<i>Pterostemon rotundifolius</i>	F	g.l.	p
Temperatura ambiental diurna (°C)	27.572 ± 0.726	22.934 ± 1.661	22.870 ± 0.112	6.610	2	0.080
Humedad relativa diurna (%)	38.665 ± 0.115	43.252 ± 2.744	43.287 ± 0.258	2.788	2	0.207
Intensidad lumínica (lum/pies ²)	921.857 ± 110	825.964 ± 109.464	648.607 ± 39.429	2.249	2	0.253
Temperatura ambiental nocturna (°C)	10.921 ± 0.267	11.775 ± 0.236	11.837 ± 0.032	6.143	2	0.087
Humedad relativa nocturna (%)	81.619 ± 0.565	79.302 ± 0.202	79.825 ± 0.662	5.547	2	0.098

Se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de arcilla, en la capacidad de campo, en el punto de marchitez permanente, en el porcentaje de humedad aprovechable, en la conductividad eléctrica, en el nitrógeno amoniacal, en el nitrógeno mineral y en el magnesio (Tabla 13).

En los sitios abiertos y bajo los doseles de *Amelanchier denticulata* y *Calliandropsis nervosus* se encontraron las mayores fracciones de arcilla, además de las más altas capacidades de campo, puntos de marchitez permanente y agua aprovechable para las plantas (Tabla 13). En estas condiciones también se encontraron los valores de conductividad eléctrica más bajos. En cambio, bajo el dosel de *Gochnatia hypoleuca* y *Pterostemon rotundifolius* se encontraron las fracciones más bajas de arcilla, los valores más bajos de las características físicas estudiadas, incluyendo el agua aprovechable para las plantas, así como los más altos niveles de conductividad eléctrica (Tabla 13).

Los valores más bajos de nitrógeno amoniacal y mineral se encontraron en los espacios abiertos, mientras que los niveles más altos se encontraron bajo el dosel de *P. rotundifolius* y *C. nervosus* (Tabla 13). Bajo el dosel de *P. rotundifolius* se encontraron los niveles más altos de magnesio.

Tabla 13. Características físicas y químicas del suelo del sitio de Machiche por micrositio. Se presentan promedios y error estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas con $\alpha = 0.05$ entre micrositios para cada variable analizada.

Parámetro	Sitio abierto	<i>Calliandropsis nervosus</i>	<i>Amelanchier denticulata</i>	<i>Gochmatia hypoleuca</i>	<i>Pterostemon rotundifolius</i>	F	g.l.	p
Arcilla (%)	19.133 ± 1.764 ^b	19.133 ± 0.667 ^b	17.800 ± 2.309 ^b	13.133 ± 0.667 ^{ab}	11.133 ± 1.333 ^a	6.566	4,10	0.007
Limo (%)	22.667 ± 1.333	24.667 ± 0.667	24.667 ± 2.906	23.333 ± 0.667	24.667 ± 1.333	0.340	4,10	0.845
Arena (%)	58.200 ± 2.000	56.200 ± 1.155	57.533 ± 4.372	63.533 ± 0.667	64.200 ± 2.309	2.220	4,10	0.140
Capacidad de campo (%)	15.610 ± 1.176 ^{ab}	16.190 ± 0.578 ^b	15.377 ± 1.996 ^{ab}	11.927 ± 0.356 ^{ab}	11.097 ± 1.037 ^a	3.985	4,10	0.035
Punto de marchitez permanente (%)	8.483 ± 0.640 ^{ab}	8.617 ± 0.326 ^b	8.360 ± 1.084 ^{ab}	6.480 ± 0.191 ^{ab}	6.033 ± 0.563 ^a	3.728	4,10	0.042
Agua aprovechable (%)	7.123 ± 0.538 ^{ab}	7.390 ± 0.263 ^b	7.020 ± 0.913 ^{ab}	5.447 ± 0.162 ^{ab}	5.067 ± 0.472 ^a	3.970	4,10	0.035
pH en agua	7.647 ± 0.088	7.823 ± 0.0384	7.823 ± 0.054	7.797 ± 0.052	7.700 ± 0.027	2.083	4,10	0.158
Conductibilidad eléctrica (ds/s)	0.286 ± 0.027 ^b	0.267 ± 0.007 ^b	0.279 ± 0.023 ^b	0.385 ± 0.022 ^a	0.377 ± 0.032 ^a	5.874	4,10	0.011
Materia orgánica (%)	13.883 ± 1.606	9.090 ± 0.434	10.333 ± 1.622	12.640 ± 0.527	12.503 ± 1.286	2.672	4,10	0.095
Nitrógeno orgánico (Kg/Ha)	347.120 ± 40.178	229.867 ± 9.276	258.353 ± 40.597	316.317 ± 13.335	234.110 ± 104.912	0.935	4,10	0.482
Nitrógeno amoniacal (ppm)	7.440 ± 1.410 ^b	34.493 ± 8.116 ^a	15.557 ± 2.735 ^{ab}	19.387 ± 3.932 ^{ab}	46.897 ± 18.548 ^a	3.542	4,10	0.048
Nitrógeno mineral (ppm)	8.590 ± 1.257 ^b	30.253 ± 7.923 ^a	17.317 ± 2.748 ^{ab}	20.537 ± 3.926 ^{ab}	52.620 ± 17.348 ^a	5.522	4,10	0.013
Fósforo (ppm)	7.823 ± 1.209	7.397 ± 1.029	8.240 ± 0.689	7.143 ± 0.488	6.993 ± 1.155	0.285	4,10	0.881
Potasio (ppm)	211.367 ± 3.467	180.317 ± 38.660	246.153 ± 34.767	329.177 ± 71.600	341.333 ± 67.215	2.052	4,10	0.163
Calcio (ppm)	9433.333 ± 2333.446	7716.667 ± 622.700	9183.333 ± 2233.456	12500.000 ± 435.878	8566.667 ± 3686.056	0.668	4,10	0.628
Magnesio (ppm)	890.000 ± 121.652 ^b	590.000 ± 183.570 ^b	1120.000 ± 259.415 ^b	1080.000 ± 147.982 ^b	7400.000 ± 1259.289 ^a	24.489	4,10	< 0.001
Carbonatos (%)	26.020 ± 7.602	36.340 ± 0.188	21.650 ± 1.161	21.817 ± 1.680	26.577 ± 4.908	2.069	4,10	0.160

4. COMPARACIÓN DE LA GERMINACIÓN Y SOBREVIVENCIA DE LOS TIPOS MORFOLÓGICOS

a) Germinación en laboratorio

En los experimentos de temperatura y fotoperiodo la germinación inició dos días después de la siembra. Se observó una tendencia de mayor porcentaje de germinación en las semillas del tipo morfológico “pequeño”, pero sólo se encontraron diferencias significativas a 25°C y con fotoperiodo neutro ($F = 11.902$, g.l. = 1,8, $p = 0.009$) (Tabla 14). Los porcentajes máximos de germinación se alcanzaron en un período de 6 a 8 días después de la siembra, sin encontrarse diferencias en la velocidad de germinación entre las poblaciones a 25°C ($F = 2.1$, g.l. = 1, 8, $p = 0.182$) o 30°C ($F = 0.072$, g.l. = 1, 8, $p = 0.796$) (Tabla 14).

Tabla 14. Porcentaje final de germinación y velocidad de la germinación de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” a 25 y 30°C con fotoperiodo neutro, oscuridad total. Se muestran valores promedio y error estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas a $\alpha = 0.05$.

	Germinación (%)		Coeficiente de velocidad de Kotoski	
	Morfo “vigoroso”	Morfo “pequeño”	Morfo “vigoroso”	Morfo “pequeño”
25°C 12/12 hrs.	82.800 ± 2.728 ^b	92.800 ± 1.356 ^a	10.849 ± 0.053	10.729 ± 0.062
30°C 12/12 hrs.	77.200 ± 3.073	85.200 ± 1.855	10.354 ± 0.048	10.338 ± 0.032
25°C oscuridad	83.600 ± 2.926	85.200 ± 3.499		
30°C oscuridad	81.600 ± 4.261	90.800 ± 1.625		

La disponibilidad de agua afectó significativamente el porcentaje final de la germinación ($F = 63.844$, g.l. = 1,32, $P < 0.001$) y el inicio de la germinación. La reducción de la velocidad fue gradual de 0.0 a -0.3 MPa y ésta se redujo drásticamente a la mitad a -0.6 MPa, mientras que el porcentaje de germinación -0.9 MPa se abatió a menos del 15% (Tabla 15).

En general se observó una mayor germinación del morfo “pequeño” y una mayor velocidad en la germinación en el morfo “vigoroso”, pero sólo se encontraron diferencias significativas a 0.0 MPa en el porcentaje de germinación ($F = 10.810$, g.l. = 1, 8, $p = 0.011$) y la velocidad de germinación ($F = 15.019$, g.l. = 1, 8, $p = 0.005$) (Tabla 15).

Tabla 15. Porcentaje final y velocidad de la germinación de semillas de los morfos “vigoroso” y pequeño” en un gradiente de disponibilidad de agua (0.0, -0.3, -0.6 y -0.9 MPa) a 25°C. Se muestran valores promedio y error estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas a $\alpha = 0.05$.

	Germinación (%)		Coeficiente de velocidad de Kotoski	
	Morfo “vigoroso”	Morfo “pequeño”	Morfo “vigoroso”	Morfo “pequeño”
0.0 MPa	82.800 ± 2.059 ^b	90.400 ± 1.166 ^a	8.507 ± 0.006 ^b	8.347 ± 0.041 ^a
-0.3 MPa	80.000 ± 2.000	86.400 ± 2.786	8.008 ± 0.022	7.942 ± 0.083
-0.6 MPa	56.000 ± 13.461	58.800 ± 9.625	7.302 ± 0.038	7.369 ± 0.042
-0.9 MPa	7.600 ± 6.145	5.200 ± 2.577	4.141 ± 1.692	4.136 ± 1.691

b) Germinación y sobrevivencia en campo

Sitio Xochiltepec

En el sitio Xochiltepec, la germinación de semillas de los dos tipos morfológicos fue muy parecida ($F = 2.071$, g.l. = 1, $p = 0.154$). Sin embargo, se observó una tendencia a mayor germinación de las semillas del morfo “pequeño” (Tabla 16). La germinación de las semillas de los dos morfos fue mayor bajo el dosel de *Rhus chondroloma* ($F = 6.135$, g.l. = 4, $p < 0.001$) y los tratamientos con exclusión ($F = 37.433$, g.l. = 1, $p < 0.001$).

La interacción entre el origen de la semilla y el microambiente también fue significativa ($F = 3.281$, g.l. = 4, $p = 0.015$), los niveles más bajos de germinación de semillas del morfo “pequeño” fueron registrados bajo el dosel de *Euphorbia antisyphilitica* y en sitios abiertos, mientras que para las semillas del morfo “vigoroso” fue en los espacios abiertos.

Tabla 16. Porcentaje final de germinación de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” en el sitio Xochiltepec en sitios abiertos y bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores. Se muestran promedios error estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas a $\alpha = 0.05$.

	Morfo “vigoroso”		Morfo “pequeño”	
	Con exclusión	Sin exclusión	Con exclusión	Sin exclusión
Sitios abiertos	4.000 ± 1.470 ^{abcde}	2.400 ± 0.980 ^{cde}	7.600 ± 1.600 ^{abcde}	4.800 ± 2.154 ^{abcde}
<i>Euphorbia antisyphilitica</i>	13.600 ± 3.311 ^{abc}	2.800 ± 0.800 ^{bcde}	8.800 ± 3.072 ^{abcde}	0 ^e
<i>Pterostemon rotundifolus</i>	10.400 ± 2.227 ^{abcd}	2.800 ± 1.744 ^{cde}	13.200 ± 4.363 ^{abcd}	2.000 ± 2.000 ^{de}
<i>Rhus chondroloma</i>	13.600 ± 4.707 ^{abcd}	6.400 ± 1.720 ^{abcde}	20.400 ± 4.665 ^a	15.600 ± 6.013 ^{abc}
<i>Wimmeria microphylla</i>	7.600 ± 2.786 ^{abcde}	4.800 ± 2.059 ^{abcde}	18.000 ± 4.050 ^{ab}	7.600 ± 2.135 ^{abcde}

Solamente 15 semillas de las 5,000 sembradas lograron germinar y sobrevivir después de 411 días (Tabla 17). La exclusión fue el factor más importante después del tiempo, en la explicación del modelo, siendo mayor la sobrevivencia en los tratamientos con exclusión de depredadores (Tabla 17). El origen de las semillas, fue un factor significativo y explicó el 2% de la devianza total, de tal manera que de las 15 plántulas que sobrevivieron hasta el final del experimento, 14 eran del morfo “pequeño” (Tabla 17). El microambiente también fue un factor significativo, bajo el dosel de *Rhus chondroloma* se encontraron el mayor número de plántulas sobrevivientes de semillas del “morfo pequeño” después de un año, mientras que la única plántula de semillas del morfo “vigoroso” se encontró bajo el dosel de *Wimmeria microphylla* (Tabla 17; Figura 15).

Las tasas de sobrevivencia inicial fueron mayores en los tratamientos con exclusión, en las plántulas de semillas del morfo “pequeño”. Las plántulas de los dos morfos presentaron tasas de sobrevivencia mayores en los tratamientos con exclusión, bajo los doseles de *R. chondroloma*, *Pterostemon rotundifolius* y *Euphorbia antisyphilitica* y las tasas más bajas en los espacios abiertos (Tabla 18). En contraste, en los tratamientos sin exclusión, los dos morfos presentaron las tasas más altas bajo el dosel de *Rhus chondroloma* y las más bajas bajo los doseles de *E. antisyphilitica* y *P. rotundifolius* (Tabla 18).

Tabla 17. Análisis de devianza de la sobrevivencia de plántulas de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño”, en sitios abiertos y bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en el sitio Xochiltepec

Factor	Devianza (X^2)	g.l.	r^2	p
Origen de las semillas	5.900	1	0.019	0.015
Microambiente	25.885	4	0.083	< 0.001
Exclusión	79.99	1	0.258	< 0.001
Microambiente*Exclusión	11.947	4	0.038	0.018
Tiempo	143.500	1	0.462	< 0.001
Modelo	267.222	11	0.861	
Error	43.151	168	0.139	
Total	310.41	179		

Tabla 18. Tasas de sobrevivencia inicial (parámetro lineal) y a través del tiempo (parámetro lineal) de las curvas de sobrevivencia en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con y sin exclusión de plántulas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” en el sitio Xochiltepec.

Origen de las semillas	Microambiente	Tasa de sobrevivencia inicial		Tasa de sobrevivencia * tiempo lineal	
		Con exclusión	Sin exclusión	Con exclusión	Sin exclusión
Xochiltepec	Sitios abiertos	-2.475	-3.699	-0.3967	-0.3967
	<i>Euphorbia antisyphilitica</i>	-2.189	-5.318	-0.3967	-0.3967
	<i>Pterostemon rotundifolius</i>	-1.975	-4.400	-0.3967	-0.3967
	<i>Rhus chondroloma</i>	-1.451	-2.834	-0.3967	-0.3967
	<i>Wimmeria microphylla</i>	-2.394	-3.140	-0.3967	-0.3967
Machiche	Sitios abiertos	-2.097	-3.321	-0.3967	-0.3967
	<i>E. antisyphilitica</i>	-1.811	-4.940	-0.3967	-0.3967
	<i>P. rotundifolius</i>	-1.597	-4.021	-0.3967	-0.3967
	<i>R. chondroloma</i>	-1.073	-2.456	-0.3967	-0.3967
	<i>W. microphylla</i>	-2.015	-2.761	-0.3967	-0.3967

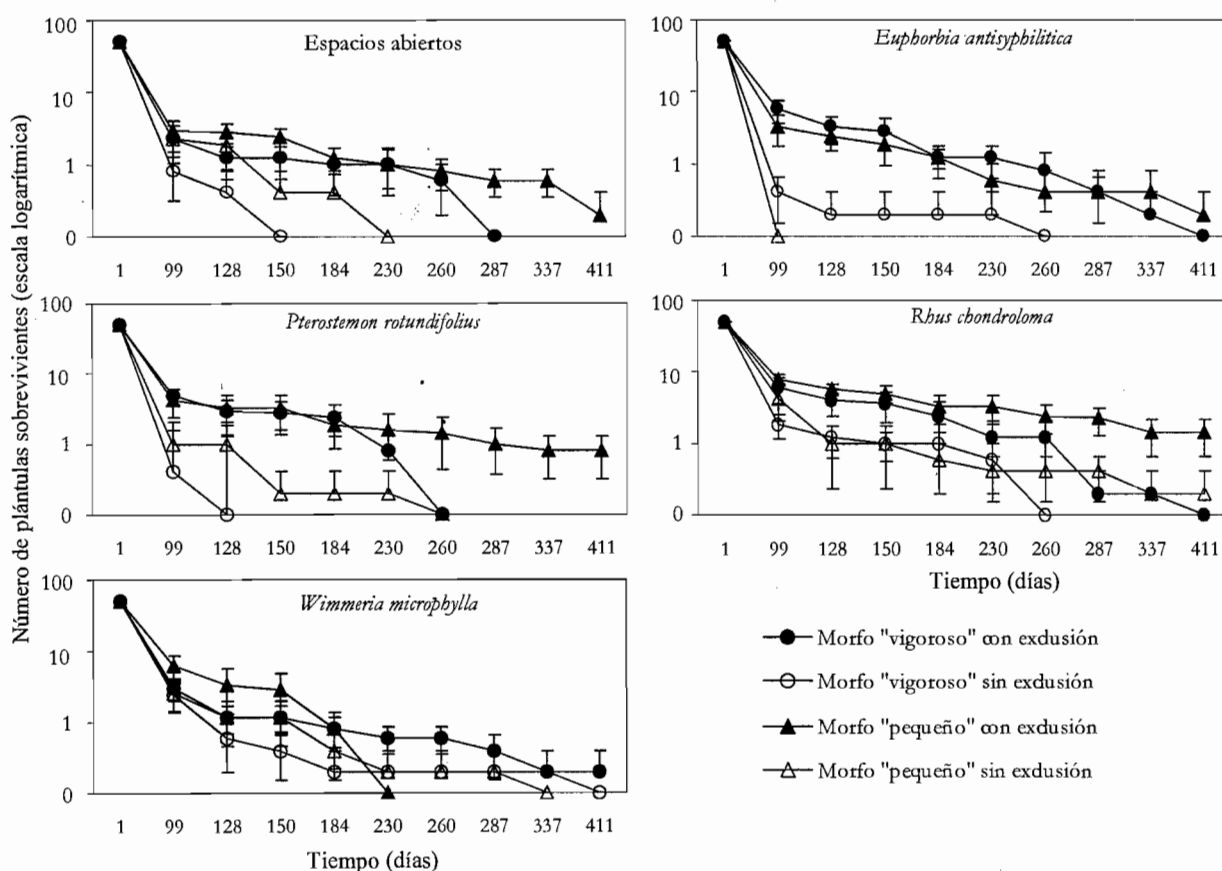


Figura 15. Sobrevivencia de plántulas de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con exclusión de depredadores y sin exclusión de depredadores en el sitio Xochiltepec. Se presentan valores promedio y error estándar.

Sitio Machiche

En general las semillas que mejor germinaron fueron las del mismo sitio, es decir las del morfo “pequeño” ($F = 6.342$, g.l. = 1, $p = 0.014$) (Tabla 19). Los niveles de germinación de cada morfo difirieron en los distintos microambientes ($F = 7.159$, g.l. = 4, $p < 0.001$). Los mayores niveles de germinación de las semillas del morfo “pequeño” se observaron bajo el dosel de *Pterostemon rotundifolius*, *Amelanchier denticulata* y *Gochnatia hypoleuca*, mientras que los porcentajes más altos de las semillas del morfo “vigoroso”, se encontraron en los espacios abiertos.

Tabla 19. Porcentaje final de germinación de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” en el sitio Machiche en sitios abiertos y bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores. Se presentan valores promedio y error estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas a $\alpha = 0.05$.

	Morfo “vigoroso”		Morfo “pequeño”	
	Con exclusión	Sin exclusión	Con exclusión	Sin exclusión
Sitios abiertos	15.600 ± 3.763 ^a	16.000 ± 5.020 ^a	3.600 ± 1.470 ^{ab}	2.400 ± 1.166 ^{ab}
<i>Gochnatia hypoleuca</i>	5.600 ± 5.115 ^{ab}	0.800 ± 0.800 ^{ab}	12.800 ± 5.987 ^{ab}	2.000 ± 0.894 ^{ab}
<i>Pterostemon rotundifolius</i>	5.200 ± 4.716 ^{ab}	0 ^b	11.600 ± 4.622 ^{ab}	12.000 ± 7.294 ^{ab}
<i>Amelanchier denticulata</i>	1.200 ± 1.200 ^{ab}	2.400 ± 2.400 ^{ab}	9.200 ± 3.137 ^{ab}	6.800 ± 2.871 ^{ab}
<i>Calliandropsis nervosus</i>	3.600 ± 1.166 ^{ab}	1.600 ± 0.980 ^{ab}	5.200 ± 3.382 ^{ab}	14.000 ± 7.266 ^{ab}

Solamente sobrevivieron ocho plántulas después de 411 días de iniciados los experimentos. Todas las plántulas sobrevivientes al final del experimento se encontraban en tratamientos con exclusión de depredadores (Figura 16). El origen de las semillas y sus interacciones con otros factores explicaron el 24% de la devianza total, cinco de las ocho plántulas sobrevivientes provenían de las semillas del morfo “vigoroso”, de las cuales dos se encontraban en sitios abiertos y tres bajo el dosel de *P. rotundifolius*, mientras que dos de las tres plántulas de las semillas del morfo “pequeño”, se encontraban bajo el dosel de *G. hypoleuca* y la otra plántula bajo el dosel de *Calliandropsis nervosus* (Tabla 20).

La sobrevivencia inicial tendió a ser menor en los tratamientos sin exclusión. (Tabla 21). En los sitios abiertos, las tasas iniciales de sobrevivencia del morfo “pequeño” fueron las menores, a

diferencia de las plántulas del morfo “vigoroso” donde se registraron las tasas más altas de sobrevivencia inicial.

Tabla 20. Análisis de devianza de la sobrevivencia de plántulas de semillas de los morfos “vigoroso” y “pequeño”, en sitios abiertos y bajo el dosel cuatro especies de nodriza, con y sin exclusión de depredadores en el sitio Machiche.

Factor	Devianza (X^2)	g.l.	r^2	p
Microambiente	49.540	4	0.144	< 0.001
Exclusión	37.730	1	0.110	< 0.001
Origen de las semillas*Microambiente	62.870	5	0.183	< 0.001
Microambiente*Exclusión	15.492	4	0.045	0.004
Origen de la semilla*Microambiente*Exclusión	18.356	5	0.053	0.003
Tiempo	120.810	1	0.351	< 0.001
Tiempo*Microambiente*Exclusión	17.51	9	0.051	0.041
Tiempo cuadrático	4.15	1	0.012	0.042
Modelo	326.458		0.948	
Error	17.799	149	0.052	
Total	344.26	179		

Tabla 21. Tasas de sobrevivencia inicial (parámetro lineal), a través del tiempo (parámetro lineal) y el tiempo cuadrático de las curvas de sobrevivencia en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con y sin exclusión de plántulas de los morfos “vigoroso” y “pequeño” en el sitio Machiche.

Origen de las semillas	Microambiente	Tasa de sobrevivencia inicial		Tasa de sobrevivencia * tiempo		Tasa de sobrevivencia * tiempo cuadrático	
		Con exclusión	Sin exclusión	Con exclusión	Sin exclusión	Con exclusión	Sin exclusión
Machiche	Sitios abiertos	-1.755	-1.879	-0.003	-0.172	-0.035	-0.035
	<i>Calliandropsis nervosus</i>	-3.482	-1.151	-0.194	-3.260	-0.035	-0.035
	<i>Amelanchier denticulata</i>	-4.978	-3.476	-0.118	-0.456	-0.035	-0.035
	<i>Gochnatia hypoleuca</i>	-3.103	-11.030	-0.129	-1.241	-0.035	-0.035
	<i>Pterostemon rotundifolius</i>	-2.648	-13.490	0.0607	-0.053	-0.035	-0.035
Xochiltepec	Sitios abiertos	-3.250	-3.950	-0.003	-0.172	-0.035	-0.035
	<i>C. nervosus</i>	-2.638	0.964	-0.194	-3.260	-0.035	-0.035
	<i>A. denticulata</i>	-2.559	-2.540	-0.118	-0.456	-0.035	-0.035
	<i>G. hypoleuca</i>	-1.822	-3.433	-0.129	-1.241	-0.035	-0.035
	<i>P. rotundifolius</i>	-2.349	-2.252	0.0607	-0.053	-0.035	-0.035

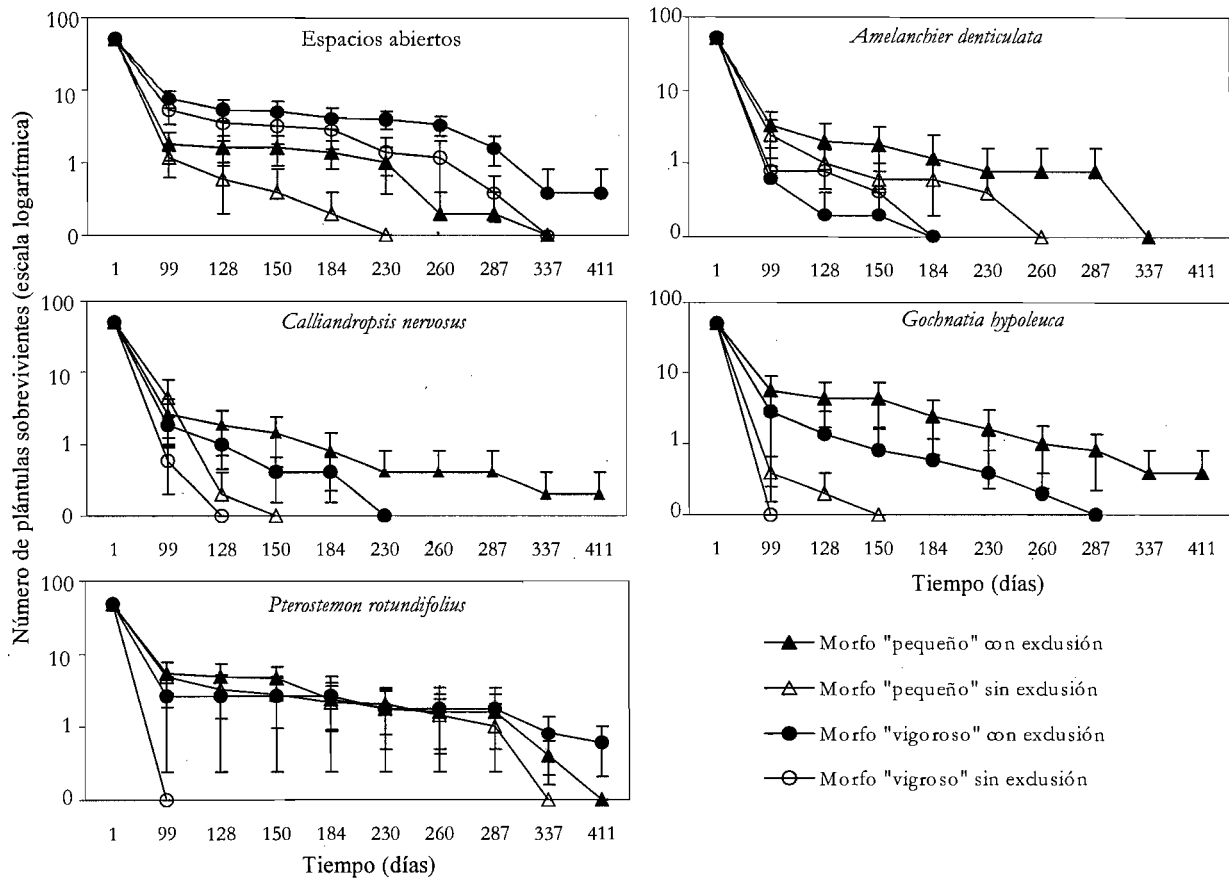


Figura 16. Supervivencia de plántulas de semillas de los morfos “pequeño” y “vigoroso” en espacios abiertos y bajo el dosel de nodrizas, con y sin exclusión de depredadores en el sitio Machiche. Se presentan valores promedio y error estándar.

IV. DISCUSIÓN

Se encontraron importantes diferencias en la estructura de las comunidades vegetales y en los ambientes de los sitios estudiados, pero en ambos sitios *Agave potatorum* se encontró asociado a plantas que desempeñan el papel de nodrizas, y este hecho confirma la hipótesis planteada de que la facilitación es una interacción crucial en la dinámica de las poblaciones de agave estudiadas. Este resultado es consistente con los de estudios previos como los de Valiente-Banuet *et al.* (1991, 2006), e indica que en general, la facilitación es de gran importancia en la dinámica de las comunidades vegetales de esta región del país. Sin embargo, algunas características de tales asociaciones fueron diferentes en cada sitio, como se refiere a continuación.

En el sitio Xochiltepec, las plántulas y juveniles el morfo “vigoroso” presentaron una distribución no aleatoria asociada a 22 especies, pero no se encontraron menos individuos de los esperados en los espacios abiertos. Esto se puede explicar porque el dosel en este sitio es muy cerrado, por lo que la superficie ocupada por los espacios abiertos es reducida (10%) y los claros son muy pequeños ($0.774 \pm 0.044 \text{ m}^2$). En consecuencia, los sitios abiertos son influidos por la sombra provista por las plantas circundantes, las cuales tienen una altura promedio de 1.7 m y proyectan sombra en los espacios abiertos durante buena parte del día. Aunque la sombra es uno de los factores determinantes de la asociación de *A. potatorum* con otras especies, también existen otros factores que están determinando la asociación como se discute más adelante. En el caso de los adultos, el hecho de que el análisis no resultara significativo (es decir, que la distribución fuera la esperada de acuerdo con la superficie ocupada por cada especie y los espacios abiertos), no significa que no existan asociaciones entre los agaves y otras especies de plantas. La explicación es similar a la dada para el caso de los espacios abiertos. Al tratarse de un dosel muy compacto y de espacios abiertos pequeños, y considerando que la sombra es de los principales factores que determinan la asociación en esta especie, es factible esperar condiciones ambientales relativamente homogéneas debajo del dosel en

este sitio, por lo que los agaves se encuentran asociados al azar. Se identificó una asociación específica en la categoría de plántulas y juveniles con *Euphorbia antisyphilitica*, pero como la distribución de *Agave potatorum* con respecto a otras plantas en la etapa adulta fue aleatoria, es posible suponer que esta asociación además de la sombra y sus efectos benéficos, se debe principalmente a que el dosel de *E. antisyphilitica* tiene una alta capacidad de cosechar semillas de *A. potatorum*. Tal capacidad podría estar determinada por la arquitectura de *E. antisyphilitica*, compuesta por numerosas ramas verticales (Figura 5), que podrían ser eficaces en la captura de semillas de agave dispersadas por el viento. Otra posible causa de la asociación significativa con *E. antisyphilitica* es el microambiente que determina, pues esta especie es de las que provee mayor sombra y bajo su dosel se registró la menor temperatura y la mayor humedad relativa diurnas.

En el mismo sitio Xochiltepec, también se registró un número de plántulas juveniles de agaves significativamente menor al esperado en asociación con *Krameria cytisoides*. En la categoría de adultos, a pesar de que la distribución no fue significativa, se observó una tendencia similar. Esta tendencia puede deberse a diversos factores, como una menor acumulación de semillas bajo su dosel debido a que éste es muy compacto, la presencia de depredadores de semillas y plántulas asociados a esta especie, un microambiente desfavorable para la germinación y la sobrevivencia, y/o competencia. Pero por el momento se desconoce el factor que está determinado la exclusión de *A. potatorum* bajo el dosel de *K. cytisoides*.

En el sitio Machiche, donde se encuentra el morfo “pequeño”, *A. potatorum* está asociado con 21 especies de plantas, destacando la fuerte asociación con *Gochnatia hypoleuca* con las plántulas, juveniles y adultos. Lo que sugiere que, además de la sombra, otros factores influyen en tal asociación. Como se discute más adelante, las características fisicoquímicas del suelo variaron entre microsítios bajo distintas especies de nodrizas, y tales variaciones parecen ser determinantes de la calidad diferencial de las nodrizas en este sitio. Por otra parte, se encontraron significativamente menos agaves

de ambas categorías en los espacios abiertos, lo que indica que para el establecimiento de *Agave potatorum* en este sitio son determinantes las interacciones positivas con otras especies.

En los dos sitios estudiados se detectó que varias especies registraron valores observados de presencia de agave marcadamente mayores a los esperados, no obstante que no presentaron asociaciones específicas significativas con *A. potatorum*. Sin embargo, debido a la baja abundancia de *A. potatorum* y a la poca superficie de los doseles de la mayoría de las especies plantas perennes, los valores esperados resultaron relativamente pequeños, por lo que tuvieron que agruparse y al hacerlo se perdió detalle de algunas asociaciones. Son importantes en este sentido los casos de especies como *Dalea* sp., *Mimosa luisana* en Xochiltepec, y *Calliandropsis nervosus*, *Bouvardia longiflora*, *Perymenium discolor*, *Pterostemon rotundifolius*, *Neopringlea viscosa*, dos especies de *Dalea*, y *Abarrida elachystophylla* en el sitio Machiche (Anexo IV).

El patrón de distribución de los agaves con respecto a las nodrizas es significativamente hacia el norte y el oeste en ambos sitios lo que, nuevamente, sugiere que la sombra es el principal factor que determina la asociación. Este patrón en la orientación contrasta con lo encontrado para cuatro de cinco especies de cactáceas en el Valle de Tehuacán por Valiente-Banuet *et al.* (1991a), en las cuales no se encontró ningún patrón en la orientación. El patrón encontrado en el presente estudio puede explicarse porque la orientación de las laderas de los sitios estudiados están expuestas hacia el sur, lo que determina que reciban radiación solar directa durante casi todo el año. Solo reciben radiación solar del norte durante el verano, cuando hay lluvias, las cuales podrían contrarrestar el estrés ocasionado por la radiación solar, a diferencia de la época seca durante la cual la radiación proviene del sur, cuando se registran las más altas temperaturas y la mayor provisión de sombra por las nodrizas es crucial, por lo que hay una mayor sobrevivencia hacia donde la nodriza proyecta mayor sombra. También podría explicarse debido a que *A. potatorum* puede tener menor tolerancia al estrés ocasionado por la radiación solar excesiva, en comparación con las otras especies estudiadas por Valiente-Banuet *et al.* (1991a).

Otro aspecto a destacar de la interacción de *Agave potatorum* con sus nodrizas, es que la asociación se mantiene en las etapas adultas, a diferencia de lo reportado para otras especies como la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet *et al.*, 1991a y b). Resulta importante tomar en cuenta la investigación recientemente publicada por Valiente-Banuet y Verdú (2008), quienes encontraron que en sistemas semiáridos del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se mantiene hasta el 57% de las asociaciones positivas en la etapa adulta y que la facilitación se torna en competencia al aumentar la cercanía filogenética. En el caso de los agaves, el linaje se originó hace aproximadamente 8 millones de años, durante el Terciario (Eguiarte *et al.*, 2000), y la mayoría de las especies con la que *A. potatorum* se encuentra asociado, tuvieron su origen en el Cuaternario o tienen características de plantas que surgieron en sistemas áridos típicos del Cuaternario, como frutos secos y el reclutamiento de las plántulas en sitios abiertos (Valiente-Banuet y Verdú, 2006). La persistencia de la asociación en la etapa adulta puede explicarse porque las especies involucradas en la interacción tienen baja habilidad competitiva y el balance de los efectos positivos y negativos a largo plazo es positivo. Solamente en el sitio Machihe se observó que la especificidad en la asociación se mantuvo en todas las etapas con *Gochmatia hypoleuca*, una compuesta del Terciario, con síndrome de dispersión de Cuaternario, que no requiere de nodrizas para su establecimiento (Valiente-Banuet *et al.*, 2006). Algunos factores que pueden estar determinando tal patrón podrían ser las diferencias en los requerimientos de nutrientes y de agua, así como su adquisición en el espacio y en el tiempo; por ejemplo, considerando sus ciclos de vida (McAuliffe, 1988).

En este sentido, cabe hacer notar que *A. potatorum* tiene un ciclo de vida de alrededor de diez años y es una especie semelpara, mientras que las nodrizas registradas generalmente tienen ciclos de vida más largos y son iteróparas, es decir, tienen varios eventos reproductivos en su ciclo de vida, lo que da lugar a diferentes estrategias en la adquisición, almacenamiento y utilización de los recursos. Otra característica importante es que el sistema radicular de *A. potatorum*, como en la generalidad de especies de *Agave*, es poco profundo (< 20 cm) y poco extendido (Nobel, 1988). Sin embargo, debe

considerarse que aunque *Agave potatorum* no tiene efectos significativos en la sobrevivencia de las nodrizas sí puede tenerlos en el crecimiento, el vigor y la reproducción de éstas, como lo han encontrado Flores-Martínez *et al.* (1994) y Holzapfel y Mahall (1999) para otros sistemas. Este es un aspecto muy importante a considerar en las actividades de reforestación e introducción de *A. potatorum* en sistemas agrosilvícolas, ya que las dinámicas poblacionales de las nodrizas pueden ser afectadas y más aún debe considerarse este aspecto si las plantas nodrizas son también aprovechadas. Este último es el caso de varias de las especies de nodrizas registradas en este estudio, las cuales de acuerdo con Torres (2004) tienen algún tipo de uso en San Luis Atolotitlán. En estos casos, a los efectos de la interacción entre agaves y nodrizas se sumarían a los de la extracción por los campesinos.

Se observaron efectos negativos sobre las nodrizas, ya que se encontró a *A. potatorum* asociado a arbustos muertos y la presencia de individuos adultos en espacios abiertos, pero tal fenómeno no fue significativo y fue más frecuente observarlo en el sitio con condiciones de mayor aridez. Esto sugiere que en condiciones de estrés extremo, una vez que los agaves se han establecido, pueden llegar a ser más hábiles competitivamente, excluyendo a sus nodrizas.

A pesar de que no se analizaron los efectos positivos de los agaves sobre las nodrizas, es posible que éstos ocurran, como lo han reportado Pugnaire y Haase (1996) con *Retama* y *Marrubium* al incrementar mutuamente la disponibilidad de recursos. En el caso de *A. potatorum*, debido a las características de su sistema radicular, y sobre todo en ambientes con pendientes elevadas y que están sujetos a fuertes procesos de erosión, como los estudiados, éste puede tener efectos positivos en otras especies al estabilizar el suelo. De hecho, esta característica es reconocida por los campesinos del área, razón por la cual los agaves tienen un amplio uso como agentes en el control de suelo en la región (Casas *et al.*, 2001). Otra característica de los agaves, que puede ser aprovechada por las plantas con las que se asocia, es su capacidad de capturar grandes cantidades de agua durante las esporádicas precipitaciones y cosechar agua de lluvias ligeras o neblinas características de estos ambientes, por la disposición de sus hojas en forma de embudo y su epidermis cerosa (Martorell y Ezcurra, 2002).

La germinación en campo fue relativamente baja ($< 10\%$) en comparación con los porcentajes registrados para esta especie por Arizaga (2000) bajo nodrizas con y sin exclusión (23-27%, respectivamente), en un año con precipitación por arriba del promedio en Zapotitlán de las Salinas. También resultó baja comparada con los porcentajes observados en laboratorio por Maiti *et al.* (2004), quienes reportaron un promedio de germinación entre 35 y 50%.

Los bajos porcentajes de germinación observados en campo en el presente estudio, aún en los tratamientos con exclusión de depredadores, se deben a la baja precipitación que se registró durante la temporada de lluvias. Como se observó en los experimentos de germinación en laboratorio, la disponibilidad de agua es el factor más importante que induce la germinación. Al disminuir la disponibilidad de agua, la germinación se redujo de 80-90% registrados en potenciales hídricos a 0.0 MPa (disponibilidad total) a 55-60% en potenciales a -0.6 MPa y a 5-10% en potenciales a -0.9 MPa. La cantidad de agua disponible en el suelo es muy variable en el tiempo y el espacio, a diferencia de los experimentos en laboratorio en donde las condiciones fueron constantes. En campo se registraron tres eventos de germinación y estos estuvieron asociados a niveles de precipitación de 75 a 90 mm, en periodos de 5 a 7 días (Anexo III). Sin embargo, falta aún establecer con claridad la relación entre precipitación y la humedad disponible para la germinación en los sitios estudiados. Los datos de Medina-Sánchez (2003) en un estudio en San Juan Raya, dentro del Valle de Tehuacán, aportan información que ayuda a dimensionar de qué orden de magnitud son los potenciales hídricos asociados a lluvia en la región. Este autor encontró que en la época de lluvias, en localidades con afloramientos de areniscas y sobre abanicos aluviales, después de lluvias superiores a 14 mm se alcanzaron potenciales hídricos mayores que -1.0 MPa. Suponiendo que la relación entre la precipitación y el potencial hídrico del suelo es similar en los sitios estudiados, solamente durante siete días la precipitación fue mayor que 15 mm en todo el periodo de lluvias (Anexo III). Tales días se encontraban en los tres periodos anteriormente mencionados y, además, el efecto de la lluvia en el incremento de la disponibilidad de agua en el suelo se puede acumular si los días con lluvia son

consecutivos y si existe un microambiente que evite la rápida pérdida del agua, como por ejemplo el dosel de las nodrizas. Estos datos sugieren que la germinación, y en consecuencia el establecimiento de plántulas de esta especie, está asociado a años con altos niveles de precipitación. También sugieren que las semillas de estas poblaciones, en condiciones óptimas de humedad, no presentan restricciones para su germinación, lo que indica que el manejo de semillas y plántulas en viveros representa una importante opción para incrementar el éxito de las acciones de recuperación de las poblaciones de esta especie.

La exclusión de depredadores es un factor importante en la sobrevivencia de semillas y plántulas. Esto fue especialmente notorio en el sitio Xochiltepec, donde las diferencias entre tratamientos con y sin exclusión fueron significativas. En ese sitio se presentan las condiciones ambientales más benignas y la mayor oferta de recursos, lo que puede estar promoviendo una mayor abundancia de depredadores como insectos y roedores. En cambio, en el sitio Machiche la germinación fue similar en los tratamientos con y sin protección de depredadores; aunque para la sobrevivencia de plántulas la protección de depredadores fue un factor determinante como en Xochiltepec, pues las únicas plántulas sobrevivientes fueron de aquellas que se encontraban excluidas de depredadores. Los resultados sugieren que las interacciones con los depredadores son muy importantes, pero aún hace falta identificarlos, reconocer el impacto que tienen en otros estadios, así como su posible papel en la dispersión secundaria de esta especie (Janzen, 1971); aunque por el momento es posible afirmar que debido a que son semillas tan pequeñas y sin estructuras de protección, tal dispersión es muy poco probable. En la actualidad solamente se cuenta con algunos estudios con otras especies de agave y observaciones de campo. Por ejemplo, García (2004) encontró que la depredación de semillas de *Agave cupreata* en época de secas se llevaba a cabo principalmente por coleópteros e himenópteros, mientras que en la época de lluvia la depredación por mamíferos fue mayor, aumentando también la tasa de depredación. Otra fase de alta susceptibilidad a la depredación de las semillas es la que se presenta antes de su liberación de las cápsulas, cuando éstas últimas todavía

se encuentran en el escape. En esa condición la depredación es ocasionada principalmente por larvas de mariposas nocturnas. Las plántulas son consumidas principalmente por lagomorfos, esto se observó en el vivero de la comunidad, pero seguramente también son consumidas por estos herbívoros en los sitios de distribución natural.

El microambiente no fue un factor significativo por sí solo en la germinación en ninguno de los sitios; sin embargo, se observó que la germinación tendió a ser mayor bajo el dosel de las nodrizas en comparación con los espacios abiertos. En cambio, el microambiente fue un factor significativamente importante en la sobrevivencia de las plántulas. En los dos sitios, las plántulas sobrevivientes después de un año (15 en el sitio Xochiltepec y ocho en el sitio Machiche), se encontraban bajo el dosel de nodrizas, como se esperaba. La única excepción fueron dos de semillas del morfo “vigoroso” en el sitio Machiche y una de morfo “pequeño” en el sitio Xochiltepec que se encontraban en espacios abiertos. Sin embargo, debido a los bajos porcentajes de germinación obtenidos, el número de plántulas para el inicio del monitoreo de la sobrevivencia fue reducido (137 en el sitio Xochiltepec y 160 en el sitio Machiche), lo que limitó la identificación de las nodrizas con mayor calidad en esta fase del desarrollo.

La sobrevivencia de las plántulas fue monitoreado a lo largo de un año y se puede considerar que las 23 plántulas sobrevivientes lograron su establecimiento; sin embargo, son altamente vulnerables debido a su reducido tamaño (menos de 2 cm de diámetro o altura) y la relación área/volumen (Anexo V), por lo que es recomendable ampliar el periodo de monitoreo de la sobrevivencia.

En los dos sitios estudiados se registró que el crecimiento de plantas de *Agave potatorum* fue significativamente mayor bajo el dosel de las nodrizas. En el sitio Machiche se observó que el número de hojas totales fue significativamente mayor bajo las nodrizas, aunque la producción foliar fue mayor en los espacios abiertos, donde también fue mayor la mortalidad foliar. En este mismo sitio también se encontró una mayor ganancia de carbono en los espacios abiertos. En cambio, en el sitio

Xochiltepec, aunque se observó una tendencia similar a la del sitio Machiche, ésta no fue significativa. Esto se puede explicar porque el dosel de las nodrizas está teniendo un efecto negativo sobre los agaves al disminuir la radiación fotosintéticamente activa, dando lugar a menor ganancia de carbono y menor producción de hojas. Pero este efecto negativo se compensa con una mayor permanencia de las hojas en los agaves que se encuentran bajo el dosel de nodrizas, debido a la protección del daño a los tejidos y estructuras fotosintéticas por la radiación solar excesiva (Franco y Nobel, 1988; Lambers *et al.*, 2006). Un claro ejemplo de ello fueron los agaves plantados bajo el dosel de *Euphorbia antisyphilitica*, los cuales presentaron la menor producción foliar de todos los microambientes estudiados en el sitio Xochiltepec, pero una alta permanencia y número de hojas totales. Como el crecimiento, estos parámetros fueron similares a los de los agaves plantados bajo el dosel de otras nodrizas. Probablemente en los sitios abiertos se alcanzaron los puntos de saturación para la fotosíntesis, como se observó en el sitio Machiche, pero la radiación que reciben también les ocasiona daños que dan lugar a una mayor mortalidad de las hojas, y el balance final del crecimiento es negativo en estos ambientes.

Después de dos años de transplantadas, las plantas crecidas en vivero tuvieron una mortalidad casi nula en ambos sitios. Este registro difiere del efectuado durante el monitoreo de las acciones de reforestación del 2004, cuando se registró una mortalidad de hasta el 50% de las plantas después del segundo año del trasplante (prácticamente todas ellas habiendo sido plantadas en sitios abiertos). Sin embargo, las bajas tasas de crecimiento e incluso la reducción del tamaño y el estado de las hojas (coloración rojiza y flacides) de los agaves trasplantados en sitios abiertos, sugiere que la mortalidad en el siguiente año podría ser mayor, ya que el vigor de los individuos es marcadamente menor que el de los individuos al momento del trasplante. Por lo que es importante el monitoreo a mayor plazo (Castro, 2004) y tomar en cuenta variables de crecimiento y vigor, además de la sobrevivencia en los monitoreos.

La mayor ganancia de carbono registrada en los agaves de sitios abiertos se presentó en el ambiente con mayor estrés (Machiche). Este fenómeno puede explicarse debido a la mayor radiación fotosintéticamente activa disponible, pero además porque en este sitio hay mayor humedad relativa y mayor incidencia de neblinas y rocío antes del amanecer, justo cuando se realiza la absorción de CO₂. Tal humedad en el ambiente permite una menor pérdida de agua por la planta en el intercambio gaseoso (Reyes-Olivas *et al.*, 2002). Además, las lluvias ligeras o el rocío no son interceptadas por el dosel de las nodrizas, permitiendo una mayor filtración de agua en el suelo y la captación del agua por los agaves cuya morfología en forma de embudo le provee una gran eficiencia en la cosecha de lluvias de baja intensidad y neblinas (Wainwright *et al.*, 1999; Tielbörger y Kadmon, 2000; Martorell y Ezcurra, 2002; Bhark y Small, 2003). Esta dinámica en la captura de agua atmosférica también puede explicar, en parte, la germinación y sobrevivencia observada en los espacios abiertos.

En el sitio Xochiltepec no se registraron diferencias entre microambientes en cuanto a la ganancia de carbono, lo cual puede deberse a que este sitio tiene un dosel muy cerrado y los espacios abiertos son muy pequeños (menos de 2 m de diámetro), de manera que los arbustos adyacentes le generan sombra durante parte del día, lo que probablemente ocasiona un ambiente lumínico un tanto homogéneo.

Como se discutió anteriormente, en los dos sitios estudiados se identificaron diferentes calidades de nodrizas (Callaway 1995, 1998) para *Agave potatorum*, y la evaluación de las variables ambientales efectuada sugiere que el principal factor que influye en la calidad de la nodriza es la sombra. Sin embargo, en el sitio Machiche las características del suelo difieren entre microambientes y éstas pueden tener un efecto importante a largo plazo. Nutrientes como el nitrógeno en las formas amoniacal y mineral fueron muy bajos en los espacios abiertos y los niveles más altos se encontraron bajo los doseles de *Pterostemon rotundifolius*, cuyas hojas son de mayor tamaño que las de las otras nodrizas y poco coriáceas, lo que puede facilitar la descomposición de la hojarasca por los microorganismos. También fueron altos los niveles de nitrógeno bajo el dosel *Calliandropsis nervosus*,

una leguminosa a la que probablemente se encuentran asociadas bacterias fijadoras de nitrógeno. Asimismo, los niveles más altos de magnesio se encontraron bajo el dosel de *Pterostemon rotundifolius*. Los efectos de la arcilla, aunados a los de los carbonatos, incrementan la aridez del suelo al retener el agua para saturarse rápidamente y al limitar la filtración de ésta (Medina-Sánchez, 2003). Uno de los micrositios donde se encontraron los porcentajes más bajos de arcillas y carbonatos fue bajo el dosel de *Gochnatia hypoleuca*, justamente donde se registraron plántulas sobrevivientes después de 411 días de la siembra de semillas. Así, aunque la sombra es el principal factor que determina la facilitación en los dos sitios, los efectos de suelo son importantes bajo condiciones ambientales de mayor estrés. Esta diferencia puede deberse a que en los sitios de menor estrés la pérdida de follaje y la descomposición de las hojas son más homogéneas debido a que la cubierta vegetal se encuentra sobre casi toda la superficie. También puede deberse a que en el sitio con mayor estrés la acumulación y descomposición de la materia orgánica están más localizadas en pequeñas islas.

Aunque en el presente estudio no se evaluó el papel de los microorganismos del suelo en el establecimiento de *Agave potatorum*, sin lugar a dudas éstos desempeñan un papel muy importante. Ya sea por su interacción directa, o al mediar la coexistencia entre especies de plantas, teniendo un papel positivo como las micorrizas, las bacterias fijadoras de nitrógeno o los descomponedores de materia orgánica, o negativo como los organismos patógenos (Horton *et al.* 1999; Bever, 2003; Hart *et al.*, 2003; Nara y Hogetsu, 2004).

La depredación es un aspecto importante en relación con la calidad de algunas nodrizas. Por ejemplo, *P. rotundifolius* y *Euphorbia antisyphilitica* en Xochiltepec y *G. hypoleuca* en Machiche, presentaron los mayores porcentajes de germinación y sobrevivencia en los tratamientos con exclusión. Pero en los tratamientos sin exclusión la germinación y la sobrevivencia decayeron drásticamente, probablemente por una mayor incidencia de los depredadores que buscan estos microambientes. En los dos sitios estos microambientes presentaron los ambientes más frescos y con los doseles más cerrados, por los cual depredadores tales como los roedores y lagomorfos, pueden también preferir estos sitios.

Agave potatorum se encuentra asociado a todas las especies que fueron seleccionadas para la realización de los experimentos. En el sitio Xochiltepec se observó que el principal factor que determina la asociación es la sombra y no existe clara especificidad con ninguna especie de nodriza en particular. Los experimentos fueron consistentes con tal tendencia, pues ni en la germinación ni en la ganancia de carbono se registraron diferencias entre los microsítios. No obstante, tanto en la sobrevivencia como en la tasa de crecimiento se observó un mejor desempeño bajo el dosel de las nodrizas en comparación con los sitios abiertos, tal como se esperaba. Hay una tendencia a encontrar un menor número de individuos de *A. potatorum* que los esperados en los sitios abiertos, a pesar de que el análisis de distribución espacial no fue significativo.

En el sitio Machiche, además de la sombra se detectaron otros factores que pueden estar determinando la calidad de las nodrizas como las características físico-químicas del suelo. La germinación fue muy parecida en todos los microsítios, pero la tasa de crecimiento y la sobrevivencia fueron mayores bajo el dosel de las nodrizas. En particular, bajo el dosel de *Gochmatia hypoleuca*, especie con la cual se registró especificidad en la distribución, y bajo el dosel de *Calliandropsis nervosus*, donde se encontraron de los niveles más altos de nitrógeno amoniacal y mineral.

En los experimentos de campo se observó que bajo el dosel de especies con las que *A. potatorum* no presentó asociaciones específicas significativas, como *Rhus chondroloma*, *Wimmeria microphylla*, *Pterostemon rotundifolius*, *C. nervosus* y *Amelanchier denticulata*, la ganancia de carbono y crecimiento relativo fueron similares a los de los agaves bajo nodrizas con las que sí tuvo asociaciones significativas. Incluso, con algunas como *W. microphylla* se observaron plántulas sobrevivientes bajo sus doseles en los tratamientos con exclusión de depredadores. Estos resultados sugieren que existen mecanismos que pueden estar impidiendo el establecimiento inicial bajo los doseles de tales especies, probablemente debido a la depredación o la dispersión de las semillas. Pero ello permite suponer que una vez superado un cierto umbral de crecimiento, estos microambientes pueden ser sitios seguros para facilitar el crecimiento de plantas de agave trasplantadas de vivero. Esta observación plantea la

importancia de realizar experimentos y monitoreos a más largo plazo, ya que el balance de las interacciones a corto plazo son muy variables (Armas y Pugnaire, 2005; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005a; Lloret *et al.*, 2005; Miriti, 2007) y corresponden a condiciones ambientales específicas que en estos ambientes son altamente variables (Noy-Meir, 1973).

Una observación interesante fue que la mayoría de las plántulas, además de encontrarse bajo el dosel de nodrizas, también se encontraban asociadas a rocas o pequeñas piedras que les proveen sostén mecánico, evitándoles ser arrastradas por la lluvia. Tal sostén parece importante ya que los sitios estudiados se encuentran en pendientes pronunciadas, además de que podrían contribuir a la retención de humedad y al escape de algunos depredadores.

Se encontraron diferencias significativas en el comportamiento germinativo de los dos tipos morfológicos en condiciones óptimas; sin embargo, éstas se diluyen al aumentar el estrés hídrico y térmico en condiciones controladas. De acuerdo con una de las hipótesis, en campo se esperaba que las semillas de cada morfo tuvieran un mejor desempeño en su sitio de origen, pero en general se observaron mayores porcentajes de germinación y mayor número de sobrevivientes de semillas del morfo “pequeño” en ambos sitios. Sin embargo, los efectos del origen de la semilla en la mayoría de los casos no fueron significativos por sí solos, sino en interacción con otros factores como el microambiente; es decir, si estaban en espacios abiertos y bajo qué especie de nodriza se encontraban. En condiciones controladas las semillas del morfo “pequeño” presentaron un periodo de germinación más extenso, lo que les confiere una ventaja al tener una estrategia más conservadora dada la impredecibilidad de la disponibilidad de agua. En contraste, las semillas del morfo “vigoroso” germinan más rápidamente pero al final tienen porcentajes de germinación acumulados menores que los del morfo “pequeño”. Esto puede deberse a diferentes características de permeabilidad de la testa. Así, testas de semillas más permeables, pueden permitir una germinación más rápida, que aquellas que requieran de exposiciones más prolongadas a la humedad. También puede deberse a que poseen diferente capacidad de memoria germinativa y puedan lograr mayores porcentajes de germinación en

periodos más largos e incluso germinar en la siguiente temporada de lluvias, como se observó en este estudio (Bewley y Black, 1994; Chen *et al.*, 2004; Giménez-Benavides *et al.*, 2007).

Las diferencias encontradas en la germinación y sobrevivencia de semillas y plántulas de ambos morfos, sugieren que hay un importante componente genético influyendo en las diferencias de ambos morfos (Chen *et al.*, 2004). Pero aún son necesarias más investigaciones para dilucidar los mecanismos que regulan tales diferencias, para lo que será necesario efectuar estudios más sistemáticos de jardín común y trasplante recíproco de semillas y plantas, así como considerar la incorporación de materiales provenientes de otras poblaciones. En relación con esta discusión, es pertinente decir que a la par que se realizaron las pruebas de germinación en laboratorio de los morfos “vigoroso” y “pequeño”, se realizaron experimentos similares con semillas de la población denominada La Cumbre, sitio donde la gente colecta el germoplasma para el vivero de la comunidad. El detalle de estos estudios se encuentra en el Anexo VI. En términos generales, se encontraron diferencias significativas entre las tres poblaciones, la población de La Cumbre mostró porcentajes y velocidades de germinación significativamente mayores (en condiciones de humedad óptimas (0.0 MPa) y de estrés hídrico leve (-0.3 MPa), que las de los morfos “vigoroso” y “pequeño” de los sitios Xochiltepec y Machiche estudiados en el presente trabajo. Tal información apoya la sugerencia de que existen adaptaciones locales, que pueden tener importantes implicaciones en las decisiones de manejo. También sugieren la necesidad de incorporar más sitios para la investigación de los factores que están determinando las diferencias observadas entre los tipos morfológicos.

Los dos tipos morfológicos se encuentran sometidos a diferentes presiones ambientales y disponibilidad de recursos, lo que sugiere que han ajustado sus fenotipos a las condiciones particulares de su medio, pero también los de su descendencia (Sultan, 2000). Esto se refleja en la diferencias encontradas en el comportamiento germinativo observado entre los dos morfos, posiblemente por los cambios en la cantidad y calidad de aprovisionamiento de las semillas y a la estructura o bioquímica de la testa de la semilla (Sultan, 2000). En este caso la escala de heterogeneidad ambiental dentro de la

población o metapoblación es mayor que las distancias de dispersión de las semillas, pero menores que las del movimiento del polen, por lo que el ambiente de un individuo puede ser similar al de su madre pero no necesariamente al del padre. Bajo estas condiciones, los efectos del ambiente materno pueden volverse una fuente de plasticidad adaptativa entre generaciones, incrementando el desempeño de la descendencia en el ambiente que está experimentando (Walter, 2003; Galloway, 2005), dando lugar a diferenciación de las poblaciones en sus características fenotípicas y genotípicas.

V. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Agave potatorum es una especie de gran importancia económica, ecológica y cultural en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, pero su aprovechamiento ha sido en detrimento de las poblaciones silvestres (Rangel-Landa y Lemus, 2002, Torres, 2004; Delgado-Lemus, 2008, Torres, en proceso). Esta región es una de las zonas semiáridas más importantes de Norteamérica y su territorio constituye la porción remanente más importante de la distribución de esta especie. Por ello, se ha hecho patente la necesidad de contar con información que sirva como base para el desarrollo de las estrategias de manejo que lleven hacia la recuperación de las poblaciones y el aprovechamiento sustentable de este recurso. Como respuesta a tal demanda, se han realizado investigaciones dirigidas a evaluar la importancia económica y los riesgos en los patrones de aprovechamiento actual (Delgado-Lemus, 2008), el efecto de la extracción en el éxito reproductivo (Estrella-Ruiz, 2008), la estructura y dinámica de las poblaciones, así como los riesgos de la extracción en la permanencia de las poblaciones (Torres, en proceso). El presente estudio busca aportar información sobre el establecimiento de esta especie.

El establecimiento de las plántulas es mediado por la influencia del ambiente y es una fase de gran importancia en el ciclo de vida, sobre todo en especies que carecen de reproducción asexual como vía de propagación efectiva, como es el caso de *A. potatorum*.

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán es una zona semiárida cuya precipitación, generalmente es baja, y difícil de predecir. Además, dentro de esta región existe una gran variabilidad geomorfológica que da lugar a una gran diversidad de ambientes. Esto permite que *A. potatorum* se distribuya en un amplio rango de condiciones (Delgado-Lemus, 2008) y que estas plantas se sometan a diferentes grados de estrés. En los sitios de estudio, tal estrés es debido principalmente a la exposición a la radiación solar directa y al albedo.

A pesar de las diferencias en el grado de estrés prevaleciente en los sitios estudiados y la estructura de las comunidades vegetales, *A. potatorum* se distribuye asociado a nodrizas. Esta

interacción es indispensable para el establecimiento de esta especie y se mantiene en las etapas adultas, es decir, los efectos positivos de las nodrizas sobre los agaves persisten en etapas posteriores al establecimiento, siendo así la facilitación una fuerza importante en la estructuración de estas comunidades, como ya ha sido descrito en el Valle de Tehuacán para otras comunidades vegetales (Valiente-Banuet *et al.*, 2006).

El principal factor que explica esta interacción es la sombra debido a sus efectos benéficos, ya que amortigua las temperaturas extremas, incrementa la humedad relativa y protege a los agaves del daño por la radiación solar excesiva. Esto se observó en la distribución espacial de los agaves, los cuales se encontraron significativamente asociados a otras especies de plantas perennes y con una orientación hacia el norte y oeste de las nodrizas (orientaciones en las que reciben sombra durante la mayor parte del año). Asimismo, las mayores tasas de germinación, sobrevivencia y crecimiento de esta especie se observaron bajo el dosel de plantas perennes.

Agave potatorum se encontró asociado con 30 a 35% de las especies de plantas perennes presentes en los sitios estudiados. Sin embargo existe cierta especificidad por algunas de estas especies, debido a que proveen otros beneficios, como el incremento de nutrientes o bien brindan mayor protección en condiciones extremas. En el sitio Xochiltepec, *Euphorbia antisyphilitica* fue la única especie con la que *A. potatorum* resultó estar asociado específicamente con las plántulas y juveniles, y en el sitio Machiche se encontró que la asociación era específica con *Gochnatia hypoleuca* en todos los estadios de *A. potatorum*. Existen otras especies con las que *A. potatorum* se encuentra frecuentemente asociado, sin embargo, tales asociaciones no resultaron específicas estadísticamente, por lo que es importante ampliar la superficie de muestreo o tomarlas en cuenta como posibles nodrizas en las acciones de reforestación.

En los dos sitios los espacios abiertos resultaron ser los ambientes de menor calidad, ya que *A. potatorum* no se distribuye asociado a estos ambientes. En estos sitios se registraron los menores porcentajes de germinación y tasas de sobrevivencia de plántulas, además se encontraron las tasas más

bajas de crecimiento de plantas de vivero e incluso los agaves disminuyeron su tamaño en relación al tamaño al inicio del experimento. En contraste, en los ambientes bajo el dosel de plantas perennes la germinación, sobrevivencia de plántulas y crecimiento fueron mejores.

La depredación por granívoros y herbívoros afecta de manera importante la sobrevivencia de semillas y plántulas. La germinación fue sustancialmente mayor en los tratamientos con exclusión y de hecho solamente se encontró una plántula sobreviviente sin protección de depredadores, de las 23 registradas al final de los experimentos en los dos sitios. Esto indica que el establecimiento natural en el periodo 2005-2006 pudo haber sido casi nulo, lo cual se corroboró con observaciones de campo.

Además de los efectos de la depredación que determina la cantidad de semillas que potencialmente pueden germinar, la precipitación fue el principal factor limitante, la cual en el periodo de estudio tuvo valores por debajo de su promedio. Este nivel de precipitación y las observaciones de las plántulas, fuera de los experimentos, sugieren que el establecimiento de *Agave potatorum*, como el de otras especies de ambientes áridos y semiáridos ocurre de forma episódica asociado a años con alta precipitación, por arriba del promedio.

Otra característica de la interacción entre los agaves y sus nodrizas es que ésta es dinámica y además de los efectos positivos, también puede tener efectos negativos en ambas direcciones, afectando tanto a los agaves como a las nodrizas. Las nodrizas interceptan la radiación fotosintéticamente activa necesaria para la fotosíntesis de los agaves, pero los protege del daño celular y de los tejidos causados por la radiación solar excesiva. En el otro sentido, los agaves pueden competir por algunos recursos e incluso excluir a la nodriza, pero sus sistemas radicales forman barreras que las protegen de la erosión.

Se identificaron algunas especies con mayor calidad como nodrizas, concretamente *Gochmatia hypoleuca*, con la que *A. potatorum* presentó una asociación específica significativa con plántulas, juveniles y adultos. También las plántulas y juveniles se asocian significativamente con *Euphorbia antisyphilitica*. En segunda instancia están aquellas especies con las que se detectó una asociación, pero

no se encontró especificidad en la misma. En este grupo se registraron alrededor de 20 especies en cada sitio. Sin embargo, entre éstas existen especies tales como *Bouvardia longiflora*, *Perymenium discolor*, *Neopringlea viscosa*, *Dalea* spp. *Mimosa luisana*, *Mimosa* sp. *Wimmeria microphylla*, *Calliandropsis nervosus*, *Pterostemon rotundifolius*, *Rhus chondroloma*, y *Amelanchier denticulata*, cuya asociación con *Agave potatorum* es frecuente. Con las últimas cinco especies mencionadas se realizaron también las pruebas de germinación, sobrevivencia de plántulas y crecimiento bajo sus doseles. El desempeño de *A. potatorum* bajo los doseles de estas especies fue muy parecido, a pesar de que la asociación no es específica, lo que sugiere que también tienen un alto potencial en las acciones de reforestación y restauración.

Por otra parte, se encontró que con *Krameria cytisoides* la asociación fue negativa en todas categorías, por lo que se recomienda no utilizarla como nodriza en las acciones de reforestación. Esta interacción negativa constituye una ventana de oportunidad para investigar su naturaleza.

Se encontró que los morfos de *A. potatorum* identificados, y que son reconocidos por los habitantes por su calidad diferencial para elaborar mezcal, difieren significativamente en características morfológicas en la etapa adulta. Y en este estudio se identificaron diferencias en los porcentajes y velocidad de germinación, así como en la sobrevivencia de plántulas durante el primer año. Sin embargo, los resultados obtenidos no son suficientes para esclarecer si se trata de ecotipos diferentes o no. Estas diferencias indican efectos maternos en el acondicionamiento de las semillas y posiblemente tengan una base genética, por lo que es importante tomarlas en cuenta en la planificación de las acciones de recuperación, conservación y manejo de las poblaciones. El resultado sugiere que existen adaptaciones locales y si esto es así, no cualquier semilla, plántula o planta juvenil tendrá éxito en su establecimiento en cualquier sitio (Hufford y Mazer, 2003). De este resultado resalta la importancia de realizar estudios de crecimiento de las plántulas y tolerancia al estrés, que permitan identificar si existe una o varias poblaciones con adaptaciones a condiciones extremas y si estas pueden ser utilizadas para la reintroducción de la especie en lugares donde ya se ha perdido. También se requieren estudios de genética cuantitativa dirigidos a dilucidar el origen de estas diferencias, así como estudios de genética

de poblaciones que permitan establecer las bases para el manejo de la diversidad y flujo génico apropiados.

Como se mencionó, *Agave potatorum* es un recurso natural muy importante y es necesario desarrollar estrategias de manejo para iniciar acciones, o para apoyar aquéllas que ya se están realizando, teniendo como base el conocimiento científico disponible al respecto y evaluando las acciones realizadas continuamente. Estas son premisas importantes del denominado manejo adaptativo, el cual se concibe como un experimento continuo, que es evaluado, y en el que se incorporan la experiencia y los resultados de acciones previas de forma sistemática. Esta manera de concebir las intervenciones y su evaluación, permite desarrollar técnicas y estrategias para abordar problemas complejos con la flexibilidad y la adaptabilidad que se requiere ante la alta incertidumbre inherente a la naturaleza de los sistemas complejos (Grumbine, 1994, 1997; Johnson, 1999).

En el presente trabajo se aporta información básica sobre la germinación y establecimiento de *A. potatorum*, que es de gran utilidad para el diseño de experimentos, tales como los mencionados en el párrafo anterior. La información generada permite identificar las mejores condiciones para realizar siembras o trasplantes en acciones de reforestación, de manera que se aumente la probabilidad de éxito. También constituye un primer paso en la implementación de métodos para realizar monitoreos, los cuales constituyen una pieza clave para acortar distancias en el aprendizaje de las acciones de manejo efectuadas, permitiendo a los campesinos aprender más y más rápidamente de sus propias experiencias, a la par que se desarrollan nuevas investigaciones. Junto a esto, algunas de las acciones y líneas a seguir en la investigación, y cuyos resultados tienen implicaciones en el manejo de esta especie son las siguientes:

1. Colectar semilla de las diferentes poblaciones para la producción de planta en vivero, con el fin de asegurar el mantenimiento de una alta diversidad genética. Con la debida identificación del origen del material propagado, para que se pueda decidir el destino más apropiado de acuerdo con las características de los sitios a reforestar. Se debe asegurar que el destino de las plantas sean los sitios de

origen del germoplasma o al menos los más similares posibles (el tipo de vegetación, suelos y altitud, al menos, pueden ser indicadores de tal similitud). En el caso de sitios donde hayan desaparecido las poblaciones originales, es conveniente probar con plantas de semillas de sitios con ambientes parecidos.

2. Dispersar semillas en los sitios de origen de las plantas, específicamente en micrositos seguros bajo el dosel de plantas perennes, con el fin de favorecer el establecimiento natural de la especie. De esta manera se promueve que continúen los procesos de establecimiento naturales que han dado lugar a las características de los morfos, las cuales son importantes para quienes aprovechan este recurso.

3. Realizar experimentos de crecimiento inicial de los morfos. Una vez identificadas las mejores tasas de germinación, es recomendable identificar aquellos morfos con mejor crecimiento, lo cual puede tener importantes implicaciones en las acciones de recuperación, ya que de identificarse morfos más resistentes al estrés, estos pueden ser utilizados para recuperar zonas muy degradadas o desprovistas de vegetación. También se pueden identificar morfos que tengan las tasas de crecimiento más rápidas, con el fin de satisfacer la demanda de materia prima para la elaboración de mezcal. Para llevar a cabo todas estas acciones es necesario aumentar las zonas de colecta de semillas.

4. Es necesario realizar investigaciones dirigidas a dilucidar el origen de las diferencias encontradas entre los morfos y profundizar en el conocimiento sobre el estado de la diversidad genética sus poblaciones.

5. No es recomendable sembrar semillas, ni trasplantar agaves en espacios abiertos, ya que *Agave potatorum* requiere de nodrizas para su establecimiento. El trasplante de agaves en estos sitios provoca altas tasas de mortalidad, como las encontradas en acciones de reforestación previas en la comunidad de San Luis Atolotitlán, donde alrededor del 90% de los agaves muertos se encontraban en tales microambientes. Además en los experimentos realizados en este trabajo se encontró que el crecimiento de los agaves en estas condiciones es bajo o nulo, durante el primer año.

6. En las actividades de reforestación, se recomienda que los agaves sean trasplantados bajo el dosel de plantas perennes presentes en los sitios, ya que estas proveen sombra, la cual es el principal factor que permite el establecimiento y es en estos micrositos donde se encontraron las mayores tasas de crecimiento. Además las nodrizas proveen a sus asociados otros beneficios como mayor disponibilidad de nutrientes como nitrógeno y magnesio.

7. En los casos específicos donde se establecieron las parcelas, se recomienda priorizar como nodrizas a las especies con las que los agaves tienen asociaciones específicas y con las que se observó que existía asociación frecuente, tales como *Gochnatia hypoleuca*, *Euphorbia antisiphilitica*, *Pterostemon rotundifolius*, *Calliandropsis nervosus*, *Rhus chondroloma*, *Wimmeria microphylla*, *Bouvardia longiflora*, *Neopringlea viscosa*, *Dalea* spp., *Perymenium discolor*, *Mimosa luisana*, *Mimosa* sp.

Sin embargo, hay una gran variación en la composición de las especies entre las localidades, por lo que la observación, la experimentación y el monitoreo son acciones muy importantes para identificar las nodrizas de mejor calidad en cada sitio. A grandes rasgos las especies nodrizas que tienen una mejor calidad son aquellas que tienen un follaje denso, que son perennes o que conservan su follaje la mayor parte del año. También son importantes aquellas que presentan interacciones benéficas tales como las leguminosas que comúnmente se asocian a bacterias fijadoras de nitrógeno o con micorrizas, o bien las que no produzcan sustancias alelopáticas, con sistemas radiculares no superficiales y que realicen levantamiento hídrico. Por lo que es necesario continuar acciones en la experimentación que permitan ampliar el espectro de plantas que se pueden utilizar como nodrizas.

En este sentido cada asociación biótica que se pruebe en experimentos o acciones de reforestación, será como un prototipo que proporcionará información muy importante, para resolver una pregunta medular ¿cuales son las mejores nodrizas para *Agave potatorum* en cada sitio?, si algunas de estas asociaciones agave-nodrizas son exitosas, estas pueden ser replicadas, si no pueden ser terminados tales experimentos sin un gran costo (Grumbine, 1997).

8. Los agaves deben transplantarse hacia el norte y el oeste de la nodriza, orientaciones hacia donde se proyecta la sombra y donde reciben mayor protección de la radiación solar excesiva, durante la mayor parte del año y del día.
9. En sitios desprovistos de vegetación se pueden emplear sombras artificiales, que pueden ser de origen vegetal como ramas con ramificación densa o bien de materiales sintéticos como mallas, que provean sombra, ya que esta es uno de los factores que dan lugar a la facilitación. Sin embargo es importante reforestar con otras especies de plantas capaces de establecerse en tales condiciones y que puedan en años posteriores ser utilizados como nodrizas para *Agave potatorum*, ya que proveen de otros beneficios a los agaves, permitiendo de esta manera la restauración del sitio.
10. A pesar de que no se observaron restricciones para la germinación de semillas de *A. potatorum* en condiciones óptimas de humedad y temperatura, y los encargados del vivero comunitario tampoco han manifestado tener problemas, es importante evaluar la germinación que obtienen en tales condiciones, ya que el germoplasma de esta especie es escaso y representa un recurso estratégico en esta región, por lo que se recomienda experimentar con los medios disponibles en la comunidad para obtener el mayor rendimiento en la germinación de estas semillas.
11. Es necesario diseñar muestreos rápidos mediante técnicas participativas, con los campesinos encargados de la labor de reforestación y que éstos sean practicables por ellos, que permitan identificar los mejores microsítios para el trasplante de los agaves en cada sitio donde se realicen las acciones de reforestación. De igual manera se deben planear experimentos o prototipos, al trasplantar agaves en diferentes microsítios en los diferentes sitios y establecer parcelas experimentales en las que se pongan a prueba diferentes técnicas de trasplante. Así como monitoreos de tales experimentos y las acciones de reforestación emprendidas, que permitan evaluar la sobrevivencia, el crecimiento y el vigor de los agaves.
12. Incorporar *Agave potatorum* a los sistemas agroforestales, plantando individuos producidos en el vivero, en los linderos de los terrenos de cultivo y en las franjas de vegetación inmersas en las milpas

como ya se realiza con los agaves pulqueros *A. salmiana* y *A. mapisaga* (Torres, 2004; Moreno-Calles *et al.*, en preparación). Este punto es clave para el aprovechamiento de esta especie ya que muy rara vez se encuentra presente en estos sistemas debido en parte, a su difícil propagación. Sin embargo, los sistemas agroforestales son muy importantes, en términos del aprovechamiento y conservación de las especies que se encuentran representadas en él, por lo cual deben ser parte fundamental para el desarrollo de una estrategia para la recuperación y aprovechamiento de *A. potatorum*.

13. Sin duda alguna varios campesinos han comenzado a experimentar trasplantando *A. potatorum* en numerosas condiciones, por ello es importante la capacitación que permita la sistematización de estas experiencias. También es importante la formación de un grupo técnico comunitario encargado de establecer experimentos o prototipos y realizar los monitoreos, así como de transmitir estos conocimientos al resto de las personas que se involucran eventualmente en las actividades realizadas en el vivero y en la reforestación (~120 miembros de la comunidad).

Por otra parte se debe tomar en cuenta que las acciones de reforestación por sí solas no van a asegurar la recuperación, conservación, ni el aprovechamiento futuro de esta especie (Degado-Lemus, 2008). Es necesario desarrollar una estrategia de aprovechamiento que incluya el fortalecimiento de los lazos comunitarios, los acuerdos y las reglas generadas por las instituciones campesinas. Tal estrategia de recuperación, conservación y aprovechamiento las de poblaciones de agave a corto, mediano y a largo plazo, debe estar basada en el conocimiento científico, en las experiencias que se han adquirido en el manejo de la especie en la región y de otras provenientes de algunas regiones y con otras especies similares. Por ejemplo, son de gran importancia las experiencias de la organización campesina Sanzekan Tinemi y la ONG Grupo de Estudios Ambientales con *A. cupreata* (Illsley, 2003), así como las de la Universidad de la Mixteca en Huajuapán de León, Oaxaca con *A. potatorum*.

También se deben tomar en cuenta las normas y la organización para la producción de mezcal a nivel local, que permita a su vez la organización regional, ya que los problemas y los efectos del aprovechamiento no se limitan a una sola comunidad, ni a un solo recurso. En el proceso de

elaboración del mezcal en San Luis Atolotitlán se extraen individuos de *Agave potatorum* de otras comunidades (Delgado-Lemus, 2008), lo que tiene efectos a escalas mayores a las locales. También se utilizan otras especies de agaves tales como *A. macroacantha*, *A. marmorata* y *A. samiana* var. *ferox*, para completar la cantidad de “cabezas” o individuos necesarios para la elaboración del mezcal, tal extracción también a mediano o largo plazo puede poner en riesgo las poblaciones de estas especies, si la extracción se continua realizando sin el ordenamiento del uso de estos recursos (Delgado-Lemus, 2008). También se hace uso de leña y agua, los cuales son recursos escasos y claves en la subsistencia de estas comunidades (Delgado-Lemus, 2008), por lo que también debe ordenarse el uso de esos recursos para asegurar su disponibilidad y aprovechamiento futuro.

En este sentido existen experiencias con el aprovechamiento de otra especie mezcalera, *A. cupreata* en Chilapa, Guerrero por parte de la organización campesina Sanzekan Tinemi. Esta asociación aprovecha esta especie como parte del esquema de producción campesino, sin dejar a un lado las actividades agrícolas y ganaderas. Con base en un modelo en el que participan la organización campesina, una ONG, el sector académico y el gubernamental, se ha desarrollado una estrategia que parte del reconocimiento y valoración del manejo campesino para la planeación comunitaria del territorio, así como el acceso y el aprovechamiento de los recursos naturales. De esta manera el maguey representa el recurso que ayuda a reordenar el uso de otros recursos, fortaleciendo las capacidades locales e instituciones comunitarias (Illsley, 2003; Illsley *et al.*, 2007).

A. potatorum es un recurso de gran importancia para numerosas comunidades campesinas de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. La información generada en el presente trabajo y el realizado por otros autores (Delgado-Lemus, 2008, Estrella-Ruiz, 2008, Torres, en proceso) indica que es posible continuar con su aprovechamiento, pero el futuro de esta actividad dependerá de la capacidad de los productores, los científicos y las autoridades gubernamentales para diseñar una estrategia de aprovechamiento sustentable, que permita gestionar mercados justos y extender el beneficio de esta actividad a sectores más amplios de la sociedad rural local.

VI. REFERENCIAS

- Aguilera, L. E., J. R. Gutierrez y P. L. Meserve. 1999. Variation in soil micro-organisms and nutrients underneath and outside the canopy of *Adesmia bedwellii* (Papilionaceae) shrubs in arid coastal Chile following drought and above average rainfall. *Journal of Arid Environments* 42:61-70.
- Arizaga, S. 2000. Manejo y conservación del maguey en Tehuacán, Puebla. En: Tercer informe parcial del proyecto C1-99/075 COÑABIO.
- Arizaga, S. y E. Ezcurra. 2002. Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany* 89:632-641.
- Armas, C. y F. I. Pugnaire. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* 93:978-989.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1999. *Ecología*, Tercera edición. Omega, España.
- Bertness, M. D. y R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Tree* 9:191-193.
- Bever, J. D. 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical test. *New Phytologist* 157:465-473.
- Bewley, J. D. y M. Black. 1994. *Seeds physiology of development and germination*. Segunda edición. Plenum Press, New York, Estados Unidos.
- Bhark, E. W. y E. E. Small. 2003. Association between Plant Canopies and the Spatial Patterns of Infiltration in Shrubland and Grassland of the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Ecosystems* 6:185-196.
- Bouyoucos, 1963. Directions for making mechanical analysis of soils by hydrometer method. *Soil Science* 32:25-30.
- Brooker, R. W., F. T. Maestre, R. M. Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard y R. Michalet. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96:18-34.
- Caballero, J. y L. Cortés. 2001. Percepción, uso y manejo tradicional de los recursos vegetales en México. 79-100 pp. En: M. A. Alfaro, editor. *Plantas, cultura y sociedad estudio sobre la relación entre seres humanos y plantas en los albores del siglo XXI*. Universidad Autónoma Metropolitana y Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca, México.
- Caldwell, M. M., T. E. Dawson y J. H. Richards. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113:151-161.

- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61:306-349.
- Callaway, R. M., E. H. de Lucia, D. Moore, R. Nowak y W. H. Schlesinger. 1996. Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. *Ecology* 77:2130-2141.
- Callaway, R. M. y L. R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958-1965.
- Callaway, R. M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos* 82:202-207.
- Callaway, R. M., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F. I. Pugnaire, B. Newingham, E. T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze y B. J. Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417:844-848.
- Callaway, R. M., S. C. Pennings y C. L. Richards. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 85:1115-1128.
- Carrillo-García, A., J.-L. L. de la Luz, Y. Bashan y G. J. Bethlenfalvay. 1999. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 7:321-335.
- Carrillo-García, A., Y. Bashan, E. D. Rivera y G. J. Bethlenfalvay. 2000. Effects of resource-island soils, competition, and inoculation with *Azospirillum* on survival and growth of *Pachycereus pringlei*, the giant cactus of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 8:65-73.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, J. L. Viveros, J. Caballero, L. Cortés, P. Dávila, R. Lira y I. Rodríguez. 2001. Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 55:129-166.
- Casas, A. y F. Parra. 2007. Agrobiodiversidad, parientes silvestres y cultura. *LEISA revista de agroecología*:5-8.
- Casas, A., S. Rangel-Landa, I. Torres, E. Pérez-Negrón, L. Solís, F. Parra, A. Delgado, J. Blancas, B. Farfán-Heredia y A. I. Moreno. En prensa. In situ management and conservation of plant resources in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: an ethnobotanical and ecological approach. En U. de Albuquerque, editor. *Recent trends in ethnopharmacology and ethnobotany*.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar y J. M. Gómez. 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10:297-305.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar, J. M. Gómez y L. Gómez-Aparicio. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 12:352-358.

- Chen, G., K. Tamar, T. Fahima, F. Zhang, A. B. Korol y E. Nevo. 2004. Differential patterns of germination and desiccation tolerance of mesic and xeric wild barley (*Hordeum spontaneum*) in Israel. *Journal of Arid Environments* 56:95-105.
- Choler, P., R. Michalet y R. M. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82:3295-3308.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell scientific publications. Gran Bretaña.
- Dawson, T. E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95:565-574.
- Delgado-Lemus, A. M. 2008. Aprovechamiento y disponibilidad espacial de *Agave potatorum* en San Luis Atolotitlán, Puebla, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.
- Dunkerley, D. L. 2002. Infiltration rates and soil moisture in a groved mulga community near Alice Springs, arid Central Australia: evidence for complex internal rainwater redistribution in a runoff-runon landscape. *Journal of Arid Environments* 51:199-219.
- Echeverría, Y. 2003. Aspectos etnobotánicos y ecológicos de los recursos vegetales en las comunidades Mixtecas de San Pedro Nodón y San Pedro Jocotipac, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, México.
- Eguiarte, L. E., V. Souza y A. Silva-Montellano. 2000. Evolución de la familia Agavaceae: filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66:131-150.
- Escudero, A., L. Giménez-Benavides, J. M. Iriando y A. Rubio. 2004. Patch dynamics and islands of fertility in a high mountain mediterranean community. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36:518-527.
- Estrella-Ruiz, J. P. 2008. Efecto de la explotación humana en la biología de la polinización de *Agave salmiana* y *Agave potatorum* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Facelli, J. M. y A. M. Temby. 2002. Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lands of South Australia. *Austral Ecology* 27:422-432.
- Flores, J., O. Briones, A. Flores y S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 2004:1-18.
- Flores-Martinez, A., E. Ezcurra y S. Sanchez-Colon. 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *The Journal of Ecology* 82: 325-330.

- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1988. Interactions between seedlings of *Agave Deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* 69:1731-1740.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77:870-886.
- Galloway, L. F. 2005. Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions. *New Phytologist* 166:93-100.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana, Tercera edición. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- García, P. M. 2004. Reproducción y germinación de *Agave cupreata* Trel. & Berger (Agavaceae) en la localidad de Ayahualco, Guerrero. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. México.
- García, D. y J. R. Obeso. 2003. Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography* 26:739-750.
- Gentry, H. S. 1982. *Agaves of Continental North America*. The University of Arizona Press, Tucson.
- Gimenez-Benavides, L., A. Escudero y J. M. Iriando. 2007. Local adaptation enhances seedling recruitment along an altitudinal gradient in a high mountain Mediterranean plant. *Annals of Botany* 99:723-734.
- Godínez-Álvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soil and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39:21-31.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gómez, J. A. Hódar, J. Castro y E. Baraza. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14:1128-1138.
- Gómez-Aparicio, L., J. M. Gómez y R. Zamora. 2005a. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology* 93:1194-1202.
- Gómez-Aparicio, L., J. M. Gómez, R. Zamora y J. L. Boettinger. 2005 b. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16:191-198.
- Gómez-Aparicio, L., F. Valladares, R. Zamora y J. L. Quero. 2005 c. Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography* 28:757-768.

- González-Zertuche, L. y A. Orozco-Segovia. 1996. Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. Boletín de la Sociedad Botánica de México 58:15-30.
- Greenlee, J. T. y R. M. Callaway. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in Western Montana. The American Naturalist 148:386-396.
- Grumbine, R. E. 1997. Reflections on "What is ecosystem management?" Conservation Biology 11:41-47.
- Hacker, S. D. y S. D. Gaines. 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. Ecology 78:1990-2003.
- Hanley, M. E., M. Fenner, H. Whibley y B. Darvill. 2004. Early plant growth: identifying the end point of the seedling phase. New Phytologist 163:61-66.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plant. Academic Press. Inglaterra.
- Hart, M. M., R. J. Reader y J. N. Klironomos. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. Trends in Ecology & Evolution 18:418-423.
- Hernández, J. C. 2008. Bases ecológicas del manejo sustentable de productos forestales no maderables: el caso de la palma "xate" *Chamaedorea ernesti-augustii*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Holmgren, M., M. Scheffer y M. A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. Ecology 78:1966-1974.
- Holzappel, C. y B. E. Mahall. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. Ecology 80:1747-1761.
- Horton, T. R., T. D. Bruns y V. T. Parker. 1999. Ectomycorrhizal fungi associated with *Arctostaphylos* contribute to *Pseudotsuga menziesii* establishment. Canadian Journal of Botany 77:93-102.
- Hufford, K. M. y S. J. Mazer. 2003. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. Trends in Ecology & Evolution 18:147-155.
- Hutto, R. L., J. R. McAuliffe y L. Hogan. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). The Southwestern Naturalist 31:469-476.
- Illsley, C. 2003. Manual de manejo campesino de magueyes mezcaleros silvestres. En Informe final del proyecto V028 "Conservación in situ y manejo campesino de magueyes mezcaleros" CONABIO.
- Illsley, C., E. Vega, I. Pisanty, A. Tlacotempa, P. García, P. Morales, G. Rivera, J. García, V. Jiménez, F. Castro y M. Calzada. 2007. Maguey papalote: hacia el manejo campesino sustentable de un recurso colectivo en el trópico seco de Guerrero, México. 319-338 pp. En: P. Colunga-García,

A. Larqué, L. E. Eguiarte, y D. Zizumbo-Villarreal, editores. En lo ancestral hay futuro: del tequila, los mezcales y otros agaves. Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., Mérida, México.

Jackson, M. L. 1964. Análisis químico de suelos. Omega. Barcelona, España.

Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.

Johnson, B. L. 1999. Introduction to the special feature: adaptive management - scientifically sound, socially challenged? *Conservation Ecology* 3:10. www.ecologyandsociety.org. Acceso el 11 de octubre de 2008.

Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 66:1079-1084.

Kelly, R. H. y I. C. Burke. 1997. Heterogeneity of soil organic matter following death of individual plants in shortgrass steppe. *Ecology* 78:1256-1261.

Kikvidze, Z., L. Khetsuriani, D. Kikodze y R. M. Callaway. 2006. Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus. *Journal of Vegetation Science* 17:77-82.

Kitzberger, T., D. F. Steinaker y T. T. Veblen. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81:1914-1924.

Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons. 2006. *Plant physiological ecology*. Springer, Estados Unidos de América.

Lira, R., A. Casas, R. Rosas-López, M. Paredes-Flores, E. Pérez-Negrón, S. Rangel-Landa, L. Solís, I. Torres y P. Dávila. En prensa. Traditional knowledge and useful plants richness in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Economic Botany*.

Lloret, F., J. Peñuelas y M. Estiarte. 2005. Effects of vegetation canopy and climate on seedling establishment in Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science* 16:67-76.

Lortie, C. J. y R. M. Callaway. 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 94:7-16.

MacNeish, R. S. 1992. *The origins of agriculture and settled life*. Primera edición. University of Oklahoma Press, Londres, Inglaterra.

Maestre, F. T., S. Bautista, J. Cortina y J. Bellot. 2001. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* 11:1641-1655.

Maestre, F. T., S. Bautista y J. Cortina. 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84:3186-3197.

- Maestre, F. T. y J. Cortina. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Biology Letters* 271:S331-S333.
- Maestre, F. T., F. Valladares y J. F. Reynolds. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93:748-757.
- Maestre, F. T., F. Valladares y J. F. Reynolds. 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology* 94:17-22.
- Mahall, B. E. y R. M. Callaway. 1991. Root communication among desert shrubs. *PNAS* 88:874-876.
- Maiti, R. K., E. Sánchez-Arreola, P. Wesche-Ebeling y O. E. Ramirez-Bravo. 2004. Germination and seedling development of *Agave potatorum* Zucc. *Crop Res* 27:127-130.
- Martorell, C. y E. Ezcurra. 2002. Rosette scrub occurrence and fog availability in arid mountains of Mexico. *Journal of Vegetation Science* 13:651-662.
- McAuliffe, J. R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64:319-321.
- McAuliffe, J. R. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran Desert tree, *Cercidium microphyllum*. *Ecology* 67:276-280.
- McAuliffe, J. R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *The American Naturalist* 131:459-490.
- Medina-Sánchez, J. 2003. Recursos hídricos del suelo y requerimientos para la germinación de semillas de cinco cactus columnares, con poblaciones segregadas en el Valle de Tehuacán. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Michalet, R., R. W. Brooker, L. A. Cavieres, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, F. I. Pugnaire, A. Valiente-Banuet y R. M. Callaway. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9:767-773.
- Michel, B. E. y D. Radcliffe. 1985. A computer program relating solute potential to solution composition for five solutes. *Agronomy Journal* 87:127-130.
- Miller, T. E. 1994. Direct and indirect species interactions in an early old-field plant community. *The American Naturalist* 143:1007-1025.
- Miriti, M. N. 2007. Twenty years of changes in spatial association and community structure among desert perennials. *Ecology* 88:1177-1190.
- Moles, A. T. y M. Westoby. 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *OIKOS* 106:193-199.

- Moreno-Calles, A., A. Casas, J. Blancas, I. Torres, E. Pérez-Negrón, S. Rangel-Landa, A. Valiente-Banuet, J. Caballero, O. Mañera, L. García-Barrios. En preparación. Agroforestry systems and biodiversity conservation in arid zones: the case of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico.
- Nara, K. y Hogetsu, T. 2004. Ectomycorrhizal fungi on established shrubs facilitate subsequent seedling establishment of successional plant species. *Ecology* 85: 1700-1707.
- Nobel, P. S. 1980. Morphology, Nurse Plants, and Minimum Apical Temperatures for Young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette* 141:188-191.
- Nobel, P. S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press, New York, Estados Unidos.
- Nobel, P. S. 1992. Annual variations in flowering percentage, seedling establishment, and ramet production for a desert perennial. *International Journal of Plant Sciences* 153:102-107.
- Nobel, P. S. y W. L. Berry. 1985. Element responses of Agaves. *American Journal of Botany* 72:686-694.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Desert Ecosystems*:25-47.
- Olsen, S.R. y Sommers, L.E. 1982. Phosphorus. 403-430 pp . En: Page A. L. (Editor.) *Methods of soil analysis. Parte 2.* American Society of Agronomy, Madison, Estados Unidos.
- Padilla, F. M., y F. I. Pugnaire. 2006. The role of nurse plants in restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:196-202.
- Pérez-Negrón, E. 2002. Etnobotánica y aspectos ecológicos de las plantas útiles de Santiago Quiotepec, Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, México.
- Pérez-Negrón, E. y A. Casas. 2007. Use, extraction rates and spatial availability of plant resources in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México: The case of Santiago Quiotepec, Oaxaca. *Journal of Arid Environments* 70:356-379.
- Pugnaire, F. I., P. Haase y J. Puigdefábregas. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-1426.
- Pugnaire, F. I. y M. T. Luque. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93:42-49.
- Pugnaire, F. I., C. Armas y F. Valladares. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15:85-92.
- Quintas, I. 2000. ERIC II, Documentación de la base de datos climatológica y del programa extractor. En: Instituto Mexicano de la Tecnología del Agua, Morelos, México.

- Rangel-Landa, S. y R. Lemus. 2002. Aspectos etnobotánicos y ecológicos de los recursos vegetales entre los Ixcatecos de Santa María Ixcatlán, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, México.
- Rebollo, S., D. G. Milchunas, I. Noy-Meir y P. L. Chapman. 2002. The role of a spiny plant refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. *Oikos* 98:53-64.
- Reyes-Olivas, A., E. García-Moya y L. López-Mata. 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments* 52:431-445.
- Royal-Statistical-Society. 1985. GLIM (General Linear Interactive Model) versión 3.77. Royal Statistical Society, Londres.
- Ruiz, N. d. C. 2007. Interacciones ecológicas entre cactáceas columnares y plantas perennes a lo largo de un gradiente de estrés. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Sánchez-Velásquez, L. R., S. Quintero-Gradilla, F. Aragón-Cruz y M. R. Pineda-López. 2004. Nurses for *Brosimum alicastrum* reintroduction in secondary tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 198:401-404.
- Servicio-Meteorológico-Nacional. Normales climatológicas 1971-2000: estación 21019 Caltepec, Caltepec, Puebla. <http://smn.cna.gob.mx>
- Solís, L. 2006. Etnoecología cuicateca en San Lorenzo Pápalo, Oaxaca. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.
- Sosa, V. L., y T. H. Fleming. 2002. Why are columnar cacti associated with nurse plants? 306-323 pp. En: T. H. Fleming y A. Valiente-Banuet editores. *Evolution, ecology and conservation of columnar cacti and their mutualists*. University of Arizona Press, Tucson.
- StatSoft-Inc. 2003. STATISTICA 6 (data analysis software system) versión 6. www.statsoft.com, Tulsa, Oklahoma.
- Sultan, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5:537-542.
- Suzán-Azpiri, H. y V. J. Sosa. 2006. Comparative performance of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plant species. *Journal of Arid Environments* 65:351-362.
- Tewksbury, J. J. y J. D. Lloyd. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127:425-434.
- Ticktin, T. 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology* 41:11-21.

- Tielbörger, K. y R. Kadmon. 2000. Temporal environmental variations tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81:1544-1553.
- Torres, I. 2004. Aspectos etnobotánicos y ecológicos de los recursos vegetales en la comunidad de San Luis Atolotitlán, Municipio de Caltepec, Puebla, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, México.
- Torres, I. En proceso. Dinámica poblacional de dos morfos de *Agave potatorum* Zucc. en el Valle de Tehuacán: bases para su manejo sustentable. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.
- Turner, R. M. S. M. Alcorn, G. Olin; y J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127:95-102.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn y G. Olin. 1969. Mortality of transplanted saguaro seedlings. *Ecology* 50:835-844.
- Valiente-Banuet, A. 1991. Dinámica del establecimiento de cactáceas: Patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodriza en desiertos. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevanna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Nuñez, G. Barnard y E. Vazquez. 1991a. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*: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*. *Journal of Vegetation Science*:11-14.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade is a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*: 961-970.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M. d. C. Arizmendi, J. L. Villaseñor y J. Ortega. 2000. La Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67:24-74.
- Valiente-Banuet, A. y H. Godínez-Alvarez. 2002. Population and community ecology. 91-108 pp. En: P. S. Nobel, editor. *Cacti biology and uses*. University of California Press. Estados Unidos.
- Valiente-Banuet, A., A. V. Rumebe, M. Verdu y R. M. Callaway. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *PNAS* 103:16812-16817.
- Valiente-Banuet, A. y M. Verdú. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* 10:1029-1036.

- Valiente-Banuet, A. y M. Verdú. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* 96:489-494.
- Wainwright, J., A. J. Parsons y A. D. Abrahams. 1999. Rainfall energy under creosotebush. *Journal of Arid Environments* 43:111-120.
- Walter, L. 2003. *Physiological plant ecology, ecophysiology and stress physiology of functional groups*, Cuarta edición. Springer, Alemania.
- Walkey y Black, 1934. A. Walkey y I.A. Black, An examination of the Degtjaretf method for determining soil organic matter, and a propose modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37:29-38.
- Wied, A., y C. Galen. 1998. Plant parental care: conspecific nurse effects in *Frasera speciosa* and *Cirsium scopolorum*. *Ecology* 79:1657-1668.
- Young, T. P., D. A. Petersen y J. J. Clary. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8:662-673.

VII. ANEXOS

Anexo I. Condiciones ambientales de los sitios Xochiltepec y Machiche

En ambos sitios se tomaron registros simultáneos de temperatura ambiental, temperatura del suelo a tres centímetros de profundidad y humedad relativa en tres espacios abiertos. Los registros se hicieron cada 30 minutos, durante 24 horas, en los meses de mayo y junio de 2006 con colectores de datos HOBO H8 (Onset Computer Corporation, Massachusetts, E.U.). Los datos obtenidos se promediaron y fueron analizados mediante ANOVAs de una vía. Previamente se verificó la normalidad de los datos con la prueba de Shapiro-Wilk. Para realizar estos análisis se utilizó el programa STATISTICA 6 (StatSoft Inc., 2003).

En mayo la temperatura promedio ambiental y del suelo tanto diurna como nocturna fueron significativamente más altas en el sitio Xochiltepec, mientras que la humedad relativa promedio tanto diurna como nocturna fue mayor en el sitio Machiche (Tabla I, Figura I). La temperatura disminuyó durante la noche y la humedad relativa aumentó.

En junio no se encontraron diferencias en la temperatura y la humedad relativa diurnas, pero en las nocturnas se registró mayor temperatura ambiental y menor humedad relativa en el sitio Xochiltepec (Tabla I, Figura II)

También se observó que en el sitio Machiche las condiciones ambientales son más variables debido a que se encuentran en una ladera más expuesta a los vientos, tiene una mayor exposición solar y albedo por el reflejo de la luz solar en las rocas calizas.

Tabla I. Temperaturas ambiental y de suelo y humedad relativa diurna y nocturna en los sitios Xochiltepec y Machiche en mayo y junio. Se muestran valores promedio y errores estándar.

	Xochiltepec	Machiche	F	g.l.	p
Mayo					
Temperatura ambiental diurna (°C)	33.097 ± 0.641 ^a	24.392 ± 0.480 ^b	118.003	1	<0.001
Temperatura del suelo diurna (°C)	30.976 ± 0.475 ^a	23.062 ± 0.831 ^b	68.347	1	0.001
Humedad relativa diurna (%)	37.935 ± 1.762 ^b	48.663 ± 1.714 ^a	19.037	1	0.012
Temperatura ambiental nocturna (°C)	17.689 ± 0.182 ^a	14.636 ± 0.176 ^b	145.590	1	<0.001
Temperatura del suelo nocturna (°C)	21.961 ± 0.169 ^a	16.598 ± 0.355 ^b	186.141	1	<0.001
Humedad relativa nocturna (%)	60.999 ± 0.230 ^b	73.392 ± 0.949 ^a	161.056	1	<0.001
Junio					
Temperatura ambiental diurna (°C)	28.474 ± 0.150	28.491 ± 1.408		1	0.991
Humedad relativa diurna (%)	36.065 ± 1.132	38.029 ± 0.720	2.142	1	0.217
Temperatura ambiental nocturna (°C)	14.331 ± 0.098 ^a	11.738 ± 0.144 ^b	222.612	1	<0.001
Humedad relativa nocturna (%)	75.447 ± 0.414 ^b	82.919 ± 0.490 ^a	135.823	1	<0.001

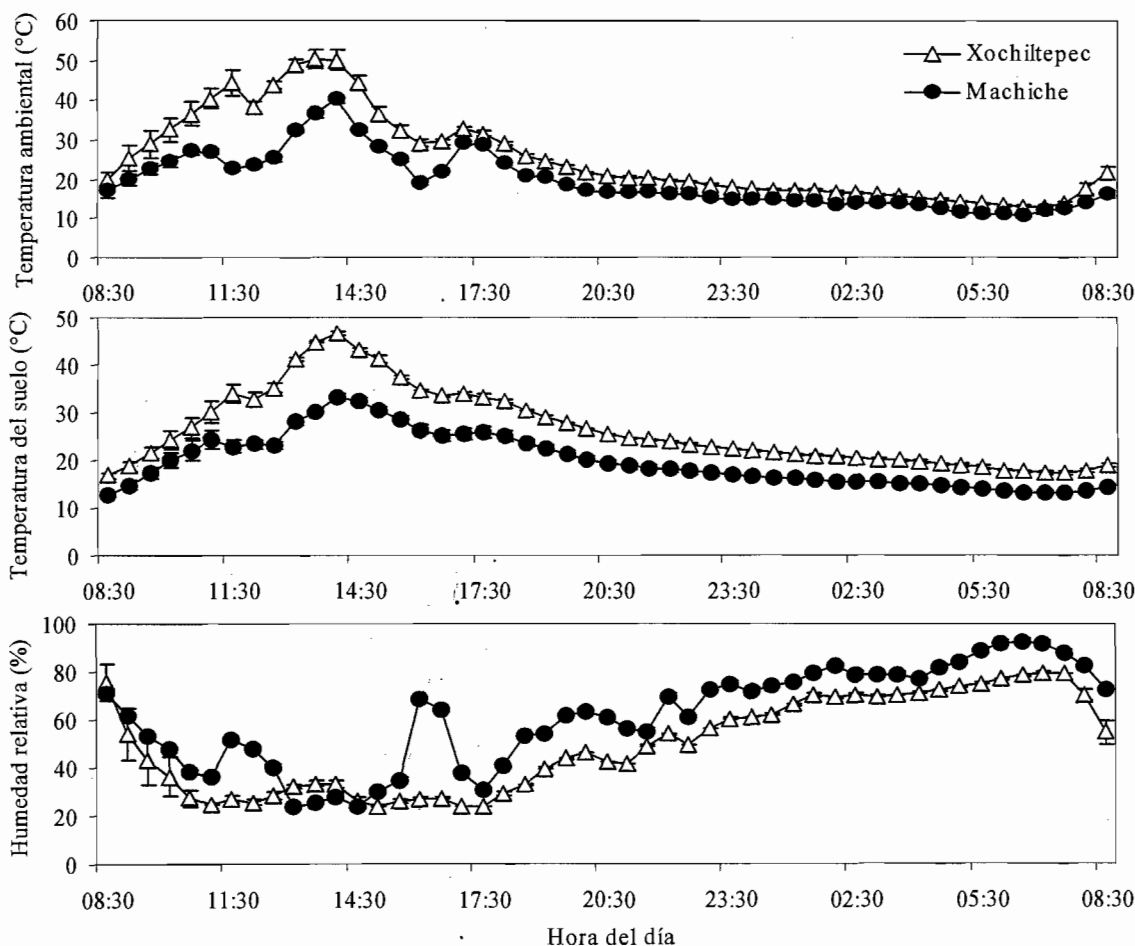


Figura I. Temperatura ambiental, temperatura del suelo y humedad relativa en el sitio de menor estrés (Xochiltepec) y el de mayor estrés (Machiche) en mayo. Se muestran datos promedio y desviación estándar.

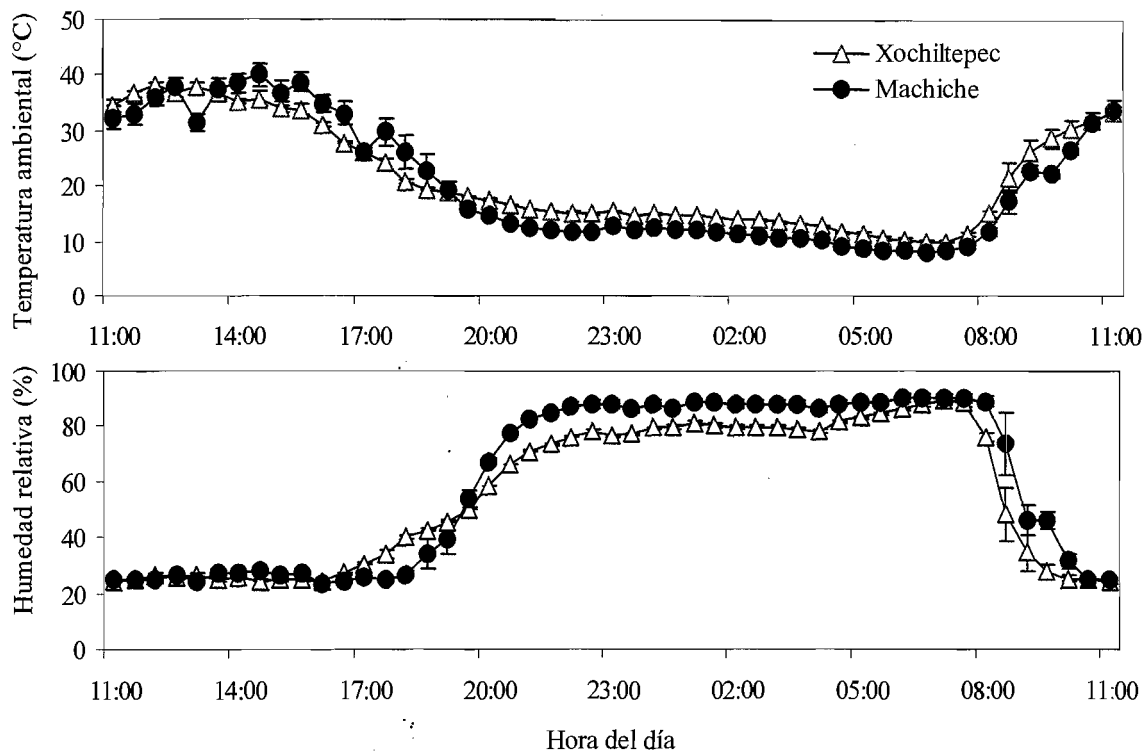


Figura II. Temperatura ambiental, temperatura del suelo y humedad relativa en el sitio de menor estrés (Xochiltepec) y el de mayor estrés (Machiche), en junio de 2006. Se muestran datos promedio y desviación estándar.

Anexo II. Vegetación de los sitios Xochiltepec y Machiche

Se realizaron muestreos de la vegetación de 50 X 50 m, uno en el sitio Xochiltepec y otro en el sitio Machiche. Se registraron las plantas perennes y se midieron dos diámetros de la copa y la altura, con estos datos se obtuvo la composición, la densidad, frecuencia, la cobertura del dosel, la altura y superficie del dosel promedio de las especies.

En el sitio Xochiltepec la asociación vegetal presente es el candelillar de *Euphorbia antisiphilitica*. La altura promedio de la vegetación es de 1.7 m y la cobertura del dosel es de 92.355% (Tabla II). En el estrato arboreo-arbustivo alto (> 1.5 m) la especie dominante es *E. antisiphilitica* y se encuentran codominando *Pterostemon rotundifolius*, *Perymenium discolor*, *Dalea* sp., *Senna galeottiana*, *Bursera* sp. y *Neopinglea viscosa*. En el estrato arbustivo medio (0.7 a 1.5 m) se encuentra dominando *Wimmeria microphylla* y se encuentran codominando *Krameria cytisoides*, *Rhus chondroloma* y *Ageratina espinosarum*. En el estrato arbustivo bajo se encuentran dominando *Hechtia* sp. y *Agave potatorum*, mientras que *Agave* sp., *Ferocactus flavovirens* y *Turnera diffusa* se encuentran codominando

En el sitio Machiche la asociación vegetal presente es un matorral de *Dasylium serratifolium* y *Gochnatia hypoleuca*, con una altura promedio de 60 cm y una cobertura del dosel del 35% (Tabla III). En el estrato arbustivo alto (> 0.8 m) se encuentra dominando *D. serratifolium*. En el estrato arbustivo medio *G. hypoleuca* es la especie dominante, mientras que *Salvia candicans*, *P. rotundifolius* y *K. cytisoides*. En el estrato arbustivo bajo la especie dominante fue una mimosácea (Mimosaceae no determinada 3), mientras que *Salvia thymoides*, una especie de compuesta (Asteraceae no determinada 4), *A. potatorum* y *Calliandropsis nervosus* se encuentran como codominantes.

Tabla II. Estructura de la vegetación del sitio Xochiltepec. Datos de nombres comunes y usos tomados de Torres (2004).

Familia	Especie	Altura (cm)	Densidad (ind/ha)	Frecuencia (%)	Superficie del dosel promedio (m ²) ± EE	Nombre común
Acanthaceae	No determinada	114.000	4	20	0.504	
Adiantaceae	No determinada	35.000 ± 5.304	24	60	0.109 ± 0.022	
Agavaceae	<i>Agave kerchovei</i>	110.000	4	20	1.649	Magüey, cacayas
Agavaceae	<i>Agave potatorum</i>		932	100		Magüey papalometl
Agavaceae	<i>Agave salmiana</i>	N.D.	84	80	0.343 ± 0.058	Magüey de puya
Agavaceae	<i>Agave</i> sp.	54.095 ± 6.851	120	100	0.593 ± 0.154	Magüey de potrero
Agavaceae	<i>Yucca periculosa</i>	197.500 ± 45.712	20	40	0.732 ± 0.134	Izote, palmito
Anacardiaceae	<i>Actinocheita potentillifolia</i>	110.000	16	60	1.685 ± 0.498	
Anacardiaceae	<i>Rhus chondroloma</i>	133.333 ± 10.006	456	100	2.492 ± 0.339	Ozomaque
Araliaceae	<i>Aralia humilis</i>	110.000	4	20	0.033	
Asteraceae	<i>Ageratina espinosarum</i>	132.465 ± 4.548	536	100	0.811 ± 0.081	
Asteraceae	<i>Ageratina hebes</i>	149.982 ± 5.612	232	60	0.825 ± 0.128	
Asteraceae	<i>Gymnosperma glutinosum</i>	100.000 ± 24.152	40	60	0.114 ± 0.035	Popote
Asteraceae	<i>Perymenium discolor</i>	155.807 ± 5.690	672	100	0.629 ± 0.046	
Asteraceae	<i>Pittocaulon praecox</i>	50.000	12	40	2.306 ± 1.291	Consuelda
Asteraceae	<i>Viguiera pinnatilobata</i>	119.846 ± 7.445	132	100	0.321 ± 0.085	Acahualillo ancho
Asteraceae	<i>Verbesina</i> sp. 1	92.000 ± 8.533	116	100	0.453 ± 0.093	
Asteraceae	<i>Verbesina</i> sp. 2	N.D.	52	60	0.526 ± 0.163	
Asteraceae	No determinada 1	153.200 ± 17.905	156	80	0.621 ± 0.158	
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i>	70.000	4	20	0.390	Chicotepe, tronadora
Bromeliaceae	<i>Hechtia</i> sp.	66.250 ± 2.722	372	100	0.829 ± 0.050	Lechuguilla
Bromeliaceae	<i>Tillandsia</i> sp.	N.D.	4	20	0.157	Soluche
Burseraceae	<i>Bursera</i> sp.	244.588 ± 18.242	208	100	4.097 ± 0.440	Copalillo
Cactaceae	<i>Ferocactus flavovirens</i>	35.571 ± 3.139	72	100	0.466 ± 0.114	Viznaga
Cactaceae	<i>Opuntia pilifera</i>	103.917 ± 102.387	28	80	3.463 ± 1.976	Nopal
Cactaceae	<i>Pachycereus marginatus</i>	94.500 ± 31.679	16	60	0.013 ± 0.006	Malinche
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia deserti</i>	126.786 ± 15.533	68	100	0.296 ± 0.142	Pata de cabra
Caesalpinaceae	<i>Senna galeottiana</i>	172.270 ± 16.314	352	100	1.811 ± 0.221	Flor de jicote
Caesalpinaceae	<i>Senna</i> sp.	140.000	4	20	0.170	

Familia	Especie	Altura (cm)	Densidad (ind/ha)	Frecuencia (%)	Superficie del dosel promedio (m ²) ± EE	Nombre común
Celastraceae	<i>Wimmeria microphylla</i>	126.414 ± 9.046	1136	100	1.210 ± 0.107	Palito blanco, palo huesito
Convolvulaceae	<i>Ipomoea arborescens</i>	189.000 ± 35.329	40	60	0.743 ± 0.193	Casahuate, cosahuate
Cupressaceae	<i>Juniperus flaccida</i>	60.000	4	20	0.157	Tlasca, enebro
Euphorbiaceae	<i>Cnidosculus tehuacanensis</i>	N.D.	4	20	0.023	Mala mujer
Euphorbiaceae	<i>Croton ciliato-glanduliferus</i>	N.D.	4	20	0.187	Soleman
Euphorbiaceae	<i>Croton rzedowskii</i>	103.500 ± 4.820	284	100	0.262 ± 0.036	Solemancillo
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia antisiphilitica</i>	157.064 ± 2.830	1176	100	1.619 ± 0.090	Candelilla
Euphorbiaceae	<i>Jatropha dioica</i>	57.286 ± 6.897	64	80	0.222 ± 0.047	Cuarta
Euphorbiaceae	No determinada	81.750 ± 4.442	28	40	0.428 ± 0.107	
Fabaceae	<i>Dalea</i> sp. 1	154.505 ± 5.120	840	100	0.344 ± 0.022	
Fabaceae	<i>Dalea</i> sp. 2	170.000	244	100	0.600 ± 0.062	
Fabaceae	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	176.217 ± 20.176	152	100	1.714 ± 0.305	Coatillo
Fabaceae	No determinada 1	118.286 ± 17.350	28	40	0.250 ± 0.052	
Flacourtiaceae	<i>Neopringlea viscosa</i>	177.011 ± 7.597	432	100	0.921 ± 0.073	
Krameriaceae	<i>Krameria cytisoides</i>	108.844 ± 4.856	652	100	1.352 ± 0.087	Hierba de borrego
Lamiaceae	<i>Salvia candicans</i>	114.000 ± 14.781	48	80	0.266 ± 0.057	
Lamiaceae	No determinada	N.D.	20	40	0.354 ± 0.122	
Malpighiaceae	<i>Galphimia glauca</i>	155.333 ± 12.719	12	20	0.175 ± 0.043	
Mimosaceae	<i>Calliandropsis nervosus</i>	N.D.	4	20	1.409	Guaje de ratón
Mimosaceae	<i>Mimosa luisana</i>	N.D.	36	40	1.941 ± 0.734	
Mimosaceae	<i>Mimosa</i> sp.	149.650 ± 8.602	276	100	1.352 ± 0.128	
Nolinaceae	<i>Dasyllirion serratifolium</i>	155.000 ± 9.566	88	100	1.488 ± 0.217	Tehuizote, machiche
Oleaceae	<i>Fraxinus purpusii</i>	200.000	8	40	0.424 ± 0.047	
Rosaceae	<i>Amelanchier denticulata</i>	133.000 ± 18.001	64	100	1.356 ± 0.395	Tlachistle
Rubiaceae	<i>Bouvardia longiflora</i>	147.667 ± 6.403	480	100	0.361 ± 0.034	Lagrimas de María
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i> sp.	172.818 ± 26.432	48	40	0.881 ± 0.399	Cilandrillo
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	158.750 ± 50.265	24	80	0.788 ± 0.520	Jarilla
Saxifragaceae	<i>Pterostemon rotundifolius</i>	172.327 ± 8.613	528	100	2.096 ± 0.191	Varejón
Scrophulariaceae	<i>Russelia coccinea</i>	118.750 ± 6.019	16	20	0.232 ± 0.058	
Turneraceae	<i>Turnera diffusa</i>	38.500 ± 8.080	120	100	0.148 ± 0.025	Tamorreal
Verbenaceae	<i>Lantana</i> sp.	98.250 ± 12.572	16	20	0.221 ± 0.033	
Verbenaceae	<i>Lippia graveolens</i>	80.000	4	20	0.131	Oregano

Familia	Especie	Altura (cm)	Densidad (ind/ha)	Frecuencia (%)	Superficie del dosel promedio (m ²) ± EE	Nombre común
Verbenaceae	<i>Lippia oaxacana</i>	N.D.	28	40	0.191 ± 0.037	Salvarreal
No determinada 1		N.D.	12	40	1.419 ± 1.009	
No determinada 2		N.D.	4	20	0.173	
No determinada 3		N.D.	4	20	0.466	
No determinada 4		N.D.	8	20	3.291 ± 2.434	
No determinada 5		N.D.	4	20	1.023	
No determinada 6		56.000 ± 9.452	12	40	0.313 ± 0.062	
No determinada 7		80.000	4	20	0.349	
No determinada 8		N.D.	24	20	0.424 ± 0.130	
No determinada 9		107.000	4	20	0.226	
No determinada 10		N.D.	4	20	0.035	
No determinada 11		N.D.	16	20	1.210 ± 0.579	
No determinada 12		45.000	4	20	0.012	
No determinada 13		N.D.	20	20	0.351 ± 0.093	
No determinada 14		N.D.	4	20	0.678	
No determinada 15		N.D.	12	20	1.734 ± 1.054	
	Arbustos muertos	N.D.	64	80	0.182 ± 0.120	

Tabla III. Estructura de la vegetación del sitio Machiche. Datos de nombres comunes y usos tomados de Torres (2004).

Familia	Especie	Altura (cm)	Densidad (ind/ha)	Frecuencia (%)	Área promedio por individuo (m ²) ± EE	Nombre común
Agavaceae	<i>Agave kerchovei</i>	35.000	52	100	0.329 ± 0.062	Agave, cacayas
Agavaceae	<i>Agave potatorum</i>		968	100		Agave, papalometl
Agavaceae	<i>Agave salmiana</i>	44.909 ± 7.524	16	40	0.119 ± 0.042	Agave de puya
Agavaceae	<i>Agave</i> sp.	74.130 ± 3.794	68	100	0.633 ± 0.243	Agave de potrero
Anacardiaceae	<i>Actinocheita potentillifolia</i>	55.000	4	20	0.039	
Anacardiaceae	<i>Pseudosmodium multifolium</i>	30.000	4	20	0.006	Tetlate
Asteraceae	<i>Ageratina hebes</i>	39.232 ± 1.525	20	20	0.269 ± 0.068	
Asteraceae	<i>Brickellia veronicifolia</i>	N.D.	20	60	0.534 ± 0.162	Estrellita, cola de borrego
Asteraceae	<i>Gochmatia hypoleuca</i>	62.979 ± 3.051	2324	100	0.582 ± 0.026	Ocotillo

Familia	Especie	Altura (cm)	Densidad (ind/ha)	Frecuencia (%)	Área promedio por individuo (m ²) ± EE	
Asteraceae	<i>Gymnosperma glutinosum</i>	48.045 ± 1.969	520	100	0.107 ± 0.013	Popote
Asteraceae	<i>Perymenium discolor</i>	78.123 ± 3.520	328	100	0.241 ± 0.023	
Asteraceae	<i>Pittocaulon praecox</i>	35.000	4	20	0.004	Consuelda
Asteraceae	<i>Verbesina</i> sp. 1	63.500 ± 7.399	348	100	0.239 ± 0.024	
Asteraceae	<i>Verbesina</i> sp. 2	N.D.	120	100	0.183 ± 0.030	Totopoca
Asteraceae	<i>Viguiera pinnatilobata</i>	86.000 ± 6.472	80	60	0.275 ± 0.054	Acahualillo ancho
Asteraceae	<i>Zexmenia pringlei</i>	N.D.	40	60	0.061 ± 0.011	
Asteraceae	No determinada 2	70.214 ± 4.757	92	60	0.161 ± 0.058	
Asteraceae	No determinada 3	N.D.	60	20	0.313 ± 0.075	
Asteraceae	No determinada 4	32.000 ± 1.209	568	100	0.152 ± 0.021	
Asteraceae	No determinada 5	86.250 ± 8.985	16	20	0.507 ± 0.137	
Asteraceae	No determinada 6	92.565 ± 6.137	92	60	0.309 ± 0.048	
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i>	N.D.	4	20	0.075	Chicopete, tronadora
Bromeliaceae	<i>Hechtia</i> sp.	41.500 ± 3.345	176	100	0.317 ± 0.048	Lechuguilla
Cactaceae	<i>Mammillaria sphaelata</i>	15.000	12	40	0.079 ± 0.039	Viznaga
Cactaceae	<i>Opuntia pilifera</i>	42.750 ± 13.200	24	80	0.368 ± 0.189	Nopal
Caesalpinaceae	<i>Senna</i> sp.	N.D.	40	40	0.541 ± 0.085	
Ephedraceae	<i>Ephedra compacta</i>	N.D.	24	60	0.286 ± 0.058	
Euforbiaceae	No determinada	50.000	4	20	0.275	
Fabaceae	<i>Dalea</i> sp. 1	30.000	56	80	0.142 ± 0.039	
Fabaceae	<i>Dalea</i> sp. 2	N.D.	16	40	0.206 ± 0.082	
Fabaceae	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	N.D.	8	40	0.728 ± 0.222	Coatillo
Fabaceae	No determinada 1	N.D.	100	80	0.054 ± 0.008	
Fabaceae	No determinada 2	41.000 ± 5.525	60	60	0.086 ± 0.017	
Fabaceae	No determinada 3	77.333 ± 14.483	36	40	0.107 ± 0.032	
Flacourtiaceae	<i>Neopringlea viscosa</i>	N.D.	12	40	0.683 ± 0.212	
Krameriaceae	<i>Krameria cytisoides</i>	61.250 ± 7.233	188	100	0.898 ± 0.182	Hierba de borrego
Lamiaceae	<i>Salvia candicans</i>	65.546 ± 2.536	1148	100	0.156 ± 0.012	
Lamiaceae	<i>Salvia thymoides</i>	27.477 ± 1.053	636	100	0.166 ± 0.013	Herba de gorrión
Malpighiaceae	<i>Galpimia glauca</i>	74.125 ± 7.807	56	100	0.232 ± 0.059	
Mimosaceae	<i>Calliandropsis nervosus</i>	35.000	1300	100	0.224 ± 0.012	Guaje de ratón
Mimosaceae	<i>Mimosa</i> sp.	132.500 ± 62.500	12	60	0.505 ± 0.146	
Mimosaceae	No determinada 1	20.000	4	20	0.251	

Familia	Especie	Altura (cm)	Densidad (ind/ha)	Frecuencia (%)	Área promedio por individuo (m ²) ± EE	
Mimosaceae	No determinada 2	36.477 ± 2.058	8	20	0.900 ± 0.765	
Mimosaceae	No determinada 3	24.476 ± 2.144	456	100	0.349 ± 0.037	
Nolinaceae	<i>Dasylium serratifolium</i>	91.548 ± 7.167	432	100	0.695 ± 0.045	Tehuizote, Machiche
Rosaceae	<i>Amelanchier denticulata</i>	N.D.	968	100	0.425 ± 0.043	Tlachistle
Rosaceae	<i>Xerospirea hartwegiana</i>	34.000 ± 3.698	96	100	0.456 ± 0.154	
Rubiaceae	<i>Bouvardia longiflora</i>	75.000	308	100	0.118 ± 0.016	Lagrimas de María
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	75.000 ± 45.000	12	40	0.295 ± 0.207	Jarilla
Saxifragaceae	<i>Pterostemon rotundifolius</i>	73.727 ± 5.349	288	100	0.769 ± 0.087	Varejón
Scrophulariaceae	<i>Penstemon campanulatus</i>	75.250 ± 10.265	248	100	0.287 ± 0.044	Romero
Simaroubaceae	<i>Castela tortuosa</i>	25.182 ± 3.709	88	100	0.621 ± 0.111	
No determinada 16		N.D.	4	20	0.905	
No determinada 17		N.D.	4	20	0.064	
No determinada 18		N.D.	4	20	0.308	
No determinada 19		50.000	4	20	0.251	
No determinada 20		N.D.	4	20	0.119	
No determinada 21		N.D.	8	20	0.476 ± 0.274	
No determinada 22		N.D.	108	100	0.865 ± 0.169	
	Arbusto muerto	47.739 ± 5.068	36	60	0.103 ± 0.029	

Anexo III. Precipitación en San Luis Atolotitlán

Se midió la precipitación en el poblado de San Luis Atolotitlán (14Q 665154, UTM 2011885 y 1980 m.s.n.m.) del 18 julio de 2005 al 30 de abril de 2006. Los datos se tomaron diariamente a las 08:00 hrs. con un pluviómetro Taylor de 120 mm de capacidad (Chicago, Illinois, USA).

En total se monitorearon 287 días con 22 días lluviosos y una precipitación total de 260 mm (Tabla IV), en cinco pulsos de precipitación de aproximadamente siete días de duración (Figura III).

Tabla IV. Precipitación en el poblado de San Luis Atolotitlán de julio de 2005 a abril de 2006.

	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero	Marzo	Abril
Precipitación total (mm)	75	91	20	74	0	0	0	0	0	0
Días con rocío	1	8	11	4	6	1	1	1	9	7

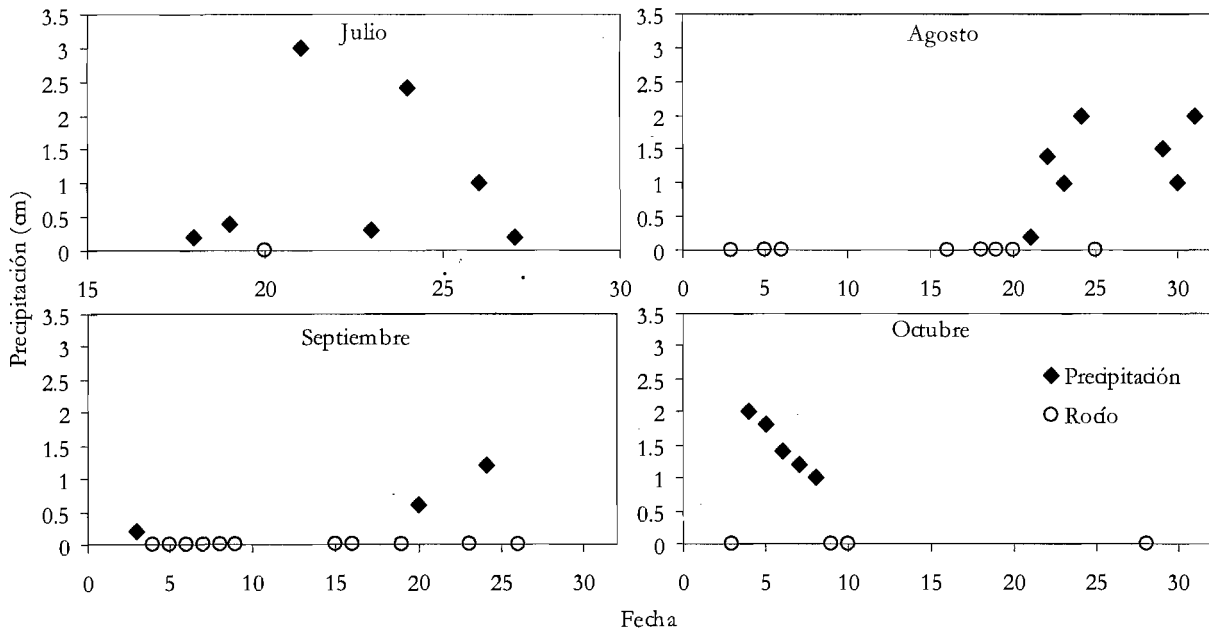


Figura III. Precipitación diaria y rocío de julio a octubre de 2005, en el poblado de San Luis Atolotitlán.

Anexo IV. Individuos de *Agave potatorum* observados y esperados por categorías y asociación en los sitios Xochiltepec y Machiche.

Sitio Xochiltepec

Familia	Especie	% de superficie	Categoría de plántulas y juveniles			Categoría de adultos		
			Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado	Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado
Acanthaceae	No determinada	0.015	0	0.021	-0.143	0	0.014	
Adiantaceae	No determinada	0.020	0	0.027	-0.163	0	0.018	
Agavaceae	<i>Agave kerchovei</i>	0.050	0	0.067	-0.259	0	0.046	
Agavaceae	<i>Agave salmiana</i>	0.219	0	0.294	-0.542	0	0.202	
Agavaceae	<i>Agave</i> sp.	0.542	0	0.727	-0.852	0	0.499	
Agavaceae	<i>Yucca periculosa</i>	0.112	0	0.149	-0.387	0	0.103	
Anacardiaceae	<i>Actinocheita potentillifolia</i>	0.205	0	0.275	-0.525	0	0.189	
Anacardiaceae	<i>Rhus chondroloma</i>	8.653	7	11.596	-1.350	8	7.961	
Araliaceae	<i>Aralia humilis</i>	0.001	0	0.001	-0.037	0	0.001	
Asteraceae	<i>Ageratina espinosarum</i>	3.310	4	4.435	-0.207	1	3.045	
Asteraceae	<i>Ageratina hebes</i>	1.458	2	1.954	0.033	0	1.342	
Asteraceae	<i>Gymnosperma glutinosum</i>	0.035	0	0.047	-0.216	0	0.032	
Asteraceae	<i>Perymenium discolor</i>	3.218	5	4.312	0.331	5	2.961	
Asteraceae	<i>Pittocaulon praecox</i>	0.211	0	0.282	-0.531	0	0.194	
Asteraceae	<i>Verbesina</i> sp. 1	0.400	0	0.536	-0.732	0	0.368	
Asteraceae	<i>Verbesina</i> sp. 2	0.208	0	0.279	-0.528	0	0.192	
Asteraceae	<i>Viguiera pinnatilobata</i>	0.323	0	0.432	-0.658	0	0.297	
Asteraceae	No determinada 1	0.738	1	0.989	0.011	0	0.679	
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i>	0.012	0	0.016	-0.126	0	0.011	
Bromeliaceae	<i>Hechtia</i> sp.	2.349	3	3.147	-0.083	2	2.161	
Bromeliaceae	<i>Tillandsia</i> sp.	0.005	0	0.006	-0.080	0	0.004	
Burseraceae	<i>Bursera</i> sp.	6.490	6	8.696	-0.914	3	5.971	
Cactaceae	<i>Ferocactus flavovirens</i>	0.256	0	0.343	-0.585	0	0.235	
Cactaceae	<i>Opuntia pilifera</i>	0.738	0	0.990	-0.995	0	0.679	
Cactaceae	<i>Pachycereus marginatus</i>	0.002	0	0.002	-0.046	0	0.001	
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia deserti</i>	0.154	0	0.206	-0.454	0	0.141	
Caesalpinaceae	<i>Senna galeottiana</i>	4.854	5	6.504	-0.590	5	4.466	

Familia	Especie	% de superficie	Categoría de plántulas y juveniles			Categoría de adultos		
			Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado	Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado
Caesalpinaceae	<i>Senna</i> sp.	0.005	0	0.007	-0.083	0	0.005	
Celastraceae	<i>Wimmeria pubescens</i>	10.472	13	14.033	-0.276	15	9.635	
Convolvulaceae	<i>Ipomoea arborescens</i>	0.226	0	0.303	-0.551	0	0.208	
Cupressaceae	<i>Juniperus flaccida</i>	0.005	0	0.006	-0.080	0	0.004	
Euphorbiaceae	<i>Cnidosculus tehuacanensis</i>	0.001	0	0.001	-0.031	0	0.001	
Euphorbiaceae	<i>Croton ciliato-glanduliferus</i>	0.006	0	0.008	-0.087	0	0.005	
Euphorbiaceae	<i>Croton rzedowskii</i>	0.566	0	0.758	-0.871	0	0.520	
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia antisiphilitica</i>	14.504	41	19.436	4.891	17	13.344	
Euphorbiaceae	<i>Jatropha dioica</i>	0.108	0	0.145	-0.381	0	0.099	
Euphorbiaceae	<i>No determinada</i>	0.091	0	0.122	-0.350	0	0.084	
Fabaceae	<i>Dalea</i> sp. 1	2.201	2	2.949	-0.553	1	2.025	
Fabaceae	<i>Dalea</i> sp. 2	1.114	2	1.493	0.415	0	1.025	
Fabaceae	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	1.984	2	2.658	-0.404	1	1.825	
Fabaceae	<i>No determinada</i> 1	0.053	0	0.071	-0.267	1	0.049	
Flacourtiaceae	<i>Neoprintlea viscosa</i>	3.032	1	4.063	-1.520	2	2.789	
Krameriaceae	<i>Krameria cytisoides</i>	6.715	1	8.998	-2.666	1	6.178	
Lamiaceae	<i>Salvia candicans</i>	0.097	0	0.131	-0.361	0	0.090	
Lamiaceae	<i>No determinada</i>	0.054	0	0.072	-0.269	0	0.050	
Malpighiaceae	<i>Galpimia glauca</i>	0.016	0	0.021	-0.146	0	0.015	
Mimosaceae	<i>Calliandropsis nervosus</i>	0.043	0	0.058	-0.240	0	0.039	
Mimosaceae	<i>Mimosa luisana</i>	0.532	0	0.713	-0.844	2	0.490	
Mimosaceae	<i>Mimosa</i> sp.	2.843	8	3.810	2.147	1	2.616	
Nolinaceae	<i>Dasyllirion serratifolium</i>	0.997	3	1.336	1.439	2	0.918	
Oleaceae	<i>Fraxinus purpusii</i>	0.026	0	0.035	-0.186	0	0.024	
Rosaceae	<i>Amelanchier denticulata</i>	0.661	0	0.886	-0.941	1	0.608	
Rubiaceae	<i>Bouvardia longiflora</i>	1.319	2	1.767	0.175	3	1.213	
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i> sp.	0.322	0	0.431	-0.657	0	0.296	
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	0.144	0	0.193	-0.439	0	0.133	
Saxifragaceae	<i>Pterostemon rotundifolius</i>	8.430	14	11.296	0.805	11	7.755	
Scrophulariaceae	<i>Russelia coccinea</i>	0.028	0	0.038	-0.194	0	0.026	
Turneraceae	<i>Turnera diffusa</i>	0.135	0	0.181	-0.425	0	0.124	
Verbenaceae	<i>Lantana</i> sp.	0.027	0	0.036	-0.190	0	0.025	
Verbenaceae	<i>Lippia graveolens</i>	0.004	0	0.005	-0.073	0	0.004	

Familia	Especie	% de superficie	Categoría de plántulas y juveniles			Categoría de adultos		
			Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado	Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado
Verbenaceae	<i>Lippia oaxacana</i>	0.041	0	0.055	-0.233	0	0.037	
No determinada 1		0.130	0	0.174	-0.417	0	0.119	
No determinada 2		0.005	0	0.007	-0.084	0	0.005	
No determinada 3		0.014	0	0.019	-0.138	0	0.013	
No determinada 4		0.201	0	0.269	-0.518	0	0.184	
No determinada 5		0.031	0	0.042	-0.204	0	0.029	
No determinada 6		0.029	0	0.038	-0.196	0	0.026	
No determinada 7		0.011	0	0.014	-0.119	0	0.010	
No determinada 8		0.078	0	0.104	-0.322	0	0.071	
No determinada 9		0.007	0	0.009	-0.096	0	0.006	
No determinada 10		0.001	0	0.001	-0.038	0	0.001	
No determinada 11		0.148	0	0.198	-0.445	0	0.136	
No determinada 12		0.000	0	0.000	-0.022	0	0.000	
No determinada 13		0.053	0	0.072	-0.267	0	0.049	
No determinada 14		0.021	0	0.028	-0.166	0	0.019	
No determinada 15		0.159	0	0.212	-0.461	0	0.146	
	Arbustos muertos	0.089	5	0.119	14.150	8	0.082	
	Sitio abierto	7.645	7	10.244	-1.014	2	7.033	
Total		2,500 m ²	134	134		92	92	

Sitio Machiche

Familia	Especie	% de superficie	Categoría de plántulas y juveniles			Categoría de adultos		
			Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado	Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado
Agavaceae	<i>Agave kerchovei</i>	0.159	0	0.180	-0.424	0	0.193	-0.439
Agavaceae	<i>Agave salmiana</i>	0.018	0	0.020	-0.142	0	0.021	-0.146
Agavaceae	<i>Agave</i> sp.	0.401	0	0.453	-0.673	0	0.485	-0.696
Anacardiaceae	<i>Actinocbeita potentillifolia</i>	0.001	0	0.002	-0.041	0	0.002	-0.042
Anacardiaceae	<i>Pseudosmodingium multifolium</i>	0.000	0	0.000	-0.015	0	0.000	-0.016
Asteraceae	<i>Ageratina espinosarum</i>	0.929	3	1.049	1.904	2	1.124	0.827

Familia	Especie	% de superficie	Categoría de plántulas y juveniles			Categoría de adultos		
			Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado	Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado
Asteraceae	<i>Ageratina hebes</i>	0.050	0	0.057	-0.238	0	0.061	-0.246
Asteraceae	<i>Brickellia veronicifolia</i>	0.099	0	0.112	-0.335	0	0.120	-0.347
Asteraceae	<i>Gochmatia hypoleuca</i>	12.592	32	14.229	4.711	48	15.236	8.394
Asteraceae	<i>Gymnosperma glutinosum</i>	0.516	1	0.584	0.545	1	0.625	0.474
Asteraceae	<i>Perymenium discolor</i>	0.735	2	0.830	1.283	5	0.889	4.359
Asteraceae	<i>Pittocaulon praecox</i>	0.000	0	0.000	-0.013	0	0.000	-0.013
Asteraceae	<i>Verbesina</i> sp. 1	0.773	0	0.874	-0.935	0	0.936	-0.967
Asteraceae	<i>Verbesina</i> sp. 2	0.205	0	0.231	-0.481	0	0.247	-0.497
Asteraceae	<i>Viguiera pinnatilobata</i>	0.205	0	0.232	-0.482	0	0.248	-0.498
Asteraceae	<i>Zexmenia pringlei</i>	0.023	0	0.026	-0.161	0	0.028	-0.166
Asteraceae	No determinada 2	0.138	0	0.156	-0.395	2	0.167	4.489
Asteraceae	No determinada 3	0.175	0	0.198	-0.445	0	0.212	-0.460
Asteraceae	No determinada 4	0.805	8	0.910	7.432	3	0.975	2.052
Asteraceae	No determinada 5	0.075	0	0.085	-0.292	0	0.091	-0.302
Asteraceae	No determinada 6	0.265	1	0.299	1.281	0	0.320	-0.566
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i>	0.003	0	0.003	-0.056	0	0.003	-0.058
Bromeliaceae	<i>Hechtia</i> sp.	0.519	0	0.587	-0.766	1	0.628	0.469
Cactaceae	<i>Mammillaria sphaelata</i>	0.009	0	0.010	-0.100	0	0.011	-0.103
Cactaceae	<i>Opuntia pilifera</i>	0.082	0	0.093	-0.305	0	0.099	-0.315
Caesalpinaceae	<i>Senna</i> sp.	0.201	0	0.228	-0.477	0	0.244	-0.494
Ephedraceae	<i>Ephedra compacta</i>	0.064	0	0.072	-0.269	0	0.077	-0.278
Euforbiaceae	No determinada	0.010	0	0.012	-0.108	0	0.012	-0.111
Fabaceae	<i>Dalea</i> sp. 1	0.074	8	0.084	27.362	0	0.090	-0.299
Fabaceae	<i>Dalea</i> sp. 2	0.031	1	0.035	5.181	0	0.037	-0.193
Fabaceae	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	0.054	0	0.061	-0.248	0	0.066	-0.256
Fabaceae	No determinada 1	0.051	0	0.057	-0.239	0	0.061	-0.248
Fabaceae	No determinada 2	0.048	0	0.055	-0.234	0	0.058	-0.242
Fabaceae	No determinada 3	0.036	0	0.041	-0.201	0	0.043	-0.208
Flacourtiaceae	<i>Neopringlea viscosa</i>	0.076	1	0.086	3.111	0	0.092	-0.304
Krameriaceae	<i>Krameria cytisoides</i>	1.572	0	1.776	-1.333	2	1.902	0.071
Lamiaceae	<i>Salvia candicans</i>	1.662	2	1.879	0.089	1	2.012	-0.713
Lamiaceae	<i>Salvia thymoides</i>	0.983	2	1.111	0.843	1	1.190	-0.174
Malpighiaceae	<i>Galpimia glauva</i>	0.121	0	0.137	-0.370	0	0.147	-0.383

Familia	Especie	% de superficie	Categoría de plántulas y juveniles			Categoría de adultos		
			Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado	Agaves observados	Agaves esperados	Residual estandarizado
Mimosaceae	<i>Calliandropsis nervosus</i>	2.713	2	3.066	-0.609	11	3.283	4.259
Mimosaceae	<i>Mimosa</i> sp.	0.056	0	0.064	-0.252	0	0.068	-0.261
Mimosaceae	No determinada 1	0.009	0	0.011	-0.103	0	0.011	-0.106
Mimosaceae	No determinada 2	0.067	9	0.076	-0.275	0	0.081	-0.285
Mimosaceae	No determinada 3	1.484	0	1.677	-1.295	5	1.796	2.391
Nolinaceae	<i>Dasyllirion serratifolium</i>	2.796	6	3.160	1.598	5	3.383	0.879
Rosaceae	<i>Amelanchier denticulata</i>	3.828	1	4.326	-1.599	6	4.632	0.636
Rosaceae	<i>Xerospirea hartwegiana</i>	0.408	0	0.461	-0.679	0	0.493	-0.702
Rubiaceae	<i>Bouvardia longiflora</i>	0.337	2	0.381	2.624	2	0.408	2.493
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	0.033	0	0.037	-0.193	0	0.040	-0.200
Saxifragaceae	<i>Pterostemon rotundifolius</i>	2.063	12	2.331	6.333	2	2.496	-0.314
Scrophulariaceae	<i>Penstemon campanulatus</i>	0.662	1	0.748	0.291	1	0.801	0.222
Simaroubaceae	<i>Castela tortuosa</i>	0.509	0	0.575	-0.759	0	0.616	-0.785
No determinada 16		0.034	0	0.038	-0.195	0	0.041	-0.202
No determinada 17		0.002	0	0.003	-0.052	0	0.003	-0.054
No determinada 18		0.011	0	0.013	-0.114	0	0.014	-0.118
No determinada 19		0.009	0	0.011	-0.103	0	0.011	-0.106
No determinada 20		0.004	0	0.005	-0.071	0	0.005	-0.073
No determinada 21		0.035	0	0.040	-0.200	0	0.043	-0.207
No determinada 22		0.870	0	0.983	-0.991	0	1.052	-1.026
Arbusto muerto		0.035	3	0.039	14.969	2	0.042	9.567
Sitio abierto		60.270	25	68.105	-5.223	21	72.926	-6.081
Total		2500 m ²	113	113		121	121	

Anexo V. Germinación y crecimiento de plántulas *Agave potatorum* en campo de julio de 2005 a septiembre de 2006 en el Valle de Tehuacán



1) Mes de julio a 9 días de la siembra, 2) agosto a 34 días, 3) septiembre a 63 días, 4) octubre a 99 días, 5) noviembre a 128 días, 6) diciembre a 146 días, 7) enero a 186 días, 8) marzo a 230 días, 9) abril a 259 días, 10) mayo a 287 días, 11) junio a 337 días, 12) septiembre a 411 días.

Anexo VI. Germinación de semillas del sitio La cumbre

El sitio la Cumbre se encuentra en una zona localizada a 14Q672500 y UTM201300, entre 2100 y 2200 m.s.n.m., donde la vegetación presente es el mexical, con una altura aproximada de dos metros. Este sitio esta ubicado aproximadamente a seis kilómetros de los sitios Xochiltepec y Machiche. Los individuos de *Agave potatorum* en este sitio no fueron caracterizados, pero son parecidos al morfo “vigoroso”.

Las semillas de La Cumbre presentaron significativamente los porcentajes más altos de germinación en condiciones de humedad óptimas y estrés hídrico leve (-0.3 MPa), así como a 30°C con fotoperiodo neutro y 25°C en oscuridad total (Tabla V), y la mayor velocidad de germinación en estrés hídrico leve (-0.3 MPa) y a 25 y 30°C con fotoperiodo neutro (Tabla VI).

Tabla V. Porcentaje de germinación final de semillas de La Cumbre, Machiche (morfo “pequeño”) y Xochiltepec (morfo “vigoroso”). Se presentan valores promedio y errores estándar, letras diferentes indican diferencias significativas a $\alpha \leq 0.05$.

Tratamiento	Sitio de origen de las semillas	Germinación final (%)	F	g.l.	p
0.0 MPa	La Cumbre	95.600 ± 0.980 ^a	19.735	2, 12	< 0.001
	Machiche	90.400 ± 1.166 ^b			
	Xochiltepec	82.800 ± 2.059 ^c			
-0.3 MPa	La Cumbre	93.20 ± 1.855 ^a	8.417	2, 12	0.005
	Machiche	86.40 ± 2.786 ^{ab}			
	Xochiltepec	80.00 ± 2.000 ^c			
-0.6 Mpa	La Cumbre	53.600 ± 9.928	0.050	2, 12	0.951
	Machiche	58.800 ± 9.625			
	Xochiltepec	56.000 ± 13.46			
-0.9 Mpa	La Cumbre	10.400 ± 4.490	0.702	2, 12	0.515
	Machiche	5.200 ± 2.577			
	Xochiltepec	7.600 ± 6.145			
25 °C 12/12	La Cumbre	96.000 ± 1.414 ^a	10.305	2, 12	0.002
	Machiche	92.800 ± 1.356 ^a			
	Xochiltepec	82.800 ± 2.728 ^b			
30°C 12/12	La Cumbre	96.400 ± 0.400 ^a	33.059	2, 12	0.000
	Machiche	85.200 ± 1.855 ^b			
	Xochiltepec	77.2 ± 3.072 ^c			
25 °C oscuridad	La Cumbre	97.600 ± 1.166 ^a	10.864	2, 12	0.002
	Machiche	85.200 ± 3.499 ^b			
	Xochiltepec	83.600 ± 2.926 ^b			
30°C oscuridad	La Cumbre	89.200 ± 1.855	2.636	2, 12	0.112
	Machiche	90.800 ± 1.625			
	Xochiltepec	81.600 ± 4.261			

Tabla VI. Velocidad de germinación de semillas de La Cumbre, Machiche (morfo “pequeño”) y Xochiltepec (morfo “vigoroso”). Se presentan valores promedio del coeficiente de velocidad de Kotowski y errores estándar, letras diferentes indican diferencias significativas a $\alpha = 0.05$.

Tratamiento	Población	Coefficiente de velocidad	F	g.l.	p
0.0 MPa	La Cumbre	8.557 \pm 0.028 ^a	14.657	2, 12	0.001
	Machiche	8.347 \pm 0.041 ^b			
	Xochiltepec	8.507 \pm 0.007 ^a			
-0.3 MPa	La Cumbre	8.182 \pm 0.052 ^a	10.022	2, 12	0.003
	Machiche	7.942 \pm 0.037 ^b			
	Xochiltepec	8.008 \pm 0.022 ^b			
-0.6 Mpa	La Cumbre	7.519 \pm 0.054 ^a	6.131	2, 12	0.015
	Machiche	7.369 \pm 0.042 ^{ab}			
	Xochiltepec	7.302 \pm 0.038 ^b			
-0.9 Mpa	La Cumbre	7.172 \pm 0.123	1.604	2, 12	0.241
	Machiche	4.136 \pm 1.691			
	Xochiltepec	4.141 \pm 1.692			
25°C	La Cumbre	11.067 \pm 0.023 ^a	12.228	2, 12	0.001
	Machiche	10.729 \pm 0.062 ^b			
	Xochiltepec	10.849 \pm 0.053 ^b			
30°C	La Cumbre	1.381 \pm 0.012 ^a	21.098	2, 12	0.000
	Machiche	1.179 \pm 0.026 ^b			
	Xochiltepec	1.077 \pm 0.037 ^b			

Las semillas fueron colectas en marzo de 2005 y los métodos seguidos para la realización de los experimentos y análisis de los datos, fueron los mismos que los descritos en el apartado 3a de materiales y métodos.