

244627



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS



**BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM**

**ESCURRIMIENTO CAULINAR Y EFICIENCIA ARQUI-
TECTONICA PARA LA CAPTACION DE AGUA EN
CINCO ESPECIES DE PLANTAS DEL VALLE DE
ZAPOTITLAN SALINAS, PUEBLA.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
FERNANDO RAMIREZ DE ARELLANO

Director de Tesis: EXEQUIEL EZCURRA

MEXICO, D.F

1996



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrin Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "Esgurrimiento caular y eficiencia arquitectónica para la captación de agua en varias plantas del valle de Zapotitlán Salinas, Puebla"

realizado por Fernando Ramírez de Arellano Jiménez

con número de cuenta 8453469 - 1 . pasante de la carrera de BIÓLOGO

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azua

Propietario

Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Propietario

Dr. Arturo Flores Martínez

Suplente

Dra. Maria Teresa Valverde Valdés

Suplente

Biól. Cristina Mourelle de Battisti

Consejo Departamental de Biología

DE BIOLOGIA

A la memoria de mi abuela

A mis padres y hermanos

A Damar y Emilio

Al pueblo mixteco

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue realizado bajo la dirección del Dr. Exequiel Ezcurra, a quien agradezco su paciencia y su amistad.

El comité tutorial estuvo formado por el Dr. Jorge A. Meave, la Dra. Ma. Teresa Valverde, el Dr. Arturo Flores y la Biól. Critina Mourelle, cuyos valiosos comentarios enriquecieron e hicieron más legible este trabajo.

Quiero agradecer muy especialmente a mis amigos y compañeros de laboratorio Santiago Arizaga, Eduardo Peters y Ernesto Vega (colectivo "ARPERAVE") por toda su ayuda, tanto en el campo como en el laboratorio, y por los buenos momentos.

Por su ayuda técnica en el campo también agradezco a Jorge E. Rodríguez ("El Cuícuiri"), a George Dyer, a Irene Jiménez y a Carmen Páez

El Sr. Everardo Castillo y familia, Panchita, el pueblo y las autoridades de Zapotitlán Salinas, Puebla, siempre nos han brindado su hospitalidad.

Doy las gracias también a mis compañeros de laboratorio, tanto a los de antaño: Alice, Oscar B., Arturo, Cristina, Pedro, Santiago, Eduardo, Ernesto, Polo, Miguel, Héctor N., Héctor G. ("Chano") y Nina; como a los nuevos: César Rodríguez ("el Kid"), Carlos Martorell, Miguel Gutiérrez y muy especialmente a Salvador Sánchez Colón.

A aquellos que me proporcionaron literatura e información: Alfonso Valiente, Leopoldo Galicia, Leopoldo Valiente, Eduardo, Ernesto, Prof. Stanley Herwitz, Jorge Meave, Glenn Fournier y personal del CICH.

A Alberto Búrquez, mi primer director.

A Miguel Martínez y a los alumnos de su laboratorio, por su generosidad y compañerismo

A Aníbal Huerta y Teresa Chávez de la C.L.T., con quienes hice mi servicio social, por su amistad y buenos consejos.

Al Instituto Luis Vives, a la Facultad de Ciencias UNAM y a los muchos buenos profesores y compañeros que conocí en estas instituciones, en particular a Ma. Luisa Gally, forjadora de biólogos, a Guillermo Vázquez (maestro y compañero de lides ecologistas) y a Alejandro Martínez Mena ("El tío Alejo").

Al personal del ahora Instituto de Ecología de la UNAM, en particular a Daniel Piñero, Ken Oyama, Gloria, Alicia y Chelito y al personal administrativo en general, por su valioso apoyo.

A todos mis alumnos (F.C. UNAM) y ex-alumnos (I.E. e Inglés), espero no haberlos deformado mucho.

A mis padres, a Damar y Emilio, y a Claudia, Hussein y Stephan por su invaluable apoyo y cariño incondicional, cualquier agradecimiento se queda corto; a mi tío Jorge (por su hospitalidad durante el congreso de botánica en Cuernavaca) y mi tío Joel (por prestarme su imprenta), y en general a todos mis tíos, primos, sobrinos y familia política por aguantarme, claro está.

A mis cuates: Héctor Ceceña y Alejandro Valderrama por su apoyo logístico ("Polígono Educación"), Eduardo y Silvia, Javier y Nuria, Héctor y María José, Angela y Roberto, Jorge y Laura, Toño, Igor, Iskra, Felipe Brizuela, Federico Arredondo, Renato y Doménico Capello (por darme prolongada posada), Mónica Alvarado, Ariel Rojo, Miguel Ortega ("Miniño"), Sören Ramos, Poncho Figueroa ("Santa Sabina"), Rogelia y Marciano, Angel y la banda de "Guanatos". También a los recién nacidos, y a todos los que me falten, por haber creído en mí y por su amistad, por supuesto.

ÍNDICE

	página
AGRADECIMIENTOS	ii
ÍNDICE	iv
Lista de figuras	v
Lista de tablas	v
RESUMEN	vi
ABSTRACT	viii
INTRODUCCIÓN	1
Antecedentes	1
Escurrimiento caular	5
OBJETIVO	9
Hipótesis generales	9
MATERIAL Y MÉTODOS	10
Descripción de la zona de estudio	10
Especies utilizadas	12
Técnicas de campo	14
Cálculo de las eficiencias para captar agua	16
Modelos de eficiencia	17
RESULTADOS	21
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	33
El problema de la arquitectura	34
Patrones de escurrimiento	34
Arquitectura y lluvias someras	38
El modelo logístico y el umbral de escurrimiento	40
Intervalos de escurrimiento óptimo	41
BIBLIOGRAFÍA	44
APÉNDICE	50
1) Tabla de promedios	50
2) Tablas de ANDEVAS	51

Lista de figuras

	página
Figura 1: Montaje experimental	15
Figura 2: Precipitación acumulada	22
Figura 3: Volúmenes colectados	25
Figura 4: Eficiencia máxima (área basal)	26
Figura 5: Eficiencia máxima (cobertura)	27
Figura 6: Modelo de eficiencia (área basal)	29
Figura 7: Modelo de eficiencia (cobertura)	30
Figura 8: Umbrales de escurrimiento	31

Lista de tablas

Tabla 1: Áreas basales y coberturas	21
Tabla 2: Significancias para el modelo logístico	28
Tabla 3: Parámetros del modelo logístico	32

RESUMEN

Entre los factores que afectan la capacidad de las plantas desérticas para obtener agua, el escurrimiento caulinar o concentración de agua de lluvia captada por la planta en torno a la base, ha sido poco estudiado. En el presente trabajo se evaluó la manera en que la forma aérea de cinco especies de plantas desérticas del valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, afecta su capacidad para captar agua de lluvia.

Las especies seleccionadas fueron: *Acacia coulteri*, *Agave karwinski*, *Cercidium praecox*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Neobuxbaumia tetetzo*. Para cada especie se tomaron cuatro individuos y se les colocó un dispositivo de hule alrededor de la base, formando un colector hemitoroidal del cual salía una manguera que conducía el escurrimiento hasta un bidón enterrado, donde se medía periódicamente el agua almacenada. Las cantidades de agua recolectadas fueron comparadas con las precipitaciones pluviales y la cobertura del dosel, para obtener estimaciones de la eficiencia de captación de cada especie según su cobertura y la cantidad de lluvia.

Todas las especies concentraron cantidades considerables de agua en torno a la base, debido fundamentalmente al escurrimiento del agua captada desde las ramas hacia el tronco. Las cactáceas columnares mostraron la máxima eficiencia de captación con respecto a su área de cobertura, particularmente en el caso de *N. tetetzo*, para la cual la cantidad de agua acumulada en la base del tronco fue significativamente mayor a la que hubiera caído en un área desnuda de igual cobertura. Los agaves mostraron una alta eficiencia de captación de agua aún con bajas cantidades de lluvia, a diferencia de las otras especies que mostraron baja eficiencia para eventos de lluvia someros, y cuya eficiencia de captación aumentó en proporción a la precipitación.

Se concluye que las plantas estudiadas escurren agua de manera óptima dentro de cierto intervalo de precipitaciones, por lo que se propone la existencia de un intervalo de escurrimiento óptimo a partir de un umbral de escurrimiento específico.

ABSTRACT

Among the factors influencing the capacity of desert plants to obtain water, stem flow, the rainwater funneled down the branches into the trunk's base, has seldom been studied. In the present study, the effect of the aerial architecture of five semi-desert perennials on their ability to generate stem flow was evaluated.

