



00376 A
2ej

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DEMOGRAFIA COMPARATIVA DE *Pachycerosus
pringlei* EN DOS UNIDADES GEOMORFICAS
CONTRASTANTES DEL PAISAJE EN
BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS EN ECOLOGIA
Y CIENCIAS AMBIENTALES

P R E S E N T A :
CARLOS RUBEN SILVA PEREYRA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

INDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCION.....	2
Procesos históricos.....	2
Hipótesis.....	5
Demografía.....	6
Biología de columnares.....	7
Objetivos.....	12
METODOLOGIA.....	13
Area de estudio.....	13
Dinámica poblacional.....	17
Diseño experimental del establecimiento.....	20
Experimento de adición de agua.....	22
Pruebas de infiltración.....	23
RESULTADOS.....	24
Crecimiento.....	24
Fecundidad.....	25
Establecimientos.....	27
Modelo matricial (tasa de crecimiento y estructura de tamaños).....	29,30
Análisis de sensibilidad y elasticidad.....	32
Experimento de adición.....	33
Pruebas de infiltración.....	34
DISCUSION.....	35
REFERENCIAS.....	44

AGRADECIMIENTOS.

• Mi más profundo agradecimiento al Dr. Alfonso Valiente Banuet por su gran apoyo, dirección, enseñanza y sincera amistad durante la realización de este trabajo.

A mis sinodales, Dra. Alma Orozco segovia, Dr. Juan Nuñez Farfán, Dr. Francisco Molina Freaner, Dr. Miguel Verdú del Campo, Dr. Lauro López Mata y el Dr. José Ortega por sus valiosas sugerencias y comentarios, así como por el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo.

Especialmente quiero agradecer al M. en C. Leopoldo Valiente Banuet por su asesoría en el cálculo de los intervalos de confianza de las tasas intrínsecas de crecimiento correspondientes a las matrices de transición, sin lo cual el trabajo estaría incompleto. De manera especial también agradezco a mis compañeros, alumnos del doctorado del Centro de ecología Héctor Godínez y Ariel Alcántara por su ayuda en la recolección de datos y trabajo de campo, del mismo modo al M. en C. Alberto Rojas.

A la Dra. Christina Siebe por sus valiosos comentarios sobre los aspectos edafológicos de la tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la oficina de becas de la Facultad de Ciencias por el financiamiento otorgado (Beca) gracias al cual se llevó a feliz término la presente investigación.

A mis compañeros y amigos, que de alguna u otra forma siempre estuvieron allí durante el desarrollo de este trabajo y por su espontánea colaboración: Oscar, Noé, Alberto, Ariel, Héctor, Polo G., Polo V., Ernesto, Coro, Olga, Verónica, Francisco y Soriano.

.....y a Mariana con todo mi amor.

RESUMEN

El presente trabajo tiene como finalidad comparar demográficamente las subpoblaciones del cardón, *Pachycereus pringlei* en dos unidades geomórficas contrastantes que difieren en edad de formación dentro de una pendiente de piedemonte en Punta Arena de la Ventana, Baja California Sur, México. Estas unidades aluviales se encuentran contiguas y comparten el mismo material parental, que es granito, el mismo tipo de vegetación, el clima, la misma posición altitudinal y la pendiente con respecto a la fuente de aluvión, por lo que su única diferencia está dada por los tiempos en que se depositó el material aluvial.

En la superficie reciente *P. pringlei* es dominante, en tanto que en la superficie antigua tiene bajas densidades y no hay evidencias de establecimientos recientes. La hipótesis central del trabajo se basa en el hecho de que el estado actual de la subpoblación en la unidad aluvial antigua se encuentra en extinción local dentro de un contexto sucesional, como producto de cambios en las propiedades de los suelos cuando se pasa de suelos jóvenes a viejos.

Por lo tanto, el objetivo central del trabajo, es demostrar que la subpoblación en la superficie aluvial más antigua representa el remanente de lo que fue una subpoblación más densa en el pasado y que en la actualidad se encuentra en extinción. Asimismo, se esclarecen los mecanismos responsables de la extinción local.

Para esto, se analizaron las diferentes etapas del ciclo de vida como la fecundidad, crecimiento, mortalidad y establecimiento para las diferentes categorías de tamaño en las que se dividió a las subpoblaciones y toda esa información fue empleada para construir un modelo de poblaciones estructuradas de Lefkovich. Asimismo se realizaron las determinaciones de las probabilidades de paso de semilla a plántula de manera experimental, en donde se evaluó el efecto de las interacciones bióticas tales como la asociación planta-nodriza y la depredación postdispersión. Todos los parámetros poblacionales reafirman un decremento en la superficie antigua de 5 % anual y un incremento en la unidad reciente de 7% anual. La fecundidad y el crecimiento son menores en la unidad antigua, y la estructura estable difiere significativamente de la observada en la unidad antigua.

A su vez, se llevó a cabo un experimento de adición para analizar las causas de la falta de establecimientos bajo condiciones de campo, para lo cuál se adicionó agua a semillas colocadas en unidades experimentales en ambas superficies aluviales. Los resultados indican que la subpoblación reciente presenta significativamente más plantas germinadas y establecimientos que la superficie antigua.

INTRODUCCION:

Procesos históricos.

La vegetación que domina los diferentes escenarios de las zonas áridas, a menudo está constituida por especies cuya longevidad se mide en el orden de varios cientos, a miles de años (Vasek, 1980; McAuliffe, 1991; Valiente-Banuet, *et al.*, 1995). En estos periodos de tiempo, las propiedades de los suelos en donde se encuentran estas poblaciones, llegan a mostrar cambios en sus propiedades físicas y químicas haciéndolos completamente diferentes de cuando fueron colonizados por los primeros individuos. Así una vez que los procesos que dieron origen a las diferentes unidades del paisaje han llegado a un estado estable y la pedogénesis ha modificado los suelos, las especies pueden empezar a experimentar restricciones para el establecimiento de nuevos individuos y desencadenarse entonces un proceso de disminución en las tasas de crecimiento poblacional, llevándolas eventualmente a la extinción (McAuliffe, 1991). De esta manera, la vegetación de las zonas áridas puede ser conceptualizada como constituida por especies cuyas poblaciones se encuentran inmersas en un proceso de reemplazo direccional durante largos periodos de tiempo, en donde el fenómeno de extinción local es común (McAuliffe, 1994; Valiente-Banuet, *et al.* 1995). Este proceso llamado sucesión (Glenn-Lewin, Peet y Veblen, 1992), ha sido cuestionado para las zonas áridas por diversos autores (Muller, 1940; Shreve, 1942; Noy-Meir, 1973) debido a que, cuando se consideran periodos de tiempo ecológico, la dinámica de la comunidad se da, en esencia, por el reemplazo de las mismas especies, y por el hecho de que en las plantas con una gran longevidad que habitan las zonas áridas, los cambios en la composición de especies ocurren infinitesimalmente en la escala ecológica. En consecuencia estos sistemas han sido considerados como dinámicamente homeostáticos (Muller, 1940; Shreve, 1942). Shreve (1942) negó cualquier cambio en la composición de especies, aún después de

disturbios. No obstante, estudios recientes (Vasek y Lund, 1980; Vasek, 1980, 1983; West, 1982) han modificado las ideas de Shreve, al percibir estados serales asociados con los cambios físicos y químicos que resultan de la pedogénesis. Por otro lado, los autores que niegan la sucesión en los desiertos, nunca han considerado que los procesos de cambio en los sistemas desérticos ocurren en periodos de cientos a miles de años (McMahon 1980; Zedler, 1981), y en cuya transformación los procesos de morfogénesis y edafogénesis desempeñan un papel fundamental en la explicación de la dinámica sucesional de estos sistemas y en la demografía de especies longevas (McAuliffe, 1991; 1994).

Dentro de este contexto, la demostración del cambio direccional en la composición de especies y sus causas, han conformado un tema central que ha sido poco abordado en los estudios ecológicos de zonas áridas, quizás debido principalmente al hecho de que su verificación requiere considerar los procesos poblacionales y de la comunidad en una perspectiva histórica, y a la imposibilidad de hacer un seguimiento temporal en lapsos de tiempo geológico de los procesos de la dinámica poblacional. La alternativa, ha sido determinar espacialmente la presencia de los procesos poblacionales en el tiempo, lo cual ya se ha abordado por diferentes autores usando como base el entendimiento de los procesos que han moldeado la superficie terrestre (Webb, Steiger y Turner, 1992; McAuliffe, 1991, 1994; Valiente-Banuet, *et al.* 1995).

Los sistemas aluviales de piedemonte son extremadamente comunes en las zonas áridas y constituyen escenarios ideales para analizar los procesos de la dinámica sucesional. También llamados "Bajadas" en la literatura ecológica, estos sistemas consisten en complejos mosaicos de unidades del paisaje discretas y cuya formación es el resultado de diferentes episodios históricos de erosión y depositación de aluvión. En estos ambientes se han conformado patrones muy heterogéneos de suelos con diferentes edades y desarrollo edáfico (Peterson, 1981; Gile, Hawley y

Grossman, 1981; McAuliffe, 1994), por ejemplo, algunos suelos aluviales de estos sistemas piedemonte, tales como depósitos del Holoceno, pueden exhibir poca o ninguna alteración pedogénica. A lo largo de estas cronosecuencias la vegetación muestra discontinuidades que incluyen diferencias en los patrones demográficos de las especies y en la composición florística (McAuliffe, 1991; Valiente-Banuet, *et al.* 1995). Estas características de las comunidades constituyen una situación ideal para analizar la sucesión alogénica, en donde las sustituciones serales de las especies ocurren como resultado de los procesos geomorfológicos externos al crear nuevos hábitats por deposiciones recientes, proceso que necesariamente implica la extinción paulatina de poblaciones, o parte de ellas, conforme se pasa de superficies geomórficas jóvenes a otras de mayor antigüedad. Trabajos como el de McAuliffe (1991) y Valiente Banuet, *et al.* (1995), han encontrado poco reclutamiento y mortalidades *per capita* mayores en plantas sobre terrazas aluviales antiguas, indicando declinamientos de lo que fueron poblaciones más densas en el pasado.

En este trabajo se presenta un análisis poblacional de la cactácea columnar *Pachycereus pringlei* en una pendiente de piedemonte en Baja California Sur. Esta especie constituye el elemento dominante de una vegetación localmente llamada cardonal, que representa la vegetación de más amplia distribución en Baja California, en el Desierto Sonorense. A partir de un estudio previo (Valiente-Banuet, *et al.*, 1995), se pudo determinar la existencia de dos superficies aluviales, una contigua de la otra, en donde las diferencias entre los sitios radican exclusivamente en los tiempos en que se depositó el aluvión. En la superficie aluvial de formación más reciente, las cactáceas columnares *Pachycereus pringlei* y *Machaerocereus gummosus* son los componentes dominantes de la vegetación, mientras que en la superficie aluvial más antigua la densidad de cactáceas columnares disminuye notablemente.

Distribución de categorías de tamaño para el cardón en las dos superficies

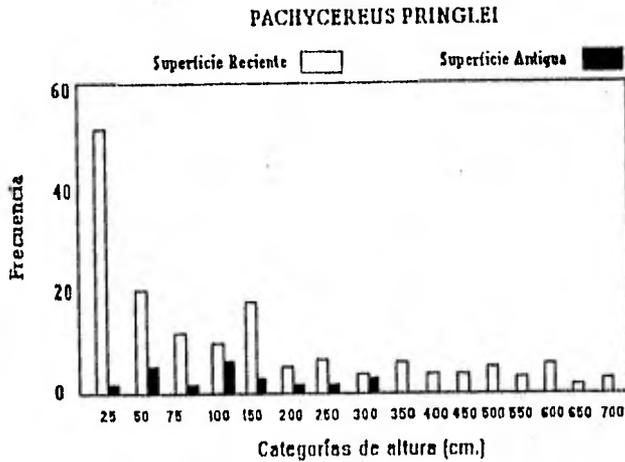


Figura1. Distribución por categorías de tamaño del cardón en las dos superficies aluviales. En las abscisas las categorías de tamaño, en las ordenadas la frecuencia absoluta.

Al considerar la distribución de tamaños de *Pachycereus pringlei* (Figura 1) en cada unidad aluvial, es evidente que mientras en la más reciente el establecimiento de nuevos individuos es un fenómeno común, en la otra superficie éstos son prácticamente nulos. Asimismo la población de la superficie reciente es mucho más densa en cualquier categoría de tamaño.

Con base en estos elementos y en un contexto sucesional, es posible hipotetizar que la población de *Pachycereus pringlei*, establecida en la superficie aluvial más antigua se encuentra en un proceso de extinción local (Valiente-Banuet, et al. 1995). El objetivo principal de esta investigación se centra en poner a prueba la hipótesis anterior con base en el análisis demográfico comparativo de *Pachycereus*

pringlei en ambas superficies aluviales, así como determinar los procesos ambientales que condicionan estos procesos poblacionales.

Demografía.

Cabe señalar que el tema central de la ecología poblacional es el análisis cuantitativo de las diferentes fases del ciclo biológico como son los nacimientos, los reclutamientos, las muertes, el crecimiento y la reproducción de los organismos que conforman una población. En términos generales y usando a la demografía como herramienta principal, se pretende determinar primeramente si una población crece, así como los factores que determinan la dinámica particular con respecto a las variables ambientales y a mecanismos regulatorios denso-dependientes (Solbrig, 1980; Harper y White, 1974; Harper, 1977). En la demografía, el ciclo de vida es considerado como la unidad fundamental del análisis poblacional, por lo que es común el empleo de estructuras analíticas que contemplan todas las etapas del ciclo de vida (Caswell, 1986). Una de tales herramientas la constituyen los modelos de poblaciones estructurados a través de modelos matriciales, como las matrices de Leslie y Lefkovich (Caswell, 1986). Estos modelos constituyen las herramientas del trabajo demográfico que pueden ser empleadas para analizar la tasa intrínseca de crecimiento de una población y determinar su dinámica a partir de su resolución. Sus principales limitaciones estriban en la suposición de que la proyección de la matriz poblacional representa una condición promedio de poca varianza ambiental que muy a menudo no se cumple en ambientes naturales (Caswell, 1986, 1989). Sin embargo, lo que interesa en este trabajo es saber qué pasaría con la población de *Pachycereus pringlei* si se mantienen las condiciones presentes (Caswell, 1986; 1989). En términos generales estos modelos constituyen la síntesis del ciclo biológico de la población, cuyos datos cuantitativos que describen la estadística vital, se pueden representar en forma estandarizada en la matriz de proyección. En un modelo matricial de este tipo, la

contribución que un individuo promedio perteneciente a una clase de tamaño o edad hace en un intervalo de tiempo predefinido (de t a $t+1$) a otra clase, puede ser expresada como un valor positivo o coeficiente (a_{ij}) de una matriz cuadrada A , cuyo número de columnas y renglones es igual al número de clases o edades elegidas. El modelo matricial propuesto por Lefkovich (1965) representa una herramienta importante para el estudio de poblaciones cuyos individuos deben ser clasificados por categorías de tamaño o estadios. La principal característica del modelo consiste en que cualquier elemento de la matriz puede ser positivo, ya que cualquier clase puede contribuir potencialmente a otra clase de la matriz. La utilización de este modelo permite estimar una serie de parámetros acerca del comportamiento y estructura de la población (Caswell, 1989). Por ejemplo, la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) o lambda, es una medida de la adecuación de los organismos que poseen un conjunto de características en un ambiente determinado. Asimismo, el análisis de la matriz permite estimar la estructura estable de edades o de tamaños y el vector de los valores reproductivos de la población, los cuales pueden ser empleados para estimar la sensibilidad de lambda a cualquier cambio en las entradas de la matriz (análisis de sensibilidad). Por lo tanto, hasta aquí es claro que para aplicar el modelo se necesita conocer la historia de vida de la especie en estudio.

Biología de las cactáceas columnares.

En el caso de las cactáceas columnares son varios los aspectos del ciclo de vida y de la sinecología que pueden ser críticos para el mantenimiento de sus poblaciones. Por ejemplo, los procesos de polinización y fructificación son determinantes, ya que muchas de las cactáceas columnares sólo pueden producir semillas en presencia de polinizadores específicos (Alcorn *et al.* 1959, 1961, 1962; Grant y Grant 1979; Gibson y Nobel, 1986; Sosa y Soriano, 1992; Fleming 1993; Valiente-Banuet *et al.*, 1996), principalmente murciélagos (Sosa y Soriano, 1992;

Valiente-Banuet *et al.* 1996). Los estudios hasta ahora realizados sugieren a su vez, que el grado de especialización de las cactáceas columnares que habitan zonas intertropicales es mayor que las de las zonas áridas extratropicales, siendo que estas últimas pueden ser polinizadas exitosamente por un gran número de animales como aves e insectos (Valiente-Banuet, *et al.*, 1996). Otros trabajos indican que los murciélagos han podido influenciar la evolución de los sistemas reproductivos de algunas columnares a través de sus efectos en la proporción de sexos en especies sexualmente polimórficas (Fleming 1993, Fleming y Sosa, 1994). Para *Pachycereus pringlei*, Fleming *et al.* (1994) y Maurice y Fleming (1995) han reportado poblaciones ginodioicas y tríoicas en el Desierto Sonorense, en donde los fenotipos unisexuales tienen una adecuación mucho más dependiente de los polinizadores que los hermafroditas, ya que estos últimos son con más probabilidad autocompatibles y se pueden autopolinizar (Murawski *et al.* 1994). En tal sentido, los análisis demográficos deben tomar en cuenta en la distribución geográfica de estas plantas, la proporción de sexos y los sistemas de entrecruzamiento que funcionan en cada localidad, pues puede haber autoincompatibilidad en los fenotipos hermafroditas.

Otra fase crítica del ciclo de vida la constituye el destino de las semillas producidas. En general las tasas más altas de mortalidad ocurren en las fases de semilla y plántula (Harper, 1977; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), y los principales factores responsables de esta mortalidad han sido reconocidos como la depredación de semillas, la herbivoría, la desecación, el ataque de patógenos y la competencia entre las plántulas (Janzen, 1971). De éstos, la depredación de semillas ha sido considerada como un factor de gran importancia en el estado demográfico de las poblaciones vegetales, en general, y de zonas desérticas en particular (Janzen, 1971; Harper, 1977; Brown *et al.* 1979, Reichman, 1979; Inouye *et al.* 1980; McAuliffe, 1984; Andersen, 1989). Los principales consumidores de semillas son algunas pocas aves, pequeños mamíferos (principalmente roedores de la familia Heteromidae, y algunos

Cricetidae) e insectos como las hormigas recolectoras, del género *Pogonomymex* (Steenbergh y Lowe, 1969, 1983; Brown y Davidson 1977; Brown *et al.* 1979). En consecuencia sólo un pequeño porcentaje de semillas permanece en el suelo hasta que las condiciones adecuadas para su germinación se presenten (aproximadamente el 0.003 % en el caso de *Carnegia gigantea* según Steenbergh y Lowe, 1969, 1983). Como resultado, el impacto de la depredación de semillas sobre el tamaño, distribución y abundancia de la población no es independiente de otros factores ecológicos, tales como la competencia entre depredadores o la dispersión de semillas (Brown *et al.* 1982; Vargas-Mendoza y Gonzales-Espinosa, 1992; Hubell, 1980). Esta última, ha sido central en el estudio de la historia natural de las poblaciones (Harper, 1977) debido a que puede ejercer un efecto potencialmente profundo sobre la dinámica poblacional al reducir el efecto de los factores de mortalidad, e incrementar la adecuación tanto en los individuos parentales como en la progenie (Howe y Smallwood, 1982; Fowler, 1986), ya que puede ser el medio para evitar la congestión local de semillas (recursos) cerca de los padres y evitar la elevada mortalidad de semillas y plántulas por influencia de los depredadores, lo que se conoce como "hipótesis de Escape" de Janzen (1970) y Connell (1971). Cabe señalar que este modelo hipotético fue aceptado en un principio, pero recientemente ha sido criticado por la falta de evidencia en el campo y por no considerar a muchos otros factores (Hubell, 1980), lo que ha ocasionado que sea calificado como un modelo netamente heurístico. Sin embargo, la importancia demográfica de la dispersión no sólo descansa en este principio, ésta puede también ser importante en la colonización de espacios recién abiertos sin competidores y con pocos depredadores. (hipótesis de Colonización) (Baker, 1974), o para localizar sitios disponibles y adecuados para el establecimiento (hipótesis de la Dispersión dirigida). En las cactáceas columnares, la dispersión es realizada principalmente por los murciélagos y la aves, y es obvio que hay una relación muy cercana entre los grandes cactus y sus polinizadores y

dispersores, por lo que las interacciones planta-animal desempeñan un importante papel en la permanencia de sus poblaciones (Valiente-Banuet, *et al.*, 1996).

La etapa de establecimiento ha sido reconocida a su vez como de gran importancia para la dinámica poblacional de este grupo de plantas (Turner *et al.* 1966; Hutto *et al.* 1986; McAuliffe 1988; Nobel 1988; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Ésta se da bajo condiciones impredecibles de precipitación en tiempo y espacio, y en general en una baja disponibilidad de agua, en donde la evaporación excede por mucho a la precipitación (Noy-Meir 1973; Evenari, 1985; Polis, 1991), dado que en ocasiones la temperatura del suelo desnudo puede alcanzar hasta 70° centígrados en el pico térmico máximo del día (Franco y Nobel, 1989). No obstante, estas plántulas presentan una importante adaptación, ya que a pesar de nacer con un metabolismo C₃, inmediatamente lo cambian a CAM para disminuir su transpiración y optimizar su tasa fotosintética (Altesor, Ezcurra y Silva, 1992), evitando así el riesgo de que las funciones metabólicas de las plántulas y juveniles se detengan con tan elevadas temperaturas (Jordan y Nobel, 1981; Nobel y Gibson, 1986; Franco y Nobel, 1989). La mayoría de las semillas de muchas especies de cactáceas necesitan para germinar un importante suplemento de agua y una temperatura de unos 25° C aproximadamente (Jordan y Nobel 1981), mientras que las plántulas requieren de un periodo de humedad relativamente pequeño pero importante y bajas condiciones de desecación, condiciones necesarias tanto para el crecimiento temprano como para poder soportar un periodo posterior de desecación y así poder establecerse (Jordan y Nobel, 1981). Sin embargo, en condiciones de campo se ha visto que la humedad del suelo necesaria para la germinación de las plantas en general está asociada con la variación del microrrelieve y con los lugares o micrositos protegidos (Harper, Williams y Sagar, 1965), por lo que las mejores condiciones para la germinación de las semillas de cactáceas y de muchas plantas se han observado en sitios sombreados donde la demanda evaporativa y temperaturas son más bajas y consecuentemente donde la

humedad del suelo es más adecuada (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Yeaton y Romero-Manzanares (1986), McAuliffe (1988) y Valiente-Banuet (1991) mostraron para varios y diferentes ambientes desérticos, que el establecimiento de las cactáceas y muchas otras especies de plantas perennes, ocurre preferentemente debajo de la copa otras especies principalmente arbustivas. Las causas de ello, tienen que ver con las limitaciones que imponen las condiciones del ambiente desértico antes mencionadas, y que son disminuidas y suavizadas en los microambientes que se crean bajo las plantas que sirven de "nodrizas" (Fowler, 1986; McAuliffe 1988), ya sea disminuyendo la temperatura del suelo incluso hasta en 16° C (Franco y Nobel 1989; Valiente-Banuet, 1991), minimizando la desecación del aire y del suelo (McAuliffe, 1984; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1991), reduciendo el riesgo de depredación bajo la protección de ramas espinas etc. (McAuliffe, 1984) o favoreciendo la deposición de propágulos bajo la copa de los arbustos al atraer a los dispersores a perchar (Inouye, 1991). Todas estas posibles condiciones creadas por las nodrizas no son mutuamente excluyentes y pueden actuar sinérgicamente, pudiendo tener alguna de ellas mayor influencia que otra en un momento dado. Sin embargo, lo más importante es que la evidencia de estos procesos de comensalismo en desiertos es uno de los fenómenos de mayor importancia en la estructura y dinámica de este tipo de comunidad en zonas áridas (Valiente-Banuet, 1991). Esta conclusión se basó en el hecho ya mencionado, de que el establecimiento es una fase crítica en el ciclo de vida de muchas especies desérticas y al parecer, la nodriza es prácticamente indispensable para que se dé el establecimiento de las suculentas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

De todo lo señalado con anterioridad es evidente que la dinámica poblacional de estas especies de cactáceas está fuertemente relacionada con interacciones ecológicas tanto de animales como de plantas. Sin embargo, información obtenida de la literatura indica que aún cuando los interactuantes ecológicos están presentes en

las comunidades, algunas poblaciones se encuentran en extinción local (McAuliffe, 1991; Valiente-Banuet, *et al.* 1995). En el caso de *Pachycereus pringlei*, esto se manifiesta principalmente por la falta de nuevos establecimientos y por lo tanto con estaturas sesgadas hacia los individuos más grandes, sugiriendo que esta especie se encuentra en extinción (Figura 1; Valiente-Banuet *et al.*, 1995). En este sentido el presente trabajo, además de hacer notar las diferencias demográficas y la extinción, pretende también determinar las causas de la falta de establecimientos y las diferencias demográficas de la población de *Pachycereus pringlei*, por medio del análisis del componente biótico y abiótico del sistema y partiendo del entendimiento de que los procesos que moldean la superficie terrestre en Punta Arena de La Ventana en Baja California Sur, determinan el papel de los suelos en los patrones encontrados.

Objetivos:

Los objetivos que se pretenden cubrir en este estudio son:

- i) Analizar de manera comparativa la demografía de *Pachycereus pringlei* en dos unidades geomórficas del paisaje con base en la determinación de la tasa intrínseca de crecimiento y la estructura estable de tamaños.
- ii) Determinar las causas de los patrones demográficos de la especie en cuestión, con base en el análisis experimental del establecimiento y los principales factores del ambiente árido.

METODOLOGIA:

Área de Estudio.

Este estudio se llevó a cabo en una pendiente de piedemonte localizada en Punta Arena de La Ventana en la zona árida de Baja California Sur, ubicada aproximadamente a 12 Km. al noreste de San Juan de los Planes ($23^{\circ} 59' - 24^{\circ} 01'$ latitud N y $109^{\circ} 51' - 109^{\circ} 53'$ longitud O; Figura 2). La precipitación media anual de la estación climática de los planes en 1992 fue de 220.2mm, en 1993 fue de 125.3mm, y en adelante ya no se encontraron registros, pues la estación fue abandonada. La temperatura media anual en 1992, fue de 23.5°C , y en 1993 fue de 24.3°C . El clima de la zona es árido con un régimen de lluvias bimodal, aunque según los registros desde 1988 las lluvias son más escasas. La aridez de esta zona se debe principalmente a la latitud y a la influencia de los vientos dominantes alisios que hacen mucho menos húmeda la vertiente del Pacífico que la del golfo, y al efecto de sombra orográfica y continentalidad que limita la humedad proveniente del golfo, restringiendo su aporte de humedad principalmente desde el Pacífico, pero con la influencia negativa de la corriente fría del Pacífico sobre Baja California (García, 1973; Maderey, 1982).

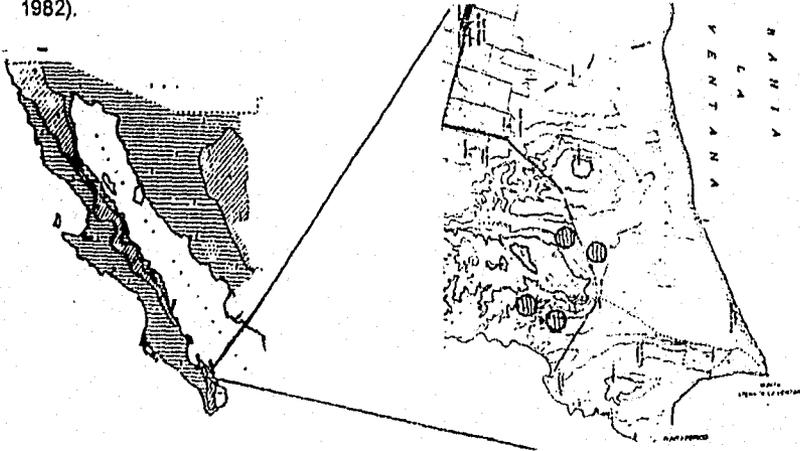


Figura 2. Localización del área de estudio en Baja California Sur, México. ☉

Geológicamente, la zona está cubierta por rocas igneas intrusivas, masivamente granito del Mesozoico-Cenozoico, proveniente de un gran batolito granítico de edad Jurásico-Cretácica (Durham y Allison, 1960; Flores Díaz, 1974). El arreglo de las estructuras geomórficas incluye pendientes de erosión y agregación de Pie de Monte, abanicos aluviales y lomeríos. El piso de la pendiente consiste del aluvión derivado de granito (Figura 3).

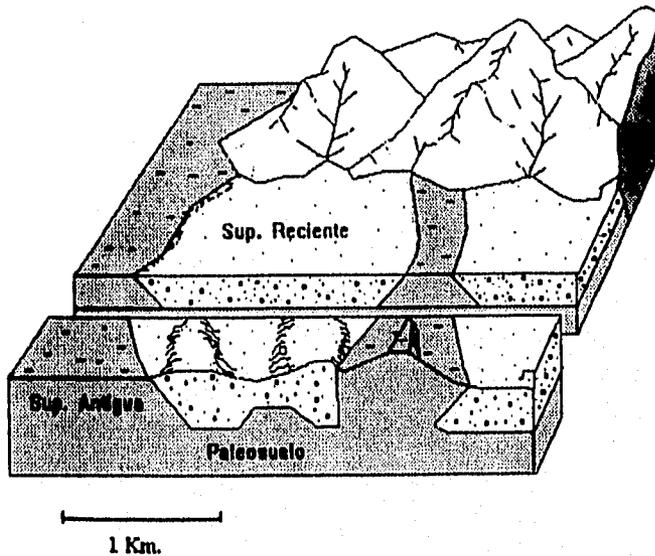


Figura 3. Esquema que representa la posición adyacente de las dos superficies geomórficas. La superficie reciente es una superficie no consolidada de textura arenosa y la antigua consolidada con arcillas y textura fina.

Geomorfología y Suelos.

Las dos superficies aluviales contrastantes elegidas para este estudio dentro de la pendiente de piedemonte corresponden a las previamente escogidas por Vallente-Banuet *et al.* (1995), (Fig. 3). Son unidades coetáneas con criterios

estratigráficos dentro del mismo sistema aluvial. En cada unidad geomórfica reconocida se obtuvieron descripciones detalladas del perfil del suelo con base en la metodología señalada por USDA Soil Survey Staff (1975) y Birkeland (1984), con el objeto de determinar la edad relativa de las superficies. Las variables utilizadas en la descripción de los perfiles fueron el color, textura (Bouyoucos, 1962), estructura y consistencia, así como grado del desarrollo del horizonte argílico y petrocálcico (Gile, Peterson y Grossman, 1966; Gile Hawley y Grossman, 1981). Cada superficie presenta diferencias en color, reacciones al HCl y estructura edáfica. En la superficie aluvial reciente, se observa un cambio abrupto en el suelo a una profundidad de unos 50 cm, en donde se establece un horizonte argílico de color café oscuro, que constituye un paleosuelo, cuyo horizonte B presenta reacción al ácido clorhídrico, y por lo tanto, presencia de carbonatos de calcio, asimismo cuenta con una estructura prismática y una textura arcillo-arenosa. Con respecto a la superficie aluvial antigua, los suelos presentan coloraciones rojizas en los horizontes, un horizonte argílico bien desarrollado, así como una alta acumulación de carbonatos de calcio en el horizonte B (Cuadro 1). La superficie antigua ha estado más tiempo estable que la denominada reciente, debido a que ha transcurrido el tiempo suficiente para que una vez completados los procesos pedogénicos se produzcan arcillas y acumulación de carbonatos de calcio. Por otro lado, la superficie reciente tiene su origen en una nueva depositación de aluvión que cubrió un suelo antiguo anteriormente estabilizado (Valiente-Banuet *et al.* 1995). Por lo tanto, éstas unidades consisten de aluvión depositado durante al menos dos grandes procesos de erosión y depositación ocurridos en el pasado. Ambas unidades geomórficas comparten la misma pendiente (5%) y están constituidas por aluvión de grava fina derivada de granito, cuarzo y feldespatos. Al ocupar una posición contigua comparten el mismo clima, y por presentar una vegetación similar constituida por matorrales, los procesos biológicos

que afectan a los suelos son similares y las principales diferencias estriban en la edad de formación de cada superficie (Valiente-Banuet, *et al.*, 1995).

Cuadro 1 . Características de suelos en dos superficies aluviales de Punta Arena de la Ventana Baja California Sur, México.

Superficie Reciente						
Profundidad del Horizonte	Estructura	Consistencia	Color Munsell	Efervescencia al HCl	CaCO ₃ Edo. de Acumulación	Textura
A 0 - 5 cm.	Plana a bloques subangulares	Muy suave	10YR7/1	NO	NO	Arenosa
C1 5 - 19 cm.	Bloques subangulares	Suave	10YR6/4	NO	NO	Arenosa
C2 20 - 59 cm.	Bloques subangulares	De suave a Mediana	10YR5/4	NO	NO	Arenosa
Paleosuelo Ab 51 - 70 cm.	Prismática	De Mediana a Dura	7.5YR4/4	Ligera	NO	Arcillo-Arenosa
Bkb	Prismática	Dura	7.5YR4/4	Muy Efervescente	II - IV	Arcillosa
Superficie Antigua						
A 0 - 8 cm.	Plana a bloques subangulares	Mediana	7.5YR6/6	Muy Efervescente	I	Franco
B1 8 - 25 cm.	Bloques subangulares	Mediana a Dura	7.5YR6/6	Muy Efervescente	II	Franco
B2 25 - 42 cm.	Bloques subangulares	Mediana a Dura	7.5YR6/8	Muy Efervescente	II - III	Franco-Arcillosa
Bk3 > 42 cm.	Prismática	Dura	7.5YR6/8	Muy Efervescente	III	Arcillosa

Vegetación.

La vegetación en estas zonas ha sido referida como Desierto Sarcocauléscente por Shreve (1951), aunque puede ser denominado como "cardonal" por la dominancia de *Pachycereus pringlei* (Miranda y Hernández X., 1963; citado en Rzedowski, 1978). Fisonómicamente la vegetación en la superficie aluvial reciente está dominada por las cactáceas columnares: *Pachycereus pringlei* (cardón), *Machaerocereus gummosus*, y pocos individuos de *Stenocereus thurberi* y

Lophocereus schottii. Algunos de los arbustos dominantes son *Olneya tesota* (palo fierro), *Lycium californicum* y *Prosopis articulata*. Sobre la superficie antigua, es evidente la disminución de la abundancia de cactáceas columnares, siendo los arbustos los que constituyen en esta unidad la forma dominante, además de que la composición florística y la abundancia de las especies que se comparten son distintas en ambas unidades (Valiente-Banuet, et al. 1995).

La especie con que se trabajó fue *Pachycereus pringlei*, una cactácea columnar grande y masiva, con alturas de hasta 8 metros, candelabriforme, con algunas o muchas ramas pesadas y erectas, pero con un tronco principal bien definido. Las ramas y el tronco con 11 a 17 costillas gruesas. Las ramas son largas algo inclinadas hacia los lados y las areolas jóvenes con 20 a 30 espinas. Las flores con un tubo receptacular largo. El fruto con pericarpio seco, con areolas persistentes y pulpa jugosa. La especie puede presentar trioicismo (Fleming, 1994), pero en las superficies de estudio se observó que las plantas eran hermafroditas. La época de floración se da en verano a finales de mayo, y los frutos aparecen a finales de junio.

En el estudio, se emplearon dos enfoques metodológicos básicos, el primero un análisis demográfico comparativo entre las dos unidades geomórficas para conocer la dinámica poblacional del cardón en cada unidad y el otro un análisis experimental de los factores ambientales en cada unidad para determinar y discutir las causas ambientales, físicas y biológicas que pueden estar involucradas en la dinámica del establecimiento.

Dinámica poblacional.

El número de individuos de *Pachycereus pringlei* y la estructura de tamaños fueron obtenidos por medio de un muestreo previo en 1992 (Valiente-Banuet et al., 1995), de una superficie de dos hectáreas para la superficie antigua y una hectárea

para la superficie reciente. Posteriormente se recensaron en 1993, 1994 y 1995. En estos censos y mediante una barra telescópica graduada y unos binoculares se midió la altura del tronco principal de los individuos previamente marcados desde 1992, registrando los incrementos en estatura y las muertes ocurridas durante este periodo. El criterio usado para la clasificación de los tamaños (estadios) se basó en las mediciones, así como en el conocimiento biológico de la especie (en los cambios morfológicos y en su desarrollo reproductivo). Se establecieron 10 categorías de tamaño para clasificar a los individuos, como se desglosa a continuación:

Clase	Estadio (abrev.)	Altura (cm.)
1)	Plántula (P)	0 - 15
2)	Juvenil (J1)	16 - 45
3)	Juvenil (J2)	45 - 100
4)	Inmaduro (J3)	100 - 150
5)	Maduro (M1)	150 - 250
6)	Maduro (M2)	250 - 350
7)	Maduro (M3)	350 - 450
8)	Maduro (M4)	450 - 550
9)	Maduro (M5)	550 - 650
10)	Maduro (M6)	650 - 750

A partir de los cambios registrados durante los censos de 1993, 1994 y 1995 en la estatura de los individuos y en las muertes, se elaboró la estructura del ciclo de vida (Hubell y Werner, 1979) por medio de la cual se derivó una matriz poblacional de proyección clasificada por tamaños con sus probabilidades de transición y permanencia (Lefkovich, 1965; Caswell, 1989) para cada periodo de un año hasta 1995. Debido a que los estadios de clasificación fueron consistentemente los mismos para todos los años que se censó, se procedió a determinar las matrices de transición promedio para cada superficie con los datos de cuatro años de observaciones (Silvertown *et al.* 1993). La probabilidad de que una semilla promedio transite a la fase de plántula no se incluyó como un estadio separado en la matriz de proyección, debido

a que éstas germinan dentro del intervalo de proyección de un año, que sólo considera el reclutamiento de estas semillas. En su lugar lo que se hizo fue considerar esta probabilidad dentro de las fecundidades de cada estadio reproductivo (Caswell, 1989), con el fin de evitar subestimar la tasa de crecimiento (λ) debido a un banco de semillas artificial que en dicho periodo no existe. El cálculo de la probabilidad de transición de semilla a la fase de plántula se realizó apartir del experimento de establecimientos, detallado más adelante y tomando en cuenta los tratamientos no excluidos de la acción de depredadores en espacios abiertos y bajo nodrizas (*Olneya tesota*), por ser éstos los que representan las condiciones naturales en el campo. Todas las probabilidades de transición fueron determinadas al dividir el número de individuos de una clase j que pasaron a una clase i , en el periodo $t+1$, del total de individuos en la clase j en el tiempo t . Sin embargo, en el caso de la transición de semilla a plántula la probabilidad de transición se multiplicó por la probabilidad de reproducción de cada categoría

Las fecundidades de cada categoría o producción de semillas, se estimaron con un censo de los individuos marcados por categoría para cuantificar el número de frutos y semillas promedio por individuo de cada categoría por superficie. Para no subestimar la cantidad de frutos por individuo, este censo se realizó a mediados de julio de 1995, cuando la mayoría de los frutos ya habían abierto, esto es, en el pico anual de fructificación del cardón en esta zona.

Con estos datos se construyeron las matrices de transición para las dos diferentes unidades geomórficas, basadas en la utilización de modelos lineales y en el seguimiento demográfico, así como en la utilización de los modelos estructurados (*sensu* Lefkovich 1965). Tanto los eigenvalores como los eigenvectores y las matrices de sensibilidad y de elasticidad fueron estimados con el programa STAGECOACH (Cochran y Ellner, 1992). Estos permiten determinar cuál o cuáles estadios del ciclo de

vida del cardón son determinantes para la tasa de crecimiento de la población. Para calcular los límites de confianza de λ , además del método analítico para encontrar la distribución aproximada de λ , se utilizó el método de cómputo intensivo para simular e inferir la distribución de λ , denominado simulaciones de Monte Carlo (Alvarez-Buylla, 1991, 1993, 1994). Los límites de confianza correspondientes a cada matriz, se determinaron con el fin de corroborar si las tasas de crecimiento realmente difieren en cada superficie.

Diseño experimental del establecimiento.

El diseño experimental para el análisis del establecimiento de plántulas consistió en un experimento factorial de $2 \times 3 \times 4$ con tres réplicas por tratamiento. Los niveles de los factores usados que fueron superficie aluvial, tipo de sombra (micrositios) y depredación fueron respectivamente los siguientes: 1) Los dos tipos de unidad geomórfica, 2) tres tipos de micrositio a) suelo desnudo (sd), b) nodriza (n) y c) malla-sombra (m) y 3) cuatro niveles de exclusión de depredadores a) con exclusión de vertebrados e invertebrados (CEVI), b) con exclusión de vertebrados (CEV), c) con exclusión de invertebrados (CEI) y d) sin exclusión (SE) (Cuadro 2). El montaje del experimento fue completamente aleatorizado, de tal manera las posibles combinaciones de los niveles de cada factor (tratamientos) fueron asignadas a las unidades experimentales en forma aleatoria, bajo las mismas condiciones ambientales generales. Las réplicas que se usaron fueron tres, debido a cuestiones prácticas y a la dificultad de encontrar *in situ* réplicas a nivel de unidades del paisaje (Hargrow, 1992). Los tratamientos que sirvieron como control y para completar las matrices demográficas fueron los que no tuvieron exclusión de depredadores y que se hallaban dentro de nodrizas.

Cuadro 2. Diseño del experimental de establecimiento para *Pachycorus pringlei*, tomando en cuenta los principales factores bióticos en ambas superficies: CEVI con exclusión de vertebrados e invertebrados, CEV con exclusión de vertebrados, CEI con exclusión de invertebrados y SE sin exclusión.

Micrositios	Superficie Aluvial							
	Antigua				Reciente			
	Depredación							
	CEVI	CEV	CEI	SE	CEVI	CEV	CEI	SE
Suelo desnudo	3	3	3	3	3	3	3	3
Bejo nodriza	3	3	3	3	3	3	3	3
Bejo malla-sombra	3	3	3	3	3	3	3	3

La variable de respuesta que se midió, es una variable discreta (conteos de sobrevivientes), y su distribución es aproximadamente normal lo cual se corroboró mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnoff con un $n > 50$. Por lo tanto, la prueba estadística formal para evaluar este diseño consistió de un Análisis de varianza (ANDEVA) multifactorial, y de contrastes ortogonales.

Se seleccionó julio como el mejor momento para sembrar, ya que este mes coincide con la maduración natural y mayor producción de frutos y semillas por parte del cardón en la región de Baja California Sur, así como por las lluvias de verano, que es cuando debe existir más humedad en el suelo. Dentro de cada unidad experimental la superficie fue limpiada de otras semillas sin dañar la estructura del suelo y se colocaron 200 semillas de cardón de una muestra tomada al azar de la población de Punta Arena de la Ventana, con un porcentaje de viabilidad de 95% previamente probadas y provenientes de una cosecha de frutos maduros. Los roedores y las aves fueron excluidos por medio de jaulas con malla de alambre con una abertura de 5mm. y las hormigas fueron excluidas por medio de una cinta impregnada en Tangle-Foot. Los niveles de sombreado se establecieron debajo de nodrizas (*Oleña tesota*), todas en la misma orientación geográfica, bajo techos de malla sombra, y en el suelo sin ninguna protección de la luz solar.

Experimento de adición de agua.

El segundo experimento de adición, sirvió para determinar el papel del agua y las superficies en la dinámica diferencial de los establecimientos en las dos superficies. Su diseño fue un factorial de 2 x 3 con tres réplicas, donde el primer factor considerado fue la superficie con dos niveles (antigua y reciente), y el segundo factor fue la cantidad de agua con tres niveles, 100ml. equivalentes por área a 20mm. de precipitación, 500ml. equivalentes a 100mm. de precipitación y 1000ml. equivalentes a 200mm. de precipitación (Cuadro 3.). Dentro de cada réplica se utilizaron por tratamiento tres repeticiones para captar la mayor variabilidad del terreno.

Cuadro 3. Diseño experimental para el experimento de establecimiento y germinación mediante adición.

Agua	Superficie Aluvial	
	Antigua	Reciente
100 ml.	3	3
500 ml.	3	3
1000 ml.	3	3

Las unidades experimentales se colocaron bajo plantas de *Oleña tesota* seleccionadas aleatoriamente, ya que esta especie se encuentra en ambas superficies con casi la misma abundancia, se cuidó que los montajes experimentales tuvieran la misma orientación geográfica. Estas unidades estuvieron conformadas por cilindros de plástico sin tapas que se enterraron en el suelo unos 5 cm. dejando sobre la superficie unos 10 cm. de cada cilindro. En cada uno se sembraron 200 semillas de cardón y se les asignó aleatoriamente una de las tres cantidades de agua o

tratamientos. El riego se hizo cada dos días durante tres meses. Su análisis estadístico consistió en un ANDEVA.

Pruebas de infiltración.

Además de los experimentos de establecimiento, se diseñó un análisis de la infiltración del agua comparando ambas superficies, para determinar la capacidad de retención del agua y por lo tanto, la disponibilidad de humedad de cada unidad geomórfica. Este diseño se evaluó con un ANDEVA de una vía, en el se utilizaron 3 réplicas verdaderas y con 15 repeticiones, a fin de captar la máxima variabilidad por sitio. Para ello se utilizaron los mismos cilindros de plástico enterrados agregándose dos litros de agua y cronometrando el tiempo en que ésta se infiltraba en el suelo, hasta que el espejo de agua desaparecía.

RESULTADOS:

Crecimiento.

En la figura 4 se muestra el incremento promedio en altura del tronco principal de *Pachycereus pringlei* por categoría de tamaño, para un periodo de cuatro años. Los datos indican que en la superficie reciente los cardones, en su mayoría crecen más (± 1 error estandar) que en la superficie antigua, asimismo en la unidad antigua se observan clases de tamaño que no crecieron, y algunas que incluso experimentaron un decremento.

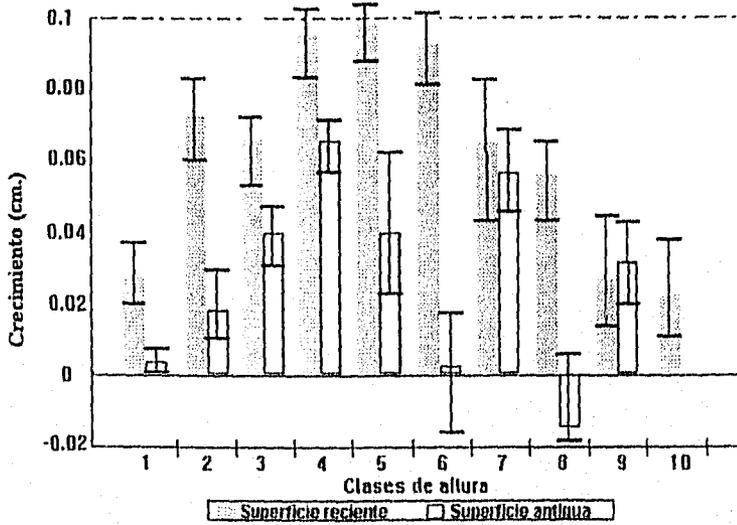


Figura 4. Incremento promedio en altura de *Pachycereus pringlei* ± 1 error estandar, para un periodo de cuatro años de observación en dos unidades geomórficas que difieren en edad. Las clases de altura son las mismas que se escogieron para la demografía (pag. 16).

La mortalidad específica por categoría de tamaño durante el periodo de estudio se presentó únicamente en la superficie antigua, en las etapas de plántula y en los estadios maduros, cuatro y cinco. En la figura 5 se muestra que las probabilidades de paso y de permanencia en los estadios citados de la superficie antigua, no suman la

unidad. El estadio M4, por ejemplo, tiene una probabilidad de permanencia de 0.75 y una probabilidad de paso 0, por lo tanto en ese estadio la probabilidad de muerte es de 0.25.

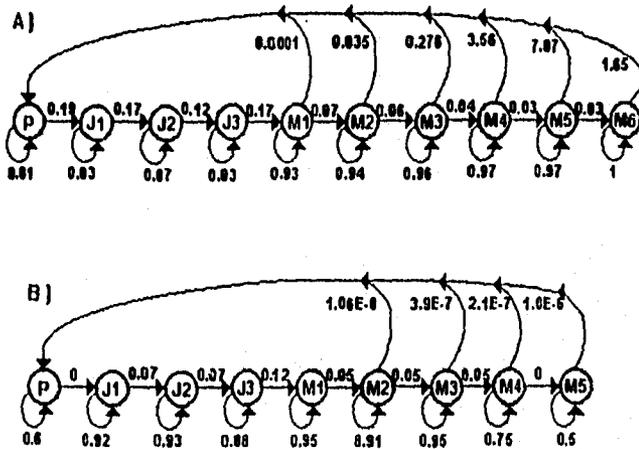


Figura 5. Tablas de vida diagramáticas anuales (promedio) de *Pachycereus pringlei* para las superficies reciente y antigua respectivamente. En ambas los números sobre las flechas rectas indican las probabilidades de transición de un estadio al siguiente, mientras que en las flechas recurrentes sobre un mismo estadio indican las probabilidades de permanencia en el mismo. Los números sobre las flechas de los estadios maduros indican la contribución en proporción de semillas a la fase de plántula.

Fecundidad.

Las dos superficies aluviales presentaron diferencias en la reproducción. El tamaño en que se inicia la primera reproducción fue menor en la superficie reciente (Figura 5).

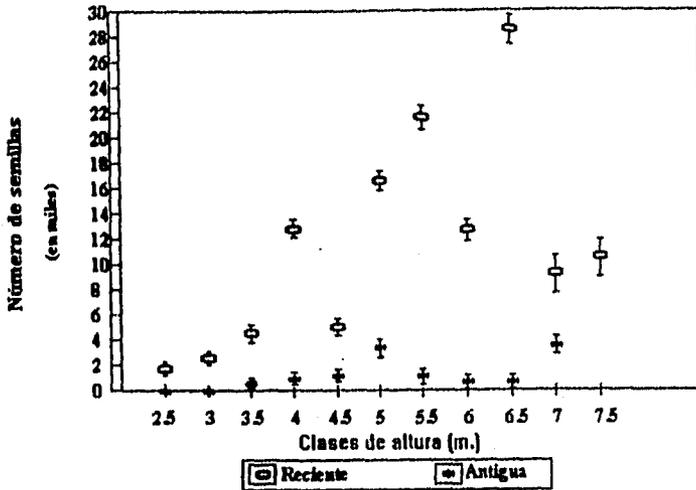


Figura 6. Número de semillas promedio por clase de altura de *Pachycareus pringlei* para las dos unidades geomórficas ± 1 error estándar.

Asimismo la productividad de semillas, fue significativamente mayor en la superficie reciente (Figura 6). La probabilidad de reproducción, muestra que los valores son bajos en los principales estadios reproductivos en la subpoblación que ocupa la superficie antigua, lo contrario sucede en la superficie reciente (Figura 7).

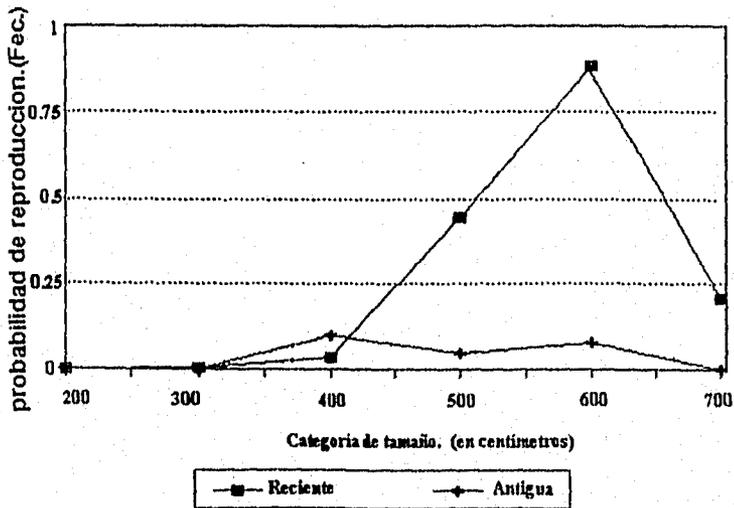


Figura 7. Probabilidad de reproducción de *Pachycareus pringlei* en las dos unidades geomórficas.

En esta figura es importante hacer notar que los valores en todas las categorías de la superficie antigua no alcanzan la p de 0.25, mientras que dos categorías de la superficie reciente alcanzan y sobrepasan la p de 0.5.

Experimento de establecimiento.

La superficie reciente presenta significativamente más semillas germinadas y mayor sobrevivencia de plántulas anual por tratamiento, que la superficie antigua ($F = 162.1$, g.l. 1, $p < 0.0001$ y $F = 154.4$, g.l. 1, $p < 0.0001$, respectivamente), los datos se muestran en los cuadros 4 y 5, respectivamente (en la sección de anexos se muestran los ANDEVAS y contrastes respectivos). Los efectos particulares, analizados mediante contrastes ortogonales entre los tratamientos con exclusión, de ambos tipos de depredadores, fueron diferentes de los sin exclusión en las superficies antigua y reciente ($F = 41.11$ con una $p < 0.0001$ para la unidad madura y $F = 29.1$, $p < 0.0001$ para la reciente). Al analizar el efecto de los vertebrados contra los invertebrados no se detectaron diferencias en la superficie antigua ($F = 0.042$, $p > 0.05$), pero sí en la superficie reciente ($F = 335.3$ con una $p < 0.0001$). En el cuadro 4 se observa que la diferencia es que los removedores vertebrados tienen un efecto negativo mayor (20 plántulas contra 10) sobre el número de semillas que germinan. Los efectos del sombreado indican que la germinación y establecimiento son significativamente más altos bajo nodrizas y malla-sombra que en el suelo desnudo ($F = 14.7$, $p < 0.0001$) en la superficie reciente, mientras que en la unidad antigua no hay diferencias significativas ($F = 2.6$, $p > 0.05$). Sin embargo, comparando el efecto de la nodriza con la malla-sombra se encontraron diferencias significativas tanto en la superficie antigua como en la reciente ($F = 7.86$ con una $p < 0.001$ y $F = 80.05$ con una $p < 0.0001$, respectivamente), habiendo mayor germinación y establecimientos bajo nodrizas.

Además de los análisis de varianza del modelo, se calculó el cociente de variación explicada, con respecto a la variación total, es decir, el coeficiente de determinación R^2 , los cuales tuvieron el valor de: $R^2 = 0.82$ y 0.8 para la germinación y sobrevivencia anual respectivamente, lo que reafirma que en el modelo gran parte de la variación está explicada.

Cuadro 4. Número total de semillas germinadas de *Pachycereus pringlei* por tratamiento.

Superficie Aluvial		Reciente			Antigua		
		Micrositios.			Micrositios.		
Depredación.		Suelo Desnudo	Suelo Nedriza	Suelo Malla	Suelo Desnudo	Suelo Nedriza	Suelo Malla
Con Exclusión	Vertebrados e Invertebrados	4	32	24	0	6	2
	Vertebrados	1	12	7	0	4	4
	Invertebrados	1	7	2	0	2	0
Sin Exclusión		0	4	3	0	2	0
Total por superficie.		6 + 55 + 36 = 97			0 + 14 + 6 = 20		

Cuadro 5. Número total de plántulas sobrevivientes de *Pachycereus pringlei* por tratamiento, después de un año de realizado el experimento.

Superficie Aluvial		Reciente			Antigua		
		Micrositios.			Micrositios.		
Depredación.		Suelo Desnudo	Suelo Nedriza	Suelo Malla	Suelo Desnudo	Suelo Nedriza	Suelo Malla
Con Exclusión	Vertebrados e Invertebrados	2	22	18	0	2	0
	Vertebrados	1	7	4	0	1	1
	Invertebrados	1	6	1	0	0	0
Sin Exclusión		0	2	1	0	1	0
Total por superficie.		4 + 37 + 24 = 65			0 + 4 + 1 = 5		

Tasa finita de crecimiento.

Las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ) obtenidas al alcanzar la estructura estable de tamaños, y después de 100 iteraciones (STAGECOACH) fueron las siguientes: el valor menor correspondió a la superficie antigua y fue de 0.95, mientras que el mayor se presentó en la superficie reciente y fue de 1.07. Como el valor de la tasa de crecimiento λ está relacionada con la tasa intrínseca de crecimiento r dada por la ecuación de Lotka-Volterra ($\lambda = e^r$ o $r = \ln \lambda$), por lo que estos valores indican que la población de la superficie antigua está decreciendo a una razón aproximada de -5.0 % anual, mientras que la superficie reciente crece en un 7.0 % anual. En el caso de la superficie reciente la tasa de crecimiento λ , no difiere significativamente de 1.0. Los límites de confianza después de mil simulaciones al 95 %, van de 0.974 a 1.45, considerando una distribución del error lognormal (LN) y de 0.95 a 1.079 considerando una distribución normal (N) del error. Mientras que para la superficie antigua λ , sí difiere significativamente de 1.0. Los límites de confianza al 95% van de 0.87 a 0.994 (LN) y de 0.88 a 0.994 (N), respectivamente.

Estructura estable de tamaños.

La estructura estable está dada por el eigenvector dominante derecho y como los eigenvectores son determinados solamente por una constante escalar, el vector puede ser escalado como se deseó. De hecho en el cuadro 7, los elementos suman la unidad multiplicada por cien y representan las proporciones que hay en cada estadio, es decir, la distribución estable de estadios. Los datos de la estructura de tamaños muestran que que en la superficie reciente hay muchos más individuos pequeños y jóvenes (27% de plántulas, 21.6% del estado J1 y 19% del estado J2), que en la superficie antigua (menos de 0.0001% en cada caso), es decir, que la primera tiene mayor número de nuevos reclutamientos, mientras que en la segunda las proporciones más grandes son de los individuos más grandes y viejos (72% en M3 y 17.5% en M4), situación típica de una población que crece y una que decrece, respectivamente. Por otra parte, la estructura estable calculada de la superficie reciente no difiere significativamente de la observada (Reciente: $G = 10.50$, g.l. 9

$p > 0.05$), mientras que en la superficie antigua sí existen diferencias significativas (Antigua:

$G = 4020.17$ g.l. 9, $p < 0.0001$).

Cuadro 7. Estructura estable de tamaños de *Pachycorais pringlei* en las dos unidades geomórficas, así como la estructura observada y el valor calculado de la prueba de G.

	Superficie Antigua		Superficie Reciente	
	Observados	Estable	Observados	Estable
P	6	9.0E-6	25	27
J1	17	2.9E-15	20	22
J2	21	1.0E-14	10	19
J3	13	9.0E-15	11	9.6
M1	10	4.8	11	12
M2	11	5.7	5	6
M3	9	7.2	4	3
M4	7	17.5	3	1
M5	6	3.1E-9	2	0.29
M6	---	---	1	0.12
	G = 4020.177 ($p < 0.0001$)		G = 10.50 ($p > 0.05$)	

Análisis de sensibilidad y de elasticidad.

Los análisis de sensibilidad y elasticidad realizados para las dos superficies (cuadros 8 y 9, respectivamente) presentaron los valores más altos dentro de la diagonal principal. Los resultados muestran que para la superficie antigua la etapa del ciclo de vida que más afecta a la tasa de crecimiento es la sobrevivencia del primer estadio maduro (M1) que tuvo un valor de 1.0, mientras que para el resto de las etapas del ciclo de vida los valores de sensibilidad y elasticidad fueron bajos.

En el caso de la superficie reciente fueron varios los estadios que presentaron valores altos y que afectan en mayor proporción la tasa de crecimiento, los valores estandarizados de elasticidad muestran que éstos se encuentran repartidos principalmente entre las etapas maduras intermedias de permanencia (M1, M2, M3 y M4), y se señalan en el Cuadro 9.

Cuadro 8. Matrices de Sensibilidad para *Pachyceros pringoi* creciendo en las dos unidades geomórficas.

Superficie Antigua.										
	P	J1	J2	J3	M1	M2	M3	M4	M5	
P	6.7E-16				3.6E-9	4.2E-9	5.3E-8	1.3E-8	2.8E-19	
J1	2.3E-5	7.6E-15								
J2		3.1E-15	1.1E-14							
J3			3.6E-15	3.3E-15						
M1				2.0E-15	0.99					
M2					6.4E-15	7.9E-14				
M3						4.7E-15	6.9E-14			
M4							6.4E-16	1.3E-16		
M5								2.9E-16	6.4E-27	

Superficie Reciente.										
	P	J1	J2	J3	M1	M2	M3	M4	M5	M6
P	0.071				0.03	0.016	0.007	0.003	0.0007	0.0003
J1	0.097	0.08								
J2		0.11	0.099							
J3			0.155	0.08						
M1				0.11	0.13					
M2					0.28	0.14				
M3						0.36	0.16			
M4							0.43	0.16		
M5								0.20	0.855	
M6									0.016	0.007

Cuadro 9. Matrices de Elasticidad para *Pachyceros pringoi* creciendo en las dos unidades geomórficas.

Superficie Antigua.										
	P	J1	J2	J3	M1	M2	M3	M4	M5	
P	4.2E-16	0	0	0	0	4.7E-20	2.2E-16	2.0E-17	3.0E-27	
J1	2.4E-16	7.4E-15	0	0	0	0	0	0	0	
J2	0	2.5E-16	1.1E-14	0	0	0	0	0	0	
J3	0	0	2.5E-16	3.1E-15	0	0	0	0	0	
M1	0	0	0	2.6E-16	0.99	0	0	0	0	
M2	0	0	0	0	2.6E-16	6.1E-15	0	0	0	
M3	0	0	0	0	0	2.6E-16	6.9E-14	0	0	
M4	0	0	0	0	0	0	2.0E-17	1.03E-16	0	
M5	0	0	0	0	0	0	0	3.0E-27	3.3E-27	

Superficie Reciente.										
	P	J1	J2	J3	M1	M2	M3	M4	M5	M6
P	0.05	0	0	0	3.3E-5	0.0005	0.002	0.009	0.005	0.0005
J1	0.017	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0
J2	0	0.017	0.08	0	0	0	0	0	0	0
J3	0	0	0.017	0.06	0	0	0	0	0	0
M1	0	0	0	0.017	0.12	0	0	0	0	0
M2	0	0	0	0	0.017	0.13	0	0	0	0
M3	0	0	0	0	0	0.017	0.15	0	0	0
M4	0	0	0	0	0	0	0.015	0.15	0	0
M5	0	0	0	0	0	0	0	0.005	0.05	0
M6	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0005	0.006

Experimento de Adición.

Se encontró que las dos superficies aluviales difieren significativamente, tanto en el número de semillas germinadas, como en el número de plántulas que sobreviven después de un año ($F = 12.69$, g.l. 1, $p < 0.0001$ y $F = 14.7$, g.l. 1, $p < 0.0001$, respectivamente) para los tres tratamientos de agua (cuadros 10 y 11). Asimismo se detectaron diferencias en la germinación de acuerdo con los tratamientos de agua ($F = 63.54$, g.l. 2, $p < 0.0001$).

Cuadro 10. Número promedio de semillas germinadas de *Pachycereus pringlei* por tratamiento, en las dos unidades geomórficas para el experimento de adición de agua.

Tratamientos (agua en ml. y en mm. de lluvia.)	Superficie Reciente	Superficie Antigua
	Semillas germinadas Promedio ± error estandar	Semillas germinadas Promedio ± 1 error estandar
1000 ml. (200mm.)	115 ± 10	75 ± 8
500 ml. (100mm.)	92 ± 9	55 ± 9
100ml. (20 mm.)	28 ± 8	5 ± 4
Total por superficie	235	135

Cuadro 11. Número promedio de plántulas sobrevivientes de *Pachycereus pringlei* por tratamiento, un año después de finalizado el experimento de adición.

Tratamientos (agua en ml.)	Superficie Reciente	Superficie Antigua
	Sobrevivientes al año Promedio	Sobrevivientes al año Promedio
1000 ml. (200mm.)	75	2
500 ml. (100mm.)	40	0
100ml. (20mm.)	10	0

Pruebas de Infiltración

Los tiempos de infiltración para ambas superficies se presentan en el Cuadro 12. La tasa de infiltración de la superficie antigua es significativamente menor que la de la superficie reciente ($F = 58.46$, g.l. 1, $p < 0.0001$).

Cuadro 12. Comparación de los tiempos promedio de infiltración de agua en los suelos de las dos unidades geomórficas.

Pruebas de infiltración		Superficie Reciente	Superficie Antigua
		Infiltración (en segundos)	Infiltración (en segundos)
Réplicas.	1	83 ± 2.8	141 ± 3.15
	2	73 ± 2.78	115 ± 2.94
	3	68 ± 2.8	138 ± 3.5
Tasa de infiltración.		75 ± 1.84	131 ± 1.7

DISCUSION

En este trabajo la hipótesis central acerca de la extinción local de una subpoblación de la especie dominante *Pachycereus pringlei*, está inmersa en el contexto de la sucesión. Este proceso que implica un cambio direccional en la composición de especies de una comunidad y en donde el fenómeno de la extinción local es común (Glenn-Lewin, Peet y Veblen, 1992) ha sido cuestionado por diversos autores para los ambientes áridos (Muller, 1940; Shreve, 1942; Noy-Meir, 1973). Los argumentos al respecto se basan en evidencias observacionales de hasta cien años, en las cuales la composición de especies no muestra cambios significativos, pero si la abundancia de las mismas (Goldberg y Turner, 1986). Trabajos como el de Beatley, (1979), Goldberg y Turner, (1986) y Turner, (1990), reportan variaciones en la densidad y composición de especies en periodos de décadas, los cuales han sido atribuidos a una dinámica de pulsos en el aporte de agua a través del tiempo.

Recientemente diversos autores como Webb, Steiger y Turner, (1987) McAuliffe, (1991; 1994) y Valiente-Banuet *et al.* (1995), han reportado que a escalas de tiempo de cientos a miles de años, las comunidades áridas presentan reemplazos direccionales de las especies como producto de cambios en las propiedades físicas y químicas de los suelos, producto de la pedogénesis. Esta dinámica es consistente con la definición de sucesión alogénica. de acuerdo con la teoría de dinámica de comunidades moderna (Glenn-Lewin, Peet y Veblen, 1992), la cual está al parecer relacionada con cambios en las propiedades químicas y físicas del suelo producto de la pedogénesis (McAuliffe, 1994; Valiente-Banuet *et al.* 1995). Estas transformaciones edáficas, como son el cambio de texturas gruesas a finas (formación de horizontes argílicos), depositación de carbonatos de calcio en el horizonte B y con cambios en la concentración de nutrimentos (Crews, *et al.*, 1995), pueden influenciar directamente a las poblaciones de plantas a través de varias generaciones haciéndolas permanecer a

través de grandes periodos de tiempo (Vasek y Lund, 1980; Vasek, 1980) o promoviendo su extinción local (McAuliffe, 1991; 1994; Valiente Banuet *et al.*, 1995).

En Punta Arena de la Ventana, los análisis geomorfológicos y de suelos indican que las dos superficies aluviales difieren en su edad geológica relativa, lo cual significa que hubo diferentes momentos en el tiempo en que masivamente se depositó el aluvión, debido a procesos fluviales ocurridos en el pasado (Valiente-Banuet *et al.* 1995). Como consecuencia de estos procesos históricos y los posteriores pedogenéticos, se produjeron mosaicos complejos de suelos con diferentes edades, denominados cronosecuencias edáficas, en las cuales el factor tiempo de formación es la variable fundamental (Peterson, 1981; Webb, Steiger y Turner, 1987; Birkeland, 1990; McAuliffe, 1991; 1994; Crews *et al.*, 1995 y Valiente-Banuet *et al.*, 1995). Dado que las superficies edáficas se encuentran contiguas y tienen la misma pendiente, vegetación, elevación con respecto a la fuente del aluvión y el mismo clima, sus diferencias pueden ser asociadas exclusivamente al tiempo de depositación de cada una de ellas (Webb, Steiger y Turner, 1987; Crews *et al.*, 1995 y Valiente-Banuet *et al.*, 1995).

Los análisis demográficos realizados en estas cronosecuencias, indican que en la población de *Pachycereus pringlei* existen diferencias en abundancia, reclutamiento, sobrevivencia y mortalidad entre las dos superficies aluviales haciendo evidente una disminución de la abundancia de la subpoblación en la superficie antigua. Según nuestros resultados tales diferencias se basan en todos los parámetros poblacionales. Por ejemplo, la reproducción difiere significativamente entre las dos superficies, siendo mayor la fecundidad por categoría de tamaño en los individuos de la superficie reciente. Asimismo, la reproducción se inicia en una etapa madura posterior en la superficie antigua.

Por otra parte, la estructura estable de tamaños también refleja una situación típica de una población que crece y otra que decrece, ya que la estructura estable de

la superficie reciente no difiere significativamente de la estructura observada, mientras que la antigua sí presenta diferencias. Este resultado es importante ya que muestra que la estructura estable de tamaños sólo se presenta en la superficie reciente y no en la antigua, aunado a que en la primera hay más reclutamientos e individuos jóvenes de varios tamaños. La mortalidad asimismo es contrastante entre ambas superficies, habiéndose detectado durante los cuatro años de estudio únicamente en individuos de la superficie antigua, tanto en individuos jóvenes como en adultos. Esto se puede deducir al observar la suma de los valores de permanencia, más los de transición en las matrices de proyección. A su vez, y como una síntesis de los procesos demográficos, las tasas intrínsecas de crecimiento de la subpoblación ubicada en la superficie aluvial reciente, indica que ésta crece a una razón de 7.0% anual, en tanto que la otra subpoblación decrece a una razón de 5.0% anual. Estas tasas de crecimiento y sus límites de confianza resumen los efectos ecológicos de cada superficie sobre la capacidad de la población para crecer o decrecer. Debe notarse que la subpoblación sobre la superficie reciente de acuerdo con los límites de confianza es seguro que por lo menos se mantiene constante y es estadísticamente estable, ya que su λ no difiere significativamente de 1.0. Sin embargo, la subpoblación sobre la superficie antigua ni está en equilibrio ni se está manteniendo, pues estadísticamente su λ es significativamente menor que 1.0. Cabe aclarar que, si bien los intervalos de confianza comparados directamente se sobrelapan escasamente, la relevancia de esto es relativa, pues se debe considerar su equilibrio estable y su relación con una λ de 1.0 (Alvarez-Buylla y Slatkin, 1991; 1993; 1994), es decir, no se puede dejar de lado la importancia ecológica de una λ que denota estabilidad. Es interesante señalar que de mil simulaciones sólo 80 datos se sobrelapaban, es decir, que con una probabilidad de 0.08 las dos subpoblaciones podrían estar funcionando igual, sin considerar lo dicho anteriormente.

Este patrón de extinción local de subpoblaciones a lo largo de cronosecuencias edáficas ya había sido reportado (McAuliffe, 1991, 1994), sin embargo, los mecanismos implicados hasta el momento de la publicación de este trabajo habían sido explicados hipotéticamente con respecto a la génesis de los suelos y los cambios en su composición física y química. Nuestros resultados indican que los mecanismos involucrados en la falta de establecimientos de nuevos individuos en la subpoblación de la superficie aluvial antigua, están relacionados con la disminución del drenaje en suelos arcillosos que aumenta la pérdida de agua por escurrimiento superficial y/o evaporación, así como por la presencia de un horizonte B del suelo, con acumulación de carbonatos de calcio (CaCO_3) que disminuye la disponibilidad del agua que llega a este horizonte edáfico. En este sentido, la evolución de los suelos puede ser vista como el paso de suelos húmedos a secos (McAuliffe, 1994). Este proceso de aridificación natural estriba en la disminución de la disponibilidad de agua para las plantas, dado por un aumento en el flujo superficial, así como por el incremento de la evaporación en suelos arcillosos, en donde la fuerte acción capilar mantiene el agua cerca de la superficie, e incrementa su pérdida por el aumento de la temperatura en las capas superficiales del suelo (Key et al. 1984; Milthorpe, 1960). Este fenómeno ha sido denominado por Noy-Meir (1973) como "efecto inverso de la textura", el cual es característico de suelos desérticos. Por otra parte, suelos con texturas gruesas (arena) en comparación con los suelos con texturas finas permiten una infiltración de agua más rápida, reduciendo así la pérdida por flujo superficial y por evaporación, y manteniéndose una reserva hídrica en los espacios remanentes entre las partículas del suelo. Asimismo, el efecto de aridez edáfica puede incrementarse por la presencia de carbonatos de calcio en el horizonte B del suelo. En este sentido Hennesy, *et al.* (1983) encontraron que el caliche puede absorber cantidades apreciables de agua, reteniéndola por largos periodos de tiempo, lo que hace que en los suelos con mayores concentraciones de CaCO_3 , como en la superficie antigua, el agua no esté

disponible para las plantas. Estas diferencias en la humedad del suelo en ambas superficies fueron inferidas indirectamente con base en las observaciones y por datos cuantitativos mediante las pruebas de infiltración, las cuales muestran que la tasa de infiltración del agua en la superficie aluvial antigua es mucho menor que en la reciente. Nuestras observaciones indican que la germinación y el establecimiento diferencial a lo largo de las cronosecuencias, obedece muy probablemente a éstas diferencias en la disponibilidad de agua producida por la edad de los diferentes suelos. De este modo, la cantidad de agua necesaria para permanecer disponible durante un periodo indispensable para la germinación y el establecimiento, debe ser mayor en la superficie aluvial antigua que en la superficie reciente. Esto significa que aunque el umbral hídrico de germinación de la especie es el mismo para todas las semillas, en la superficie antigua es posible que sea más difícil de alcanzar debido al poco tiempo de disponibilidad de agua. De aquí que la superficie reciente al tener "disponible durante más tiempo agua", no obstante que el aporte sea el mismo para ambas, puede producir una germinación más numerosa y una mayor sobrevivencia. Así, para las lluvias simuladas de 200, 100 y 20 mm en ambas superficies, la unidad antigua tuvo consistentemente una germinación significativamente menor que la reciente, y una sobrevivencia después de un año también diferente. Esto quiere decir que para que germinen y después sobrevivan los nuevos individuos de *P. pringlei* en la superficie antigua, es necesario un aporte de agua significativamente mayor, de aquí que se hable de umbrales diferentes en cada superficie. Por lo tanto, los reclutamientos son cada vez más improbables bajo las condiciones de extrema aridez que prevalecen en la superficie antigua y pueden, a través del tiempo ser cada vez más dependientes de eventos extraordinarios de mucha lluvia y humedad. El hecho de que ocurran algunos establecimientos en la superficie antigua, no asegura que estos nuevos individuos llegarán al estado adulto. En este sentido, los experimentos de adición de agua indican que aún cuando se pueden lograr establecimientos adicionando agua, una vez que se

detiene su aporte o cuando termina la época de lluvias, se da una mortalidad masiva en las superficies antiguas. Esto significaría que los grandes pulsos de agua que para Noy-Meir (1973) controlan los ecosistemas áridos, no tienen el mismo efecto en superficies que difieren en edad.

Hasta donde sabemos este trabajo sería el primero que determina de manera experimental los mecanismos asociados a la génesis de los suelos y el proceso de extinción local de subpoblaciones a lo largo de cronosecuencias edáficas en zonas áridas, a la vez que muestra evidencias de campo que permiten explicar la relación entre las altas densidades de cactáceas columnares y suelos con texturas gruesas, anteriormente detectada por Parker (1988), mediante análisis multivariados.

La baja disponibilidad de agua en el suelo maduro puede tener efectos que van más allá de las relaciones hídricas de las plantas, también puede limitar la presencia de asociaciones micorrízicas que faciliten la captura de fósforo y micronutrientes como el zinc (Cui y Nobel, 1992). Por otro lado, además de las deficiencias hídricas conforme avanza la pedogénesis, están los cambios en sus propiedades químicas. La disminución del contenido y disponibilidad de nutrientes esenciales, como el fósforo (P) y el Nitrógeno (N), ha sido demostrada en cronosecuencias de ambientes insulares en Hawaii y se ha destacado su influencia en la productividad y composición de especies en unidades que sólo difieren en tiempo (Crews *et al.*, 1995). Por lo tanto, todos estos aspectos junto con los que aborda este trabajo en detalle y que aún no se han estudiado con la profundidad necesaria para los ambientes áridos, hacen evidente que existen factores dependientes de largos periodos de tiempo que pueden inhibir la presencia de muchas especies, modificando paulatina y direccionalmente la composición de la comunidad.

Nuestros experimentos realizados sobre el establecimiento, la etapa del ciclo de vida más crítica para las poblaciones de cactáceas columnares (Steenbergh y Lowe, 1986; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), indican que las interacciones bióticas como el

nodricismo y la depredación postdispersión no son los factores responsables más decisivos o los únicos; y resaltan el papel del agua tal y como ha sido reportado por Noy-Meir (1973). La importancia de las interacciones bióticas como la depredación postdispersión, nodricismo, polinización y dispersión en la dinámica de las poblaciones ha sido discutida por diversos autores (Steenbergh y Lowe, 1969, 1983; Brown y Davidson, 1977; Harper, 1977; Brown *et al.*, 1979; Reichman, 1979; Hubell, 1980; Brown *et al.*, 1982; Fowler, 1986; McAuliffe, 1984, 1988; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet, 1991; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Sosa y Soriano, 1992; Fleming, 1993; Valiente-Banuet *et al.*, 1995). Sin embargo, a partir de nuestros resultados es innegable que su papel en el mantenimiento de las poblaciones depende del grado de evolución del paisaje. Por ejemplo, los efectos del sombreado indican que la germinación y el establecimiento son significativamente más altos bajo nodrizas y malla-sombra que en el suelo desnudo en la superficie reciente, mientras que en la unidad antigua no hay diferencias significativas. Los contrastes entre las superficies por lo tanto, se deben a los parámetros dependientes de la evolución de los suelos y a la distinta edad de cada superficie. Es decir, si bien estas interacciones pueden ser muy importantes para el establecimiento diferencial de muchas plantas, su efecto parece estar condicionado al estado de desarrollo edáfico y a la evolución del paisaje. De este modo, las nodrizas que no prosperan sobre superficies viejas (aridificadas), no favorecerán el establecimiento de individuos, lo que a su vez puede aumentar el efecto aridificador del suelo. En la zona de estudio, *Prosopis articulata* desaparece en la superficie antigua, aunado a la disminución de la biomasa y cobertura de las especies nodrizas (Valiente-Banuet *et al.*, 1995). Estos contrastes en árboles y arbustos, nos hacen suponer que son varias las poblaciones que están declinando y que posiblemente no persistirán en el futuro, y en consecuencia las superficies más viejas tenderían a ser cada vez menos pobladas y más áridas. En el caso de la depredación, en ambas superficies ésta tiene un efecto similar; los establecimientos más numerosos

se presentan en los tratamientos con exclusión. Sin embargo, no hay que perder de vista que el efecto principal es el que genera el tipo de superficie, es decir, los establecimientos son significativamente más altos en la superficie reciente. A pesar de que en la superficie reciente hay cuatro roedores registrados, tres granívoros *Dipodomys merriami*, *Chaetodipus spinatus*, *Chaetodipus baileyi* y un omnívoro *Peromyscus eremicus*, mientras que en la superficie antigua sólo están los tres primeros, y a que la mayor cobertura de arbustos en la superficie reciente puede favorecer las exploraciones nocturnas de los removedores de semillas a diferencia de la superficie antigua. Cabe señalar que la depredación de vertebrados e invertebrados es significativamente diferente dentro de la superficie reciente, teniendo un efecto negativo mayor los invertebrados; mientras en la superficie antigua no hay diferencias, posiblemente debido al efecto de extrema aridez.

La extinción local de *Pachycereus pringlei* en la superficie aluvial antigua es un proceso poblacional, que se ha llevado a cabo a través del establecimiento y sobrevivencia diferencial durante varias generaciones, y que de hecho, puede ser explicada por la evolución de los suelos, la disminución de la capacidad de retención de agua y la aridificación natural. El efecto de aridificación natural de los suelos afecta también a los individuos adultos, de tal manera que un proceso de mortalidad podría ocurrir de presentarse años consecutivos de sequía. Recientemente Bashan *et al.* (1995) han reportado el "síndrome de decaimiento apical" ("Flat top decay syndrome") para *Pachycereus pringlei*, en el cual los cardones pierden parte de las porciones ápicales de las ramas, como si estas fueran cortadas. Nuestras observaciones sugieren que este fenómeno afecta a partes significativas de poblaciones, sobre todo en ambientes con suelos aluviales maduros. Asimismo, la coloración parda rojiza de los individuos en la superficie aluvial antigua en contraste con los tallos verdes de los individuos de la superficie reciente, o la cantidad de ramas y biomasa menor en los

adultos de la superficie antigua, dan cuenta del estrés que experimentan los individuos.

La presencia de adultos en más altos porcentajes, con respecto a individuos jóvenes en la superficie antigua, es muestra de que hubo más establecimientos hace relativamente poco tiempo, seguramente producto de condiciones húmedas excepcionales. Si retomamos el hecho de que los suelos más jóvenes ofrecen mejores condiciones para el reclutamiento de individuos, entonces la primera conclusión lógica es que los individuos de *Pachycereus pringlei* que actualmente se encuentran en la unidad antigua representan a los últimos descendientes de una población que fué más parecida, en otro tiempo, a lo que la superficie reciente es en la actualidad. En otras palabras, los ciclos de erosión y deposición, así como la evolución misma de los suelos, han producido un mosaico de patrones de renovación del paisaje, en los cuales en las etapas tempranas se producen las condiciones edáficas adecuadas para la colonización y establecimiento de arbustos longevos y de cactáceas columnares. Posteriormente, una vez que se inicia la pedogénesis y las superficies aluviales se estabilizan, aparecen nuevas condiciones que generan restricciones al establecimiento y sobrevivencia de estas plantas, en un proceso de sucesión alogénica, que es en última instancia la responsable de los patrones demográficos observados. Estos patrones son similares a los encontrados por McAuliffe (1991) para *Pachycereus pringlei* e *Idria columnaris* en terrazas geomórficas contrastantes. Sus resultados demográficos son consistentes con los reportados en este trabajo, lo cual sugiere procesos comunes y generales a varias zonas áridas.

Las zonas áridas representan el sistema biológico que mantiene las mayores densidades de plantas cuyas longevidades se miden en el orden de cientos a miles de años (Vasek, 1980; Valiente-Banuet, 1995). El entendimiento de la dinámica y patrones demográficos encontrados en muchas de estas poblaciones requiere de conocimientos de la historia geomórfica de los ambientes, que junto con los procesos

que ocurren a escala de tiempo ecológico son los responsables de los patrones fisiológicos, poblacionales y de la comunidad. El próximo paso en este sentido, será investigar a detalle los mecanismos ecofisiológicos en los ambientes áridos que a escalas de tiempo geológico pueden estar asociados con los procesos que limitan los procesos demográficos promoviendo la extinción de ciertas especies en estados serales avanzados.

REFERENCIAS:

- Alcorn, S.M., McGregor, S.E., Butler G.D. & Kurtz, E.B. 1959. Pollination requirements of the Saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Cactus and Succulent Journal* 31: 39-41.
- Alcorn, S.M., McGregor, S.E. & Olin G. 1961. Pollination of Saguaro cactus by doves, nectar feeding bats and honey bees. *Science* 132: 1594-1595.
- Alcorn, S.M., McGregor, S.E. & Olin G. 1962. Pollination requirements of the Organpipe cactus. *Cactus and Succulent Journal* 34: 134-138.
- Altesor, A., Ezcurra, E., Silva, C. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecologica* 13(6): 777-785.
- Alvarez-Buylla, E.R. y Slatkin, M. 1993. Finding confidence limits on population growth rates; Monte Carlo test of a simple analytic method. *Oikos* 68: 273-282.
- Alvarez-Buylla, E.R. y Slatkin, M. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology* 75: 255-260.
- Andersen, N. A. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long lived perennials? *Oecologia* 81: 310-315.
- Baker, H.G., 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* :1-24.
- Bashan, Y., Toledo G., y Holguin, G., 1995. Fiat top decay syndrome of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*): description and distribution in Baja California Sur, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 73: 683-692.
- Beatley, J.C., 1979. Fluctuations and Stability in climax shrub and woodland vegetation in Mojave, Great Basin, and Transition Deserts of southern Nevada. *Israel Journal of Botany* 28: 149-148.
- Birkeland, P. W., 1984. *Soils and Geomorphology*. Oxford University Press. New York. USA.
- Birkeland, P.W. 1990. Soil - geomorphic - research - a selective overview. *Geomorphology* 3: 207-224.

- Bouyoucos, G.J., 1962. Hydrometer method improved form making particle analysis of soil, *Agronomy Journal* 54: 464-465.
- Brown, J.H y Davidson, D.W. 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science* 196: 880-882.
- Brown, J.H., Reichman, O.J y Davidson, D.W. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology Systematic* 10: 201-227.
- Brown, J.H., D.W. Davidson, and O.J. Reichman, 1980. An experimental analysis of granivory in a desert ecosystem. *American Zoologist*
- Caswell, H. 1986. Life Cycles models for plants. En Gross, L. J. and Miura R.M. 1986. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences* Vol. 18 American Mathematical Society USA.
- Caswell, H. 1989. *Matrix Population Models*. Construction analysis and interpretation. Sinauer Associates Inc. Sunderland. Mass.
- Cochran, E.M. y Ellner, S., 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage structured populations. *Ecological Monographs* 62: 345-364.
- Connell, J.H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. in *Dynamics of populations*, ed. P.J. Den Boer, G. Gradwell, pp. 298-312. Wageningen PUDOC.
- Craws, T.E., Kitayama, K., Fownes, J., Riley, R.H., Herbert, D., Mueller-Dumbols, D., Vitousek, P.M., 1995. Change in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology* 76:1407-1424.
- Cui, M. y Nobel, P.S., 1992. Nutrient status, water uptake and gas exchange for three desert succulents infected with micorrizal fungi. *New Phytologist* 122:843-849.
- Durham, J.W. & Allison, E.C. 1960. The geologic history of Baja California and its marine fauna. *Systematic Zoology* 9:47-81.
- Evenari, M. 1985. *The desert environment*. Hot Deserts and Arid Shrublands. A. (Eds. M. Evenari, I. Noy-Meir & D.W. Godall). pp. 1-22. Elsevier Amsterdam.
- Fleming, T.H., 1993. Plant-visiting bats. *American Scientist* 81: 460-467.
- Fleming, T.H., Maurice S, Buchmann, S.L. y Tuttle, M.D. 1994. Reproductive biology and the relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 81: 858-867.
- Fleming, T.H. y Sosa, V.J., 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75: 845-851.
- Flores Díaz, A., 1974. *El escenario Geográfico. México, panorama histórico y cultural*. Instituto Nacional de Antropología, México.
- Fowler, N. 1986. The role of Competition in Plant Communities in Arid and Semiarid Regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 89-110.
- Franco, A.C. & Nobel, P.S. 1989. Effect of nurse plants of the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.

- García, E., 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gibson, A.C. & Nobel, P.S. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge.
- Gile, L.H., Peterson, F.F., y Grossman, R.B., 1966. Morphological and genetic sequences of carbonate accumulation in desert soils. *Soil Science* 101: 347-360.
- Gile, L.H., Hawley, J.W., y Grossman, R.B., 1981. Soils and Geomorphology in the Basin and Range Area of Southern New Mexico. Guidebook to desert project. Memoir 39. New Mexico Bureau of Mines and Mineral Resources, Socorro, New Mexico.
- Glenn-Lewin, D., Peet, R.K. y Veblen, T.T. 1992. *Plant Succession: theory and predictions*. Chapman & Hall, London.
- Goldberg, D. E. y R. M. Turner, 1986. Vegetation change and plant demography in permanent plots in the Sonoran desert. *Ecology* 67:695-712.
- Grant, V. & Grant, K.A. 1979. The pollination spectrum in the Southwestern American cactus flora. *Plant systematics and Evolution* 133: 29-37.
- Harper, J.L., Williams, J.T. y Sagar, G.R., 1965. The behaviour of seeds in soil. Part 1. The heterogeneity of soils surfaces and its role in determining the establishment of plants from seeds. *Journal of Ecology* 53 273-286.
- Harper, J.L. & White, J. 1974. *The demography of plants*. Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York.
- Harper, J.L., 1977. *Population Biology of plants*. Academic Press, London.
- Hennessy, J.T. Gibbens, R.P., Tromble, J.M. y Cardenas M., 1983. Water properties of caliche. *Journal of Range Management* 36: 723-726.
- Howe, H.F., and Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-28.
- Hubell, S. P., 1980. Seed predation and coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- Hutto, R.L., McAuliffe, J.R. & Hogan, L. 1986. Distributional associates of the Saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Southwestern Naturalist* 31: 469-476.
- Inouye, R.S., Byers y J.H. Brown. 1980. Effects of predation, and competition on survivorship, fecundity and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.
- Inouye, R.S. 1991. Population Biology of Desert Annuals. En *The Ecology of Desert Communities*. (Ed. G.A. Polis). pp 27-54, University of Arizona Press, USA.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.

- Jordan, P.W. and Nobel, P.S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62(4): 901-906.
- Key, L.J., Delph, L.F., Thompson, D.B., Van Hoogenstyn, E.P., 1984. Edaphic factors and the perennial plant community of Sonoran Desert Bajada. *Southwestern Naturalist* 29: 211-222.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1:18
- Madrey, L.E. 1982. *Geografía de la Atmósfera*. Colegio de Geografía. UNAM, México.
- McAuliffe, J. 1984. Sahuaro nurse tree associations in the Sonora Desert: Competitive effects of sahuaro, *Oecologia* 64: 319-321.
- McAuliffe, J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *The American Naturalist* 131:459-490.
- McAuliffe, J., 1991. Demographic shifts and plant succession along a late Holocene soil chronosequence in the Sonoran Desert of Baja California. *Journal of Arid Environments* 20: 165-178.
- McAuliffe, J., 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecological Monographs* 64: 111-148.
- McMahon, 1980. Introduction. *Arid-Land Ecosystems* vol 2, (eds D.W. Goodwill & R.A. Perry) Cambridge Univ. Press
- Millthorpe, F.L., 1960. The income and loss of water in arid and semiarid zones. *In* Plant water relationships in arid and semiarid conditions: Reviews of research UNESCO Arid Zone Research 15: 9-36.
- Muller, C., 1940. Plant succession in the *Larrea-Flourensia* climax. *Ecology* 21: 206-212.
- Nobel, P.S. 1988. *Environmental Biology of Agaves & Cacti*, Cambridge Univ. Press.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystem: environment and producers, *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 25-51.
- Parker, K.C. 1988. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Vegetatio* 78: 125-140.
- Peterson, F.F. 1981. Landforms of the Basin and Range Province Defined for Soil Survey. *Nevada Agricultural Experiment Station Technical Bulletin* 28. University of Nevada Reno.
- Potts, G.A., 1991. Desert Communities: An Overview of Patterns and Processes. *The Ecology of Desert Communities* (Ed. G.A. Potts). pp. 1-25 Univ. of Arizona Press.
- Reichman, O.J. 1979. Desert Granivore Foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: (6) 1085-1092.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México.
- Shreve, F., 1942. The desert vegetation of North America. *Botanical Review* 8: 195-246.

- Shreve, F., 1951. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. Vol. 1 *Vegetation*. Carnegie Institution of Washington Publication 591.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanly, I. & A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography—relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Solbrig, 1980. O.T., 1980. *Demography and evolution in plant populations*. Botanical monographs, vol 15. Blackwell scientific publications. London.
- Sosa, M. y Soriano, P. 1992. Los murciélagos y los cactus: una relación muy estrecha. *Carta Ecológica* 61: 7-10.
- Steenbergh, W.H. y Lowe, C.H. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at the Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825-834.
- Steenberg, W.F. & C.H. Lowe. 1983. *Ecology of the Sahuaro II. Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant*. National park service. *Scientific Monograph*. Series No. 8. Washington, D.C. U.S. Government printing Office.
- Turner, R.M., Alcorn, S.M., Olin, G. y Booth, J.A. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127: 95-102.
- Turner, R.M., 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran desert site. *Ecology* 71: 464-477.
- Vallente-Banuel, A. 1991. Dinámica de establecimiento de cactáceas: Patrones generales y cronosecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodriza en los desiertos. Tesis de Doctorado, UNAM, México.
- Vallente-Banuel, A., A. Bolongaro-Crevena., O. Briones, E. Ezcurra., M. Rosas., H. Nuñez., G. Bernard y E. Vazquez. 1981a. Spatial relationship between cacti and nurse shrubs in a semiarid environment in central México. *Journal of Vegetation Science* 2:15-20.
- Vallente-Banuel, A., F. Vile y J.A. Zavala-Hurtado. 1991b. Replacement Pattern: Facilitation and competition in a Giant Columnar Cactus of Central Mexico. (*Neobuxbaumia tetetzo*). *Journal of Vegetation Science* 2: 11-14.
- Vallente-Banuel, A y E. Ezcurra, 1991. Shade as cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Vallente-Banuel, A. et al 1995. Influencia de la evolución de una pendiente de piedemonte en una vegetación de cardonal de *Pachycereus pringlei* en Baja California Sur, México. *Investigaciones geográficas boletín numero especial* 3 : 101-113.
- Vallente-Banuel, A. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Vasek, F. 1960. Early successional stages in Mojave Desert shrub vegetation. *Israel Journal of Botany* 28: 133-140.
- Vasek, F.C., 1963. Plant succession in the Mojave Desert. *Crososoma* 9:1-23.

- Vasek, F. y L.J. Lund. 1980. Soil characteristics associated with primary plant succession on Mojave desert dry lake. *Ecology* 61: 1013-1018.
- Webb, R.H., Steiger, J.W. y R.M. Turner, 1987. Dynamics of Mojave Desert shrub assemblages in the Panamint mountains, California. *Ecology* 68:478-490.
- West, N.E., 1982. Dynamics of plant communities dominated by chenopod shrubs. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 8: 73-84.
- Yeaton, R.I. y Romero-Manzanarez. 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri* - *Opuntia streptacantha* association, southern Chihuahuan desert, México. *Journal of Ecology* 74: 211-217.
- Zedler, P.H. 1981. Vegetation change in chaparral and desert communities in San Diego county, California. En: D.C. West, H.H. Shugart, y D.B. Botkin (eds.) *Forest succession*. Springer Verlag, N.Y., E.U.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

ANEXO

Análisis de Varianza; número de semillas germinadas en las superficies geomórficas de Punta Arena de la Ventana, Baja California Sur.

Fuente	g.l.	SC	CM	F	SIG.
Superficie	1	29.753	29.753	162.1	***
Tratamientos	11	92.308	8.44	46.14	***
Superficie * Tratam.	11	47.409	4.30	23.54	***
Error	193	35.33	0.103		
Total	216	205.41			

Análisis de Varianza número sobrevivientes en las superficies geomórficas de Punta Arena de la Ventana, Baja California Sur.

Fuente	g.l.	SC	CM	F	SIG.
Superficie	1	0.00069	0.00069	154.4	***
Tratamientos	11	0.00215	0.00019	43.87	***
Superficie * Tratam.	11	0.001047	9.51E-05	21.27	***
Error	193	0.000863	4.47E-06		
Total	216	0.00475			

Análisis de Varianza; número de semillas germinadas en las superficies geomórficas de Punta Arena, considerando la adición de agua.

Fuente	g.l.	SC	CM	F	SIG.
Superficie	1	0260.26	0260.26	12.69	***
Tratamientos	2	02724.13	41362.06	63.54	***
Superficie * Tratam.	2	105.73	52.06	0.00	
Error	54	34503.33	630.01		
Total	59	126356.9			

Análisis de Varianza; Pruebas de infiltración.

Fuente	g.l.	SC	CM	F	SIG.
Superficie	1	71797.37	71797.37	50.46	***
Error	86	105612.9	1228.05		
Total	87	182835.8			

Contrastes ortogonales sobre los tratamientos del experimento de establecimiento.

Tratamiento	TRATAMIENTOS																				F	Sig.
	Superficie Reciente										Superficie Antigua											
	CEVnd	CEVn	CEVn	CEVnd	CEVn	CEVn	CEnd	CEm	CEm	EEnd	SEm	SEN	SEnd	CEVnd	CEVn	CEVn	CEnd	CEm	CEm	SEnd		
1	0.02	0.12	0.16	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02		
21	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	0	0	0		
22	0	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	0	0		
23	0	0	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	0		
24	0	0	0	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0		
25	0	0	0	0	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0		
26	0	0	0	0	0	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0		
27	0	0	0	0	0	0	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0		
28	0	0	0	0	0	0	0	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
29	0	0	0	0	0	0	0	0	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+1	0	0	0	0	0	0	0	0		
33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+1	0	0	0	0	0	0	0		
34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+1	0	0	0	0	0	0		
35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+1	0	0	0	0	0		
36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+1	0	0	0	0		
37	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	-3	-3	-3	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	-3		
38	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	-3	-3	-3	0	0	0	0	0	0	0	0		
39	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	-3		
40	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	0	0	0	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-3		
41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0		
42	0	0	0	+1	+1	+1	-1	-1	-1	0	0	0	0	+1	+1	+1	-1	-1	-1	0		
43	0	0	0	+1	+1	+1	-1	-1	-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
46	0	0	0	+1	+1	+1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
47	+2	-1	-1	+2	-1	-1	+2	-1	-1	+2	-1	-1	+2	-1	-1	+2	-1	-1	+2	-1		
48	+2	-1	-1	+2	-1	-1	+2	-1	-1	+2	-1	-1	0	0	0	0	0	0	0	0		
49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+2	-1	1	+2	-1	-1	+2	-1		
50	0	+1	+1	0	+1	+1	0	+1	+1	0	+1	+1	0	-1	0	-1	-1	0	-1	0		
51	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1		
TOTAL	7	3	3	16	3	7	3	1	4	-1	5	-3	3	-3	2	4	-2	-1	0	-7		

- CEVnd = Con exclusion de depredadores vertebrados e invertibrados en suelo desnudo.
- CEVn = Con exclusion de depredadores vertebrados e invertibrados bajo malla.
- CEVm = Con exclusion de depredadores vertebrados e invertibrados bajo nodriza.
- CEVnd = Con exclusion de depredadores vertebrados en suelo desnudo.
- CEVm = Con exclusion de depredadores vertebrados bajo malla.
- CEVn = Con exclusion de depredadores vertebrados bajo nodriza.

- CEnd = Con exclusion de depredadores invertibrados en suelo desnudo.
- CEm = Con exclusion de depredadores invertibrados bajo malla.
- CEIn = Con exclusion de depredadores invertibrados bajo nodriza.
- SEnd = Sin exclusion de depredadores en suelo desnudo.
- SEm = Sin exclusion de depredadores bajo malla.
- SEN = Sin exclusion de depredadores bajo nodriza.