Five different species from Zapotitlán Salinas, central Mexico, were chosen: *Acacia coulteri*, *Agave karwinski*, *Cercidium praecox*, *Myrtillocactus geometrizans* and *Neobuxbaumia tetetzo*. Hemitoroidal stem flow collars were attached to four individuals of each species, the water being directed to collector bins buried underground from which it was periodically measured. Stored quantities of funneled water were compared with open air precipitation measurements and plant canopy projection areas in order to obtain estimates of funneling efficiency per cover area at different precipitations.

Considerable amounts of rainwater were concentrated via stem flow at the base of all species studied. Giant columnar cacti achieved the highest funneling efficiencies per cover area, particularly *N. tetetzo*, in which water quantities stored at the base were significantly higher than those expected from an equivalent open air area. *Agave* species showed maximum funneling efficiency from the shortest rain events, while other species had to wait for larger rainwater inputs in order to behave as effective water funnelers, following a sigmoidal pattern.

Since peak efficiency gain was achieved at significantly different rainfall inputs, I propose the existence of an optimal stem flow interval following a species-specific stem flow threshold parameter.

"Naturaleza es templo donde vivos pilares dejan salir a veces palabras confundidas. Pasa en ella el hombre por forestas de símbolos que lo observan con unas miradas familiares"

Charles Baudelaire.

INTRODUCCIÓN

Antecedentes

Las zonas áridas y semiáridas son sistemas que se caracterizan por la baja disponibilidad de algunos recursos, principalmente agua, y por la alta heterogeneidad espacial y temporal en que ésta se presenta (Noy-Meir, 1973).

Uno de los principales problemas a los que están expuestos los organismos de zonas desérticas es a los bajos niveles de precipitación, los que aunados a las altas temperaturas producidas por la radiación solar (y por tanto a altas demandas evaporativas), producen una importante deficiencia hídrica. El agua es el principal factor limitante en el crecimiento y sobrevivencia de las plantas desérticas (Solbrig et al., 1977; Fowler, 1986; Nobel, 1988). Por lo tanto es el control dominante de los procesos biológicos de zonas áridas, las cuales se han definido como "ecosistemas controlados por agua" (Noy-Meir, 1973).

Es probable que por estas razones muchas plantas de zonas desérticas presenten una serie de características morfológicas, fisiológicas y ecológicas que les permiten la mejor utilización de este recurso limitante (Solbrig et al., 1977; Cody, 1986).

Adaptaciones de plantas desérticas a la escasez de agua

El problema de la disponibilidad del agua en zonas áridas y semiáridas tiene varias expresiones en la vegetación de estos ecosistemas. Una primera serían las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de cada especie.

Entre las características morfológicas encontramos la reducción de la proporción superficie/volumen de las hojas, la reducción de espacios intercelulares, el incremento de elementos conductores (esclerenquima y clorénquima) y los cambios de forma y tamaño en las hojas (i. e. micro y

nanofilia). Además, se pueden encontrar cutículas gruesas, estomas hundidos, alta densidad estomática, pubescencia en las hojas, células de menor tamaño, pared celular gruesa y elementos conductores estrechos (Solbrig et al., 1977). En otras plantas, como las cactáceas, han desaparecido las hojas y se ha desarrollado la succulencia en el tallo, pasando la función fotosintética al mismo, y se han desarrollado estructuras como las espinas o los tricomas, así como sistemas radiculares especializados (Cody, 1986; Nobel, 1988; Lynch, 1995). En el caso de las agaváceas también se ha desarrollado la succulencia en las hojas y la presencia de espinas y raíces especializadas (Nobel, 1988). A esta serie de características se les ha dado en llamar "xeromórficas" (Schimper, 1903 en Solbrig et al., 1977).

Las respuestas fisiológicas al estrés hídrico en plantas desérticas también varían según la especie de planta. Ejemplos de esto son el metabolismo ácido para la fijación de CO₂ (conocido como CAM, por sus siglas en inglés, que implica cierre estomático durante el día), el surgimiento de "raíces de lluvia" pocas horas después de un evento lluvioso en plantas suculentas (Nobel, 1988), la gran resistencia estomática y la capacidad de fotosintetizar aún a niveles de hidratación muy bajos en los tejidos foliares de arbustos, y la actividad de raíces capaces de extraer agua a potenciales hídricos muy bajos en el suelo (Solbrig et al., 1977).

La alta diversidad de formas de vida en los desiertos es otra de las expresiones adaptativas a la aridez (Solbrig et al. 1977). En los medios áridos y semiáridos dos tipos de presiones selectivas afectan la forma de las plantas: el medio físico, el cual provoca convergencia de caracteres (a menudo entre plantas pertenecientes a diferentes grupos taxonómicos) poniendo restricciones en su morfología, y el factor biológico, el cual produce divergencia de caracteres (Cody, 1986). No en vano numerosos autores (Raunkiaer, 1905,

en Cain, 1950; Shreve, 1951; Miranda, 1955; Solbrig et al., 1977; Rzedowski, 1978; Schimper, 1903, en Cody, 1986) han llamado la atención sobre la gran diversidad de formas de vida que coexisten en los desiertos.

Esta diversidad de formas indica la posibilidad de enfrentar un mismo problema (la falta de agua en el sistema) de muchas maneras diferentes, ya que las plantas, con sus diferencias morfológicas, fisiológicas y de ciclo de vida, desarrollan diferentes estrategias de aprovechamiento de los recursos y pueden por tanto ocupar diferentes nichos, reduciendo los efectos competitivos con otras plantas (Shreve, 1951; Sala y Lauenroth, 1982; Cody, 1986; Briones, 1992).

Interacciones bióticas en los desiertos

La inexistencia o poca importancia de la competencia entre plantas ha sido una visión largamente arraigada en la literatura ecológica de zonas áridas (Went, 1942; Shreve, 1951; Noy-Meir, 1973; Cody, 1986) a partir del hecho de que la escasez de recursos limita severamente la densidad de la vegetación (Flores, 1994)

En contraposición, otros autores han sugerido que la competencia puede ser muy fuerte en medios estresantes y que puede jugar un papel importante en la estructuración de comunidades desérticas (Cable, 1969; Fonteyn y Mahall, 1978; Fowler, 1986; Tilman, 1988; Briones, 1992; Flores, 1994).

Además de la competencia, la existencia de interacciones de tipo positivo ha sido señalada últimamente como un factor importante en la estructuración de las comunidades desérticas. Tal es el caso del patrón de establecimiento de diversas plantas bajo el dosel de otras, conocido como nodricismo (McAuliffe, 1984; Fowler, 1986; Yeaton y Romero-Manzanares, 1986; Franco y Nobel, 1989;

Valiente-Banuet et al., 1991a, 1991b; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

La distribución del agua en las comunidades desérticas

Al comienzo de esta sección se mencionó la alta heterogeneidad espacial y temporal en la disponibilidad de algunos recursos en las zonas áridas. Si bien la falta de recursos como el agua impone limitaciones al conjunto de la vegetación, la cantidad de éstos varía fuertemente de un sitio a otro, favoreciendo la diferenciación de nichos (Cody, 1986). De tal manera, la disponibilidad de agua para la planta no depende sólo de la distribución temporal de la precipitación (Briones, 1992), ya que otros factores físicos y biológicos también la afectan.

Entre los factores físicos que influyen en la distribución de la humedad del suelo están las diferencias evaporativas por efecto de ladera (Peters, 1993), así como la distribución diferencial de las características físicas de los suelos y por lo tanto la de los procesos hidrológicos (Galicia, 1992).

Aunque la cobertura vegetal depende de la disponibilidad de agua en la comunidad, también influye en su distribución espacial y temporal, produciéndose así un efecto sinérgico entre ambiente y vegetación que propicia la formación de microhábitats. Estos son escenario de importantes sucesos ecológicos.

Las plantas no sólo toman agua de la tierra y la transpiran hacia la atmósfera, sino que también pueden redistribuirla y contribuir a su abundancia en zonas muy localizadas que, si bien no alteran mayormente el balance hidrológico del sistema, pueden ser de gran importancia biológica (Noy-Meir, 1973).

Algunas formas en que la vegetación influye positivamente sobre la disponibilidad de agua son las siguientes:

- i) Reduciendo los efectos evaporativos del sol con su sombra (Shreve, 1931, Abd El Rahman y Batanouny, 1965a, 1965b.) y la acción desecante del viento (Went, 1942).
- ii) Modificando propiedades físicas del suelo, como la capacidad de infiltración (Lyford y Qashu, 1969; Tadmor y Shanan, 1969; Mott y Mc.Comb, 1974; Vasek y Lund, 1980).
- iii) Con las raíces, transportando agua durante la noche de los horizontes profundos del suelo hacia la superficie mediante "acarreo hidráulico" (Caldwell y Richards, 1989).
- iv) Deteniendo los flujos de agua de escorrentía en terrenos con pendientes muy bajas, formándose así arcos de vegetación como los que se pueden observar en diversas partes del mundo (Boaler y Hodge, 1964; Mabbutt y Fanning, 1987; Mauchamp, 1992).
- v) Mediante la intercepción de la lluvia por la parte aérea de la planta y su conducción a la base del tronco por escurrimiento caulinar (Specht, 1957; Glover y Gwynne 1962; Glover et al., 1962).

Escurrimiento Caulinar

Todas las plantas interceptan una parte del agua que entra al sistema por precipitación (Specht, 1957; Leonard, 1961; Tromble, 1983; Herwitz, 1985) dejando pasar el resto a través del dosel sin tener contacto con ella (proceso conocido como "throughfall"; Herwitz, 1987a). El agua interceptada es redistribuida de diferentes maneras, ya sea por retención y posterior evaporación a la atmósfera (Gash, 1979; Herwitz, 1985; Nívar y Bryan, 1994), por caída desde

el dosel hacia el suelo o "goteo foliar" (Glover et al., 1962; Herwitz y Slye, 1992) o por escurrimiento por las ramas hacia el tronco, para luego ser depositada en el suelo en torno a la base. Este último fenómeno, conocido como escurrimiento caulinar, ha sido estudiado en varios ecosistemas y con diferentes formas de vida, principalmente árboles, arbustos y pastizales (Specht, 1957, 1972; Leonard, 1961; Glover y Gwynne 1962; Glover et al., 1962; Slatyer, 1965; Zinke, 1967; Pressland, 1973; Hutchinson y Roberts, 1981; Tromble, 1983, 1987; Herwitz, 1985, 1986, 1987a, 1987b; Herwitz y Slye, 1992, 1995; Návar, 1993; Návar y Bryan, 1990, 1994; Kellman y Roulet, 1990; Mauchamp y Janeau, 1993).

El escurrimiento caulinar produce una redistribución espacial de la lluvia que en el caso de árboles tropicales ha sido calificada como extraordinaria, ya que un área efectiva de captación mucho mayor al área del tronco drena hacia el piso por ese conducto (Herwitz, 1986).

Las consecuencias físicas y biológicas de éste fenómeno son diversas. El escurrimiento caulinar puede causar una mayor penetración de agua de lluvia por debajo del tronco que en los alrededores (Specht, 1957; Glover y Gwynne, 1962) y, si la lluvia es suficientemente grande, puede superar la capacidad de infiltración del suelo y generar torrentes superficiales (Herwitz, 1986). El arrastre de iones hacia el suelo (Herwitz, 1987b; Homann et al., 1990; Clement y Witting, 1987), el lavado de nutrientes del suelo por exceso de escurrimiento (Herwitz, 1986; Kellman y Roulet, 1990) y la presencia de epífitas gracias al escurrimiento en ramas ("branchflow", Herwitz y Slye, 1992) han sido otros aspectos estudiados.

Arquitectura vegetal y escurrimiento caulinar

Los estudios de escurrimiento caulinar realizados con distintas especies dan cuenta de la gran diferencia interespecífica en los volúmenes de agua colectados. Esto ha sido atribuido a las diferentes arquitecturas de las copas (Specht, 1957, 1981; Zinke, 1967; Masukata et al., 1990; Návar, 1993)

Varios autores han determinado la correlación entre la magnitud del escurrimiento caulinar y diversos parámetros morfológicos como la cobertura (Pressland, 1973; Herwitz, 1986; Mauchamp y Janeau, 1993), la biomasa (West y Gifford, 1976; Tromble, 1983; Mauchamp y Janeau, 1993), el área foliar (Hutchinson y Roberts, 1981), el índice de cobertura foliar (Leonard, 1961; Herwitz, 1986), el número de ramas y su distribución en categorías de tamaño (Návar, 1993; Mauchamp y Janeau, 1993), la inclinación de ramas u hojas (Hutchinson y Roberts, 1981; Herwitz, 1987a; Návar y Bryan, 1990; Návar, 1993), el tipo de superficie (corteza) y la capacidad de retención (Herwitz, 1985; Návar y Bryan, 1990), la estructura tridimensional de la copa y la presencia de vecinos (Herwitz y Slye, 1992, 1995).

El escurrimiento caulinar en zonas áridas

En los desiertos, el escurrimiento caulinar permite a las plantas concentrar el agua que interceptan por debajo de la base, donde normalmente se encuentra la mayor cantidad de raíces, para su posterior aprovechamiento (Specht, 1957, 1972, 1981; Glover y Gwynne, 1962; Glover et al., 1962; Slatyer, 1965; Pressland, 1973; Mauchamp y Janeau, 1993). El agua así redistribuida penetra a mayor profundidad y se almacena en mayor cantidad, constituyendo una reserva de agua a salvo de la evaporación y de su utilización por otras plantas (Mauchamp y Janeau, 1993). Si bien esta reserva no altera mayormente los balances hídricos de la comunidad en

su conjunto, si los modifica a nivel microambiental, para beneficio de la propia planta (Specht, 1972).

Este fenómeno, muy útil cuando las lluvias son escasas, pierde su importancia cuando las lluvias son mayores y el agua se acumula en mayor cantidad en otras partes del suelo (Glover y Gwynne, 1962). Por lo tanto, las especies que puedan generarlo rápida y eficientemente serán las que mejor provecho saquen de él.

Algunas plantas desérticas tienen una arquitectura especialmente apta para generar escurrimiento caulinar en condiciones de baja precipitación. Ello ha quedado implícito desde los estudios realizados por Specht (1957) y Glover et al. (1962) en Australia. Sin embargo, la información disponible al respecto es todavía muy escasa (Pilgrim et al., 1988; Návar y Bryan, 1990). Los únicos estudios recientes que han abordado el problema de la arquitectura en la generación de escurrimiento caulinar en zonas áridas son los hechos por Návar (1993), Návar y Bryan (1990, 1994) y Mauchamp y Janeau (1993), todos ellos en México.

Cabe mencionar que estos estudios sólo han considerado especies de arbustos. Hasta la fecha no se conoce de ninguno que haya evaluado y comparado las propiedades morfológicas de otros grupos, como cactáceas y agaváceas, en la generación de escurrimiento caulinar.

OBJETIVO

El objetivo del presente estudio es determinar si existen diferencias en la capacidad para captar agua de lluvia y concentrarla en torno a la base, por escurrimiento caulinar, en plantas desérticas que se caracterizan por tener formas de vida contrastantes, así como evaluar la eficiencia de escurrimiento con respecto a diferentes parámetros morfológicos y a la cantidad de lluvia.

Hipótesis generales

- i) La forma aérea de las plantas desérticas es un factor que afecta la magnitud del escurrimiento caulinar y determina la cantidad de agua de lluvia que se concentra en la base de la planta.

- ii) La eficiencia de las diferentes arquitecturas vegetales en la concentración de agua de escurrimiento varía según la magnitud de los eventos de precipitación.

MATERIAL Y MÉTODOS

Descripción de la zona de estudio

El presente estudio fué realizado durante la temporada de abril a diciembre de 1990 en el jardín botánico y vivero de cactáceas "Helia Bravo Hollis" perteneciente a la Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, ubicado en Zapotitlán Salinas, Puebla, en el km 25.5 de la carretera Tehuacán - Huajuapán de León.

El área de estudio se localiza en el valle de Zapotitlán Salinas, ubicado en la porción suroccidental del valle de Tehuacán, Puebla en los 18° 20' lat. N y 97° 28' long. W, a 1407 m (Peters, 1993). El valle de Tehuacán se extiende a lo largo de la Sierra Madre Oriental, localmente llamada Sierra de Zongolica (Díaz Maeda, 1991) y es una de las unidades fisiográficas de la provincia florística de Tehuacán - Cuicatlán, la cual, según Rzedowski (1978), es el enclave de clima seco más alejado hacia el sur y también el más aislado en nuestro país.

El relieve es muy heterogéneo, con gran número de componentes montañosos y pocas zonas planas debido a la interacción de varios procesos geomorfológicos que abarcan diferentes períodos geológicos (García-Oliva, 1991).

La fórmula climática correspondiente a la estación Zapotitlán Salinas (1520 m) es BSohw(e)gw" según la clasificación climática de Köppen modificada por García (1987), y corresponde a un clima seco con régimen de lluvias de verano. La precipitación anual es de 380 mm y la temperatura media anual es de 21.2 °C con oscilaciones de las medias mensuales de entre 7 y 14 °C (Díaz Maeda, 1991).

El valle de Zapotitlán se encuentra limitado por la sierra de Atzingo y Miahuatepec al este, los cerros Pajarito y Chacateca al norte, el cerro Corral de Piedra al sur y el cerro La Mesa al oeste.

La zona presenta una marcada estacionalidad en las lluvias y, contrariamente a lo que caracteriza a otras zonas áridas de México (Ezcurra y Rodrigues, 1986), una alta predecibilidad de los patrones de precipitación, ya que se encuentra fuera de la faja de altas presiones de los 30° (Valiente, 1991). La región debe su aridez al efecto de sombra de lluvia que la Sierra Madre produce al dificultar el paso de los vientos húmedos provenientes del Golfo de México (Smith, 1965). Cuatro son los meses de lluvia, de los cuales junio y septiembre son los más consistentemente lluviosos. Julio y agosto, los menos lluviosos, corresponden a la canícula (Valiente, 1991).

Los suelos son muy someros y pedregosos, halomórficos, y presentan diferentes grados de alcalinidad y salinidad. Entre los suelos hay representados litosoles, cambisoles y xerosoles cálcicos derivados de rocas sedimentarias y metamórficas del Cretácico (Meyrán, 1973).

Su flora tiene un alto grado de endemismo (Smith, 1965; Villaseñor et al., 1990) y contiene la mayor diversidad de cactáceas columnares en el mundo (Briones et al., 1989).

La vegetación corresponde a matorral xerófilo (Rzedowski, 1978). Zavala (1982) cita, en una lista preliminar, 152 especies repartidas en 45 familias y 114 géneros, de las cuales 27 especies corresponden a la familia Cactaceae y 17 a la Leguminosae. El mismo autor divide a la zona en cuatro unidades fisionómicas: matorral espinoso, tetechera, cardonal e izotal.

La vegetación está compuesta por una mayor proporción de especies perennes que de especies anuales, a diferencia de lo que ocurre en otros desiertos. Una posible causa de esto es la alta predecibilidad de las lluvias reportada por Valiente (1991) para esta zona.

En el área del jardín botánico la vegetación dominante corresponde a la de una tetechera. Los terrenos son muy

accidentados, con pendientes hasta de 9° y una superficie muy pedregosa. El suelo presenta una textura moderadamente fina del tipo migajón arcilloso, es muy somero y con altas cantidades de fósforo y materia orgánica (Zavala, 1982). El elemento dominante de esta agrupación es la cactácea columnar gigante *Neobuxbaumia tetetzo*, la cual llega a medir 10 m de altura, sobresaliendo de una carpeta arbustiva donde se encuentran especies como *Mimosa luisana* (uña de gato), *Acacia constricta*, *Cercidium praecox* (palo verde), *Agave marmorata*, *Agave karwinski*, *Cordia cylindrostachya*, *Mamillaria collina* (biznaguita), *Eisenhardtia polystachya* (palo dulce), *Caesalpinia melanadenia* y *Aeschynomene americana*, entre otras (Zavala, 1982; Flores, 1994).

Especies utilizadas

Para medir la eficiencia de captación se seleccionaron especies con forma de vida contrastante y representativas de la zona de estudio: arbustos, agaves y cactáceas columnares. Estas especies son: *Acacia coulteri* Benth. (Mimosaceae), *Agave karwinski* Zucc. (Agavaceae), *Cercidium praecox* (Ruiz y Pavón) Harms (Caesalpiniaceae), *Myrtillocactus geometrizans* (Martius) Console var. *grandiareolatus* (Bravo) Backeberg (Cactaceae), *Neobuxbaumia tetetzo* (Weber) Backeberg (Cactaceae). Esta nomenclatura está de acuerdo a Dávila et al. (1993).

Descripción de las especies

Acacia coulteri Benth.

"Tepeguaje", "Palo de arco", "Huajillo"

Árbol delgado de 3 a 10 m de alto; tronco hasta de 60 cm de diámetro. Madera muy dura. Hojas bipinnadas; pinnas de 6 a 10 pares en todas o casi todas las hojas, de 5 a 8 cm de

largo; folíolos pequeños, hasta de 6 mm de ancho, 10 o más pares por hoja, persistentes (Standley, 1922).

Agave karwinski Zucc.

"Cachitún", "Tobasiche", "Cirial", "Bicuixe"

Plantas rosetófilas con tallos hasta de 2 m de alto, las hojas forman coronas profundas que con la edad se abren hasta el tallo; hojas de 40 a 65 cm de largo y de 3 a 7 cm de ancho, lineal-lanceoladas, ascendentes a dispersas radialmente, verdes, acanaladas o cóncavas arriba, convexas abajo, estrechadas y engrosadas hacia la base (Gentry, 1982).

Cercidium praecox (Ruiz y Pavón) Harms

"Palo verde", "Espino verde", "Manteco", "Retama"

Árbol hasta de 7 m y d.a.p. hasta 30 cm; tronco torcido, ramificado muy cerca de la base; ramas ascendentes, copa muy abierta, a lo largo de las ramas. Corteza externa lisa, pulverulenta, con pequeños cojinetes suberificados, conspicuamente verde a verde grisácea. Grosor total de la corteza de 3 a 6 mm. Hojas bipinnadas, de 2 a 7 cm de largo incluyendo el pecíolo, con uno o dos pares de folíolos primarios, cada folíolo primario formado por 5 a 8 folíolos secundarios de 3 × 1.5 a 10 × 3.5 mm. Los árboles de esta especie son caducifolios (Pennington y Sarukhán, 1968).

Myrtillocactus geometrizzans (Martius) Console var. *grandiareolatus* (Bravo) Backeberg

"Garambullo", "Padre nuestro"

Es una planta arborescente que llega a medir más de 4 m de alto. Tronco bien definido, corto; ramificación abundante formando una copa bastante amplia, como de 5 m. Ramas

numerosas que a su vez se ramifican, algo encorvadas, de 6 a 10 cm de diámetro, de color verde azulado. Costillas 5 o 6, redondeadas, de 2 a 3 cm de alto. Aréolas distantes entre sí 1.5 a 3 cm, lanosas, prolíferas, a veces creciendo en forma ramificada (Bravo, 1978).

Neobuxbaumia tetetzo (Weber) Backeberg var. *tetetzo*

"Tetetzo", "Teteche", "Cardón"

Plantas muy altas, gigantescas, de 10 a 15 m de altura o más; cuando jóvenes columnares, después salen del tallo principal, a diversas alturas, algunas ramificaciones; toda la planta es de color verde grisáceo claro; tronco principal de 30 a 60 cm de diámetro; Ramas erectas un poco divergentes. Costillas 13 a 17, a veces más en las partes viejas de los tallos, apenas prominentes, pero en las ramas y hacia los ápices son elevadas, de 2 a 2.5 cm de alto y algo tuberculadas, quedando los tubérculos separados por una depresión transversal más o menos triangular. Aréolas distantes entre sí 7 a 10 mm y hasta 2 cm en las partes viejas del tallo, largamente obovadas, de 1 a 1.5 cm de largo por 5 a 6 mm de ancho, las del ápice, en donde nacen las flores, tienen abundante fieltro lanoso moreno claro, en las demás hay fieltro grisáceo que pronto desaparece. (Bravo, 1978).

Técnicas de campo

Dispositivo para captar agua

Para captar el agua que escurría por las ramas hacia la parte basal del tronco se procedió a rodearlo con un embudo hemitoroidal a una altura aproximada de 30 cm. Cada uno de éstos se hizo a base de una cámara de llanta recortada y cosida con hilo de carnaza y aguja curva, y pegada con pegamento comercial ("Resistol 5000"), asegurándose que se

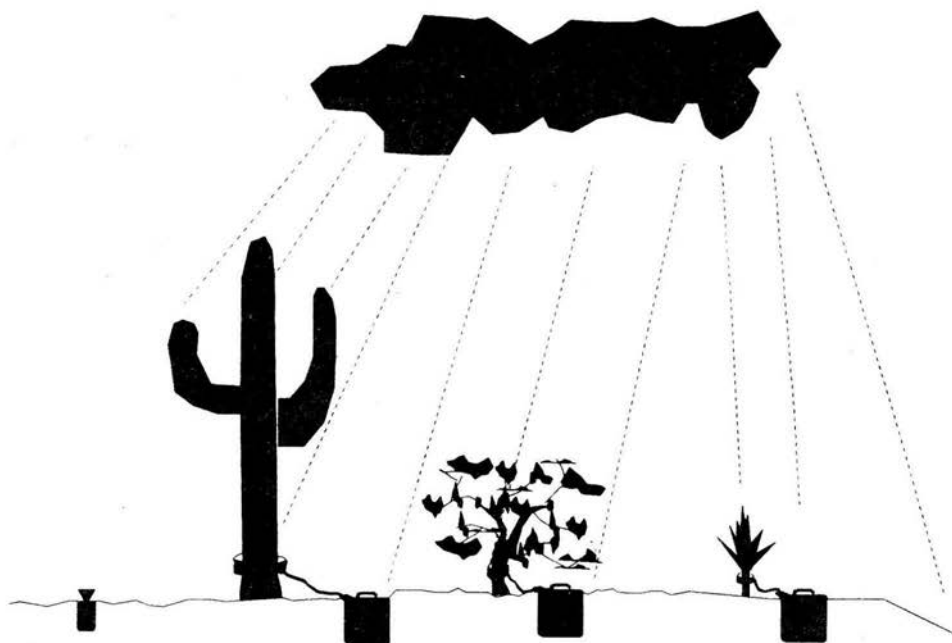


Figura 1. Montaje experimental

ajustara firmemente alrededor del tronco. Cualquier posible orificio entre éste y la cámara fue sellado con silicón.

Para el desagüe se aprovechó el pivote de la cámara, dejando éste siempre en la parte más baja del dispositivo. Al pivote se ajustó una manguera que conducía el agua hasta un bidón de plástico con capacidad para veinte litros, el

cual era enterrado en el suelo a una distancia de alrededor de un metro o más de la base de la planta (Fig. 1). Para evitar la evaporación del agua captada, se ponía una capa delgada de aceite comercial para muebles color rojo en el fondo del bidón.

Mediciones

La cuantificación del agua captada se hacía cada dos semanas, cuando menos, desenterrando el bidón y midiendo el agua con un vaso de precipitado y una probeta. Al concluir las mediciones, se reponía el aceite que fuera necesario y se volvía a enterrar el bidón sin agua.

Para registrar la precipitación durante el período de estudio, fueron instalados en la misma zona un total de seis pluviómetros a cielo abierto (Fig. 1), con los cuales se obtuvieron registros en las mismas fechas en que se vaciaban los bidones.

Para cada especie se utilizaron cuatro individuos a los cuales se les midió cuidadosamente el diámetro mayor y menor de la copa (en el caso de *N. tetetzo* se escogieron individuos sin ramificar y sólo se midió diámetro de la base) y el diámetro mayor y menor del tronco a la altura del dispositivo recolector (base). Con estos diámetros (d_c y d_b) se calcularon, utilizando la fórmula de la elipse, las áreas de cobertura (A_c) y basal (A_b) para cada individuo.

Cálculo de las eficiencias para captar agua

Los volúmenes de agua colectada por escurrimiento (V) fueron divididos para cada individuo entre su área de cobertura (A_c), como lo sugiere Pressland (1973), y por su área basal (A_b). Así se obtuvo la lámina o profundidad de lluvia que, canalizada como escurrimiento caulinar, cae en

un área equivalente al dosel (C_C), y la lámina de lluvia que es concentrada en un área equivalente a la base (C_b):

$$C_C = V / A_C$$

$$C_b = V / A_b$$

Como los volúmenes estaban expresados en cm^3 y las áreas en cm^2 , las profundidades de lluvia se obtuvieron en cm . Sin embargo, los valores que se muestran en las gráficas están expresados en mm para facilitar su interpretación, ya que las cantidades de lluvia normalmente se expresan en estas unidades.

También se calcularon las eficiencias de escurrimiento (E), definidas como una razón entre la profundidad de lluvia y la precipitación medida a cielo abierto (P):

$$E_C = C_C / P$$

$$E_b = C_b / P$$

donde E_C es la proporción de la lluvia que al caer en el área de cobertura es captada por la planta y escurrida hasta la base; y E_b nos indica qué tanta más agua de lluvia llega al área de la base gracias a la presencia de la planta (Herwitz, 1986).

Se probaron tres hipótesis sobre la relación entre los valores de eficiencia para área basal (E_b) y para cobertura (E_C) en relación a la cantidad de lluvia. Cada hipótesis fue formulada como un modelo estadístico que se puso a prueba ajustándolo a los datos.

Hipótesis nula. La eficiencia de captación no varía con la cantidad de lluvia. Esta hipótesis puede expresarse

matemáticamente como $\partial E / \partial P = 0$, donde E es la eficiencia de captación y P es la precipitación. Integrando esta ecuación diferencial se obtiene que $E = E_{max}$, es decir, que la eficiencia de captación es constante e igual a la máxima eficiencia posible (E_{max}) para cualquier valor de precipitación. El modelo resultante, que es de sólo un parámetro, tiene 0 grados de libertad.

Hipótesis de eficiencia creciente. Bajo esta hipótesis se supuso que la eficiencia de captación se incrementa gradualmente con la cantidad de lluvia hasta alcanzar un valor máximo (E_{max}). Esta hipótesis puede expresarse matemáticamente como $\partial E / \partial P = \alpha (E_{max} - E)$, donde α es una medida de la intensidad de respuesta o rapidez con que la eficiencia de captación alcanza el valor máximo. Integrando este modelo se obtiene que $E = E_{max} (1 - e^{-\alpha P})$, que es la clásica ecuación de "incrementos decrecientes" usada en economía y edafología, también conocida como el "modelo de amortiguamiento exponencial" (*exponential dampening model*). Este modelo, que es de dos parámetros (α y E_{max}), tiene un grado de libertad.

Hipótesis de eficiencia creciente con umbral. Bajo esta hipótesis se supuso que la eficiencia de captación es un fenómeno sigmoide, es decir, que a cantidades bajas de lluvia la eficiencia del escurrimiento caulinar es baja dado que el agua interceptada se queda en las ramas, adherida a la corteza y a las hojas como resultado de la tensión superficial. Siguiendo los supuestos de esta hipótesis, al llegar a cierto umbral de precipitación (θ) la capacidad de retención de la corteza se satura y el escurrimiento aumenta rápidamente hasta alcanzar un valor máximo (E_{max}). Este modelo está basado - entre otros trabajos - en los resultados de Sala y Lauenroth (1982) que demostraron que a bajas intensidades de lluvia sólo algunas formas de vida son capaces de aprovechar el agua caída, pero que al aumentar la precipitación aumenta también el número de especies que

pueden aprovecharla. Matemáticamente, la hipótesis puede expresarse como $\partial E / \partial P = \alpha E (E_{max} - E) / E_{max}$, donde los símbolos tienen la misma interpretación que en el modelo anterior. A diferencia del modelo anterior, en el que el valor máximo de $(\partial E / \partial P)$ (es decir, la máxima pendiente) ocurre en el origen, en este modelo la máxima pendiente ocurre cuando $E = E_{max} / 2$. Integrando este modelo se obtiene la conocida función logística:

$$E = \frac{E_{max} \cdot e^{\alpha(P-\theta)}}{1 + e^{\alpha(P-\theta)}}$$

donde el símbolo θ representa el punto de inflexión de la curva, es decir, el umbral alrededor del cual la eficiencia de captación aumenta a tasa máxima acercándose a la eficiencia máxima E_{max} . Este modelo, que es de tres parámetros (α , E_{max} y θ), tiene dos grados de libertad.

Cada uno de los tres modelos se ajustó a los datos por técnicas de regresión. Dado que los dos modelos alternativos son no lineales, se usó un algoritmo de ajuste no lineal para encontrar los valores de los parámetros, tanto para el área basal como para la cobertura. Se usó un análisis de varianza para poner a prueba las hipótesis implícitas en cada modelo, y seleccionar aquel que mejor se ajustara a los datos. Dado que para cada evento de lluvia existían repeticiones, se desglosó el término de error de los análisis de varianza en un componente de "error puro" (la variación entre repeticiones para un mismo evento de lluvia) y el "error del modelo" o "error sistemático", que es el término de error debido a las diferencias observadas entre las medias de los eventos de lluvia y las predicciones del modelo (Draper y Smith, 1981). Así, las pruebas del análisis de varianza se hicieron contra el error puro, tomando un criterio estadístico más conservador. Dado que los análisis de varianza suponen linealidad en los parámetros, y que los modelos usados son no-lineales, es importante usar pruebas

estadísticas en las que probabilidad de aceptación de las hipótesis alternativas sean conservadoramente bajas (Draper y Smith, 1981).

El uso de las repeticiones para desglosar el error del ajuste permite también hacer dos pruebas estadísticas en el análisis de varianza, aunque la variable dependiente sea sólo una. Por un lado, la prueba tradicional de F permite ver si los datos se ajustan significativamente al modelo. Por otro, el cociente entre el error puro y el error total permite ver si existen en el error del modelo componentes sistemáticos, es decir, si existen fuentes de variación que puedan cambiar significativamente de un evento de lluvia al siguiente, y que no se deban a la cantidad de lluvia en sí misma (P), sino a otros factores tales como el viento, los patrones de intensidad-duración de la lluvia, la hora del día en la que cae la precipitación, etc. Esta prueba, conocida como prueba de "falta de ajuste", permite evaluar la suficiencia de la variable independiente como predictor del fenómeno observado.

RESULTADOS

Las áreas basales y de cobertura obtenidas al principio del experimento para las distintas especies se muestran en la tabla 1.

Tabla 1. Áreas basales y coberturas de las especies estudiadas.

Especie	A_b (cm ²)	e.s.	A_c (cm ²)	e.s.
<i>Acacia coulteri</i>	122.46	27.42	86,918.84	5,843.44
<i>Agave karwinski</i>	79.43	3.46	4,226.23	236.31
<i>Cercidium preacox</i>	192.25	31.06	213,966.20	14,245.54
<i>M. geometrizzans</i>	351.61	24.90	84,858.54	24,683.78
<i>N. tetetzo</i>	615.87	19.18	615.87	19.18

Las cantidades de lluvia acumuladas en los períodos de colecta oscilaron entre 0 y 50 mm, con registros máximos en las primeras quincenas de julio, septiembre y octubre (Fig. 2), acumulándose un total de 215 mm durante todo el período de estudio. El patrón observado difiere ligeramente del patrón típico de precipitación descrito por Valiente (1991) para la zona.

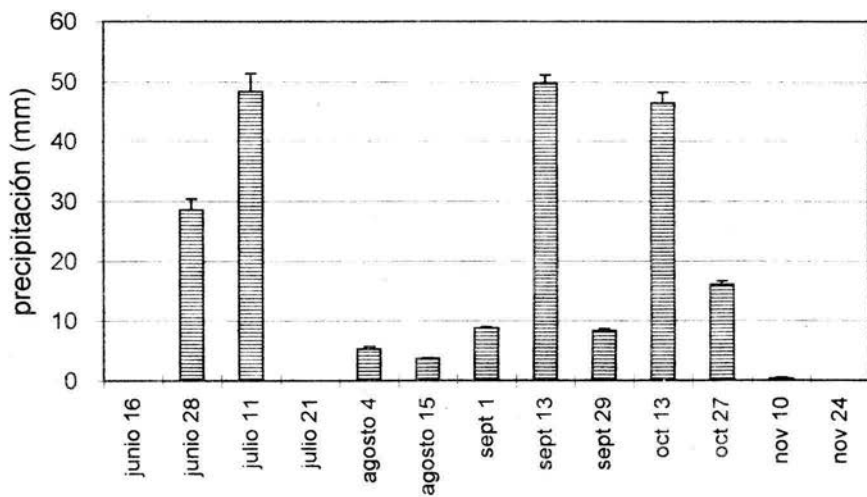


Figura 2. Precipitación acumulada en períodos bisemanales durante la temporada de estudio.

Todos los individuos concentraron cantidades considerables de agua de lluvia en la base (V), independientemente de su arquitectura. Sin embargo no existieron diferencias significativas entre ellas salvo para *Myrtillocactus geometrizans* (Fig. 3).

Las profundidades de precipitación o láminas de agua (C_b) captadas por escurrimiento caulinar alcanzaron valores promedio mucho más altos en todas las especies que los que se esperarían en un área igual a la base a causa de la lluvia, lo cual indica que hubo intercepción de agua de lluvia y concentración de ésta en torno al tronco (apéndice 1). Cuando éstas fueron calculadas con respecto a las áreas de cobertura (C_C), los valores promedio que se obtuvieron fueron mucho menores para todas las especies salvo para el caso de *Neobuxbaumia tetetzo* (apéndice 1).

Con el objeto de saber cómo eran éstas colectas de lluvia con respecto a la cantidad de lluvia que cae a cielo abierto, se calcularon las eficiencias de escurrimiento para el área basal y para el área de cobertura (Figs. 4 y 5). En este último caso, todas las especies presentaron eficiencias máximas de escurrimiento menores a 1, con excepción de *Neobuxbaumia tetetzo*, única especie en la que $A_b = A_C$. Las diferencias entre estas eficiencias son de varios órdenes de magnitud, como se puede apreciar en la gráfica de E_C (Fig. 5).

La eficiencia basal promedio para todo el período de estudio fue de 2.4% en *Neobuxbaumia tetetzo*, 8.2% para *Myrtillocactus geometrizans*, 9.3% para *Cercidium praecox*, 12.5% para *Acacia coulteri* y 18.5% para *Agave karwinski*.

Para la cobertura, la eficiencia promedio para todo el período de estudio fue de 0.9% para *Cercidium praecox*, 1.6% para *Acacia coulteri*, 4.4% en el caso de *Myrtillocactus geometrizans*, 34% para *Agave karwinski*, y 268.7% en *Neobuxbaumia tetetzo*

Las eficiencias de escurrimiento de cada especie con respecto a la precipitación fueron ajustadas a diferentes modelos y sometidos a un análisis de varianza, como se explica en la sección de Material y Métodos, con el objeto de estimar la bondad del ajuste. El modelo que mejor explica el comportamiento de la eficiencia con respecto a la precipitación, salvo en *Agave karwinski* para el cual se aceptó la hipótesis nula, es el logístico (hipótesis de eficiencia creciente con umbral, véase tabla 2 y apéndice 2). La eficiencia es casi nula a bajas cantidades de lluvia para luego aumentar rápidamente de manera casi lineal y finalmente estabilizarse a altos niveles de precipitación, siguiendo un patrón sigmoideal (Figs. 6 y 7). En el caso de *A. karwinski*, la eficiencia fue independiente de la precipitación, es decir, aun con los niveles más bajos de precipitación la eficiencia es alta y así se mantiene con eventos de lluvia mayores. En la tabla 3 se muestran los valores de los tres parámetros del modelo logístico (con excepción de *A. karwinski* que sólo tiene uno) obtenidos para cada especie, según su área basal y su cobertura. En la figura 8 se observa el valor en mm de precipitación de los umbrales de escurrimiento para la eficiencia basal (estos valores se obtienen multiplicando por diez el parámetro θ del modelo logístico, para *A. karwinski* se asume un valor igual a cero).

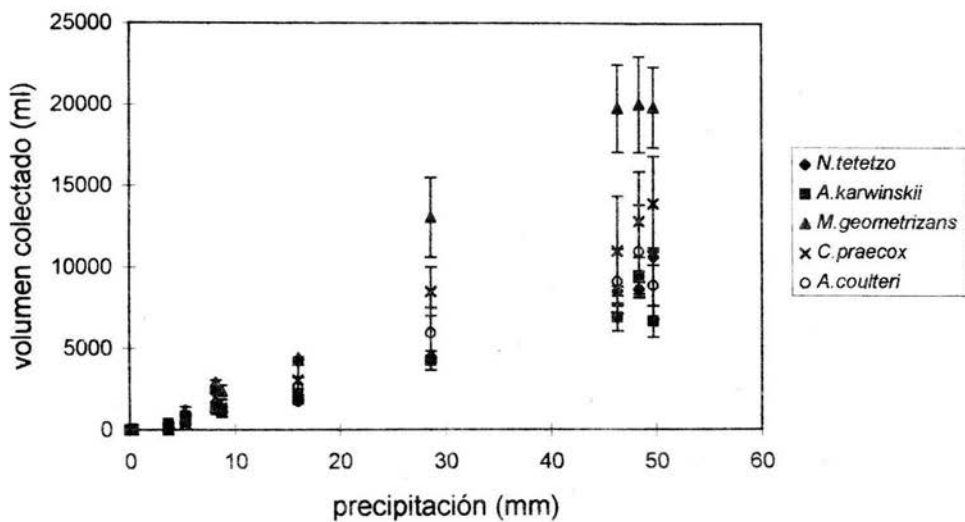


Figura 3. Volumen de agua colectado por las diferentes especies para las distintas cantidades de lluvia registradas (se indican los errores estándar).

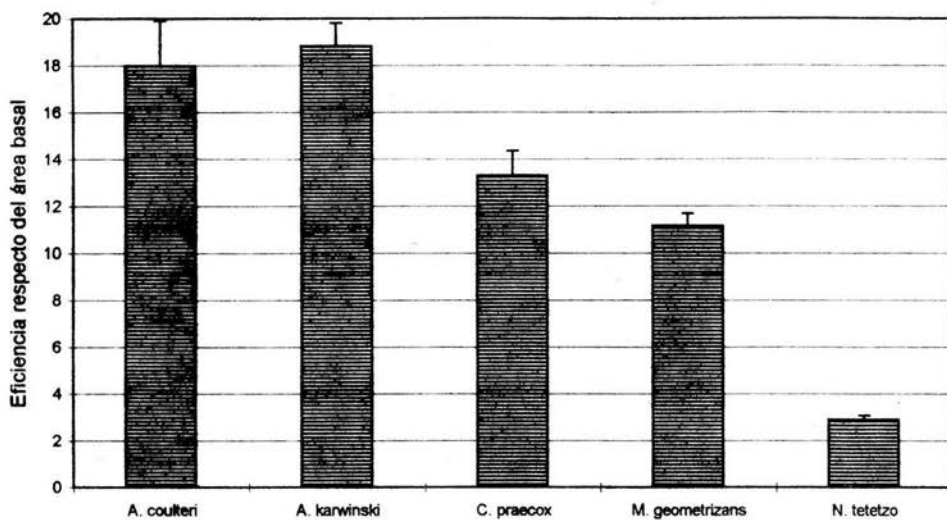


Figura 4. Valores de E_{max} para el área basal.

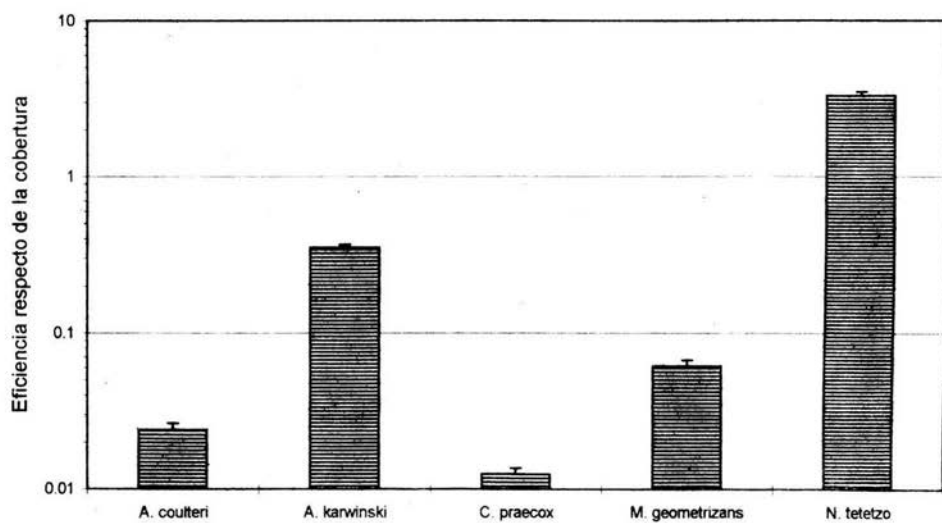


Figura 5. Valores de E_{max} para la cobertura

Tabla 2: Probabilidades de la hipótesis nula (significancias) para el modelo logístico.

Espece	r^2	P (modelo)	P (falta de ajuste).
a) E_b			
<i>A. coulteri</i>	0.39	0.00024	0.96
<i>A. karwinski</i>	0.02	n.s.	n.s.
<i>C. praecox</i>	0.53	0.000014	0.44
<i>M. geometrizzans</i>	0.75	<0.000001	0.0016
<i>N. tetetzo</i>	0.63	0.000002	<0.000001
b) E_c			
<i>A. coulteri</i>	0.44	0.000093	0.911293
<i>A. karwinski</i>	0.02	0.421127	0.235084
<i>C. praecox</i>	0.42	0.000122	0.884825
<i>M. geometrizzans</i>	0.43	0.000102	0.798101
<i>N. tetetzo</i>	0.58	0.000004	0.000006



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

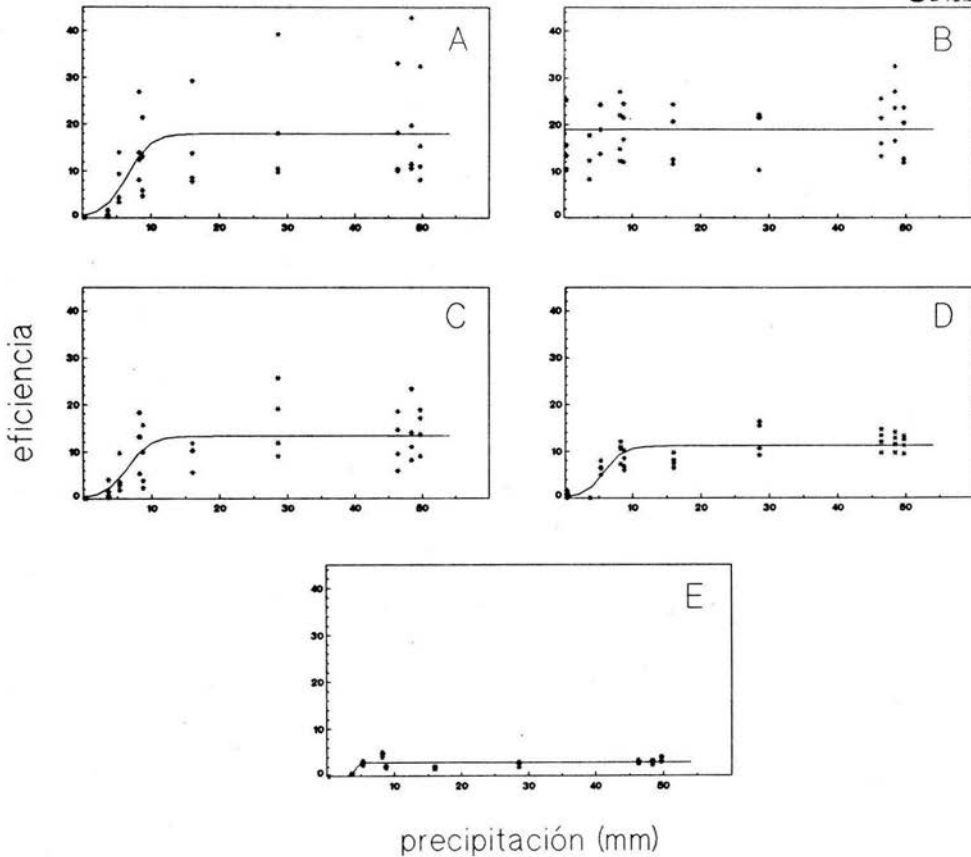


Figura 6. Eficiencia de escurrimiento con respecto al área basal de: A) *Acacia coulteri*, B) *Agave karwinski*, C) *Cercidium praecox*, D) *Myrtillocactus geometrizans* y E) *Neobuxbaumia tetetzo*.

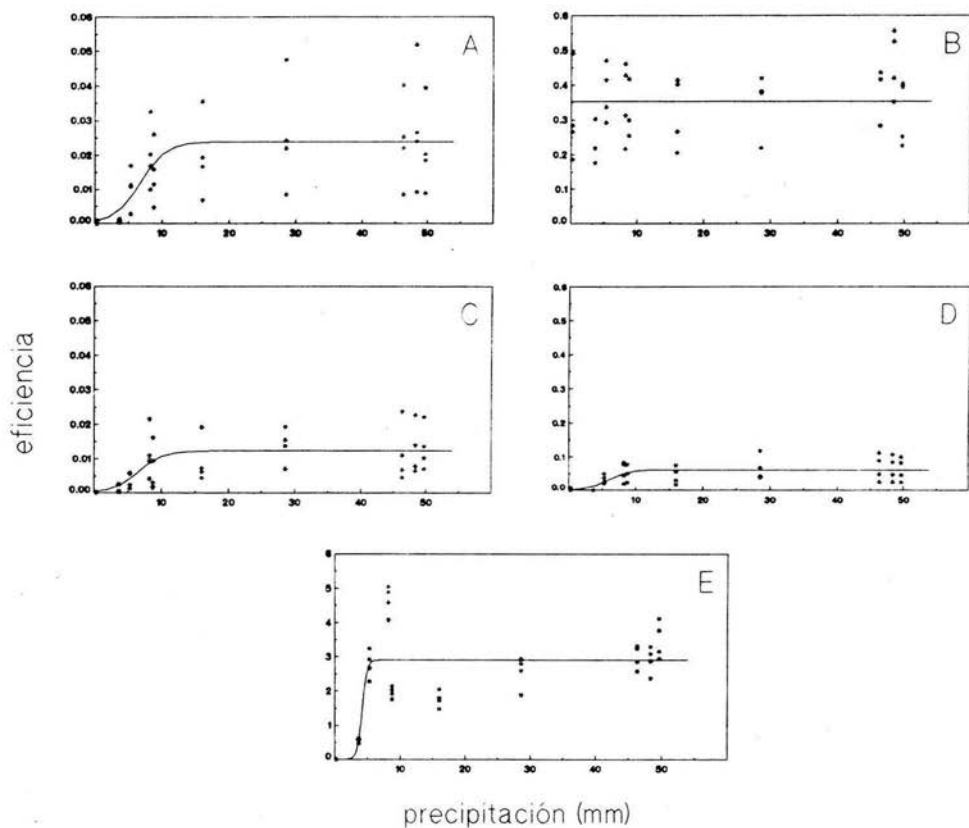


Figura 7. Eficiencia de escurrimiento con respecto a la cobertura de: A) *Acacia coulteri*, B) *Agave karwinski*, C) *Cercidium praecox*, D) *Myrtillocactus geometrizans* y E) *Neobuxbaumia tetetzo*.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

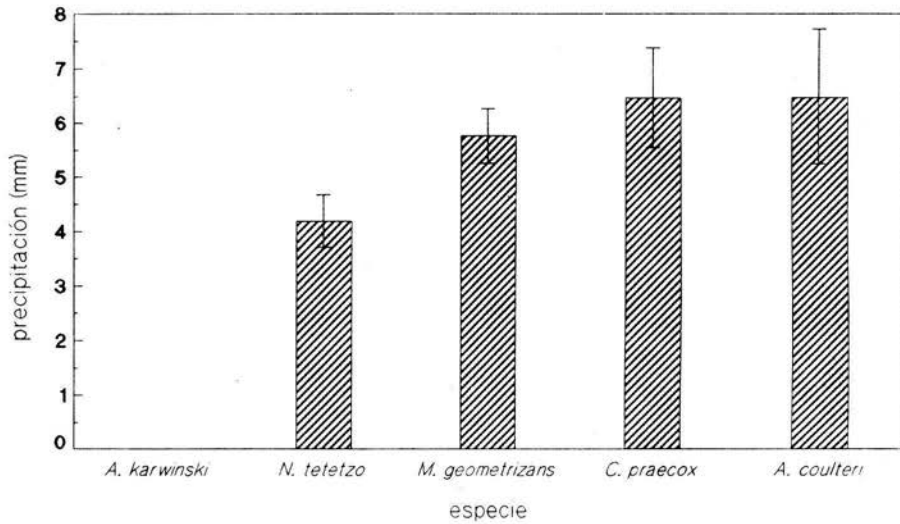


Figura 8. Umbrales de escurrimiento (Valores de θ obtenidos por el modelo logístico para la eficiencia basal expresados en milímetros).

Tabla 3: Parámetros del modelo logístico para las especies estudiadas (los valores entre paréntesis indican los errores estándar de cada parámetro). Las letras en la columna del parámetro 3 (E_{max}) indican los valores que difieren significativamente según la prueba múltiple de t. Tanto el parámetro 1 como el parámetro 2, no mostraron diferencias significativas entre especies (con la excepción de *Agave karwinski*).

Espece	parámetro 1 θ	parámetro 2 α	parámetro 3 E_{max}
a) E_b			
<i>A. coulteri</i>	0.648 (0.122)	5.832 (3.490)	17.977 a (1.931)
<i>A. karwinski</i>	0	indet.	18.823 a (0.987)
<i>C. praecox</i>	0.647 (0.091)	5.920 (2.645)	13.304 b (1.068)
<i>M. geometrizzans</i>	0.576 (0.050)	6.977 (1.997)	11.174 b (0.523)
<i>N. tetetzo</i>	0.419 (0.048)	27.469 (22.388)	2.906 c (0.156)
b) E_c			
<i>A. coulteri</i>	0.672 (0.115)	5.286 (2.910)	0.024 b (0.002)
<i>A. karwinski</i>	0	indet.	0.351 d (0.017)
<i>C. praecox</i>	0.657 (0.116)	5.429 (3.025)	0.012 a (0.001)
<i>M. geometrizzans</i>	0.594 (0.103)	6.714 (3.708)	0.062 c (0.006)
<i>N. tetetzo</i>	0.419 (0.048)	27.469 (22.388)	2.906 e (0.156)

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La redistribución del agua de lluvia por escurrimiento caulinar es un fenómeno ampliamente documentado para muchas plantas (principalmente árboles) en distintos ecosistemas. Tratándose de un fenómeno que involucra al agua, sus consecuencias hidroecológicas son muchas y varían según el tipo de clima y de vegetación en el que se presente.

En las zonas áridas y semiáridas el escurrimiento caulinar puede jugar un papel importante en la sobrevivencia y crecimiento de varias especies de plantas, toda vez que es uno de los primeros procesos que pueden afectar su capacidad para adquirir agua a partir de que entra al sistema en forma de lluvia. Sin embargo, los trabajos que han abordado las causas y los efectos de este fenómeno en las comunidades desérticas son aún muy escasos y se han limitado a formas de vida arbustivas y graminoides (Specht, 1957; Glover y Gwynne, 1962; Glover et al., 1962; Slatyer, 1965; Pressland, 1973; Návar, 1993; Návar y Bryan, 1990, 1994; Mauchamp y Janeau, 1993).

Siendo las zonas áridas y semiáridas ecosistemas que se caracterizan por la diversidad morfológica de las plantas que crecen en ellas, se planteó la necesidad de estudiar el escurrimiento caulinar como un posible mecanismo de aprovechamiento del agua en grupos diferentes como agaváceas y cactáceas, plantas típicamente desérticas que almacenan grandes cantidades de agua.

En el presente trabajo todas las plantas seleccionadas concentraron cantidades considerables de agua de lluvia en la base no obstante sus diferencias morfológicas (Fig. 3). Esto indica que ciertas formas de vida tradicionalmente relegadas en los estudios de escurrimiento, como las suculentas, son bastante aptas para producirlo.

El problema de la arquitectura

La capacidad diferencial para captar agua de lluvia y escurrirla entre distintas especies generalmente ha sido atribuida a diferencias morfológicas (Pressland, 1973; Herwitz, 1986; Masukata et al., 1990; Návar, 1993). Algunos autores han estimado la importancia relativa de diversos parámetros arquitectónicos en la generación de escurrimiento y a partir de esto han hecho comparaciones entre las plantas; en el caso de los desiertos este enfoque se ha aplicado para el estudio de especies de arbustos (Návar, 1993; Mauchamp y Janeau, 1993). En el presente trabajo, sin embargo, las formas de vida estudiadas tienen arquitecturas muy diferentes, por lo que se decidió utilizar únicamente las áreas de cobertura y basal, medidas fáciles de obtener y de equiparar.

Las grandes diferencias interespecíficas que se detectaron para los distintos índices de escurrimiento (Figs. 4 y 5) son reflejo de las marcadas diferencias arquitectónicas entre las plantas estudiadas. Sin embargo, es preciso tomar en cuenta las distintas estrategias (morfológicas, fisiológicas y ecológicas) de obtención y retención del agua de cada planta antes de estimar el valor que el escurrimiento caulinar tiene para cada una de ellas.

Patrones de escurrimiento

Los estudios hidrológicos que se han hecho en bosques templados y tropicales han encontrado valores de escurrimiento caulinar (porcentaje de la lluvia que al caer en el área de cobertura es canalizada como escurrimiento caulinar) del orden de 0.5 a 8% en árboles (Herwitz, 1986; Masukata et al., 1990; Opakunle, 1989; Kellman y Roulet, 1990). Sin embargo varios autores han reconocido que estos valores podrían ser mucho mayores en el caso de arbustos de zonas áridas y semiáridas.

Slatyer (1965) calculó valores de escurrimiento del orden de 40% para una población de *Acacia aneura* en Australia, en tanto que Pressland (1973) obtuvo un promedio de 18% para esa misma especie en otro lugar de Australia con un clima más lluvioso.

Návar y Bryan (1990), trabajando con lluvia natural y simulada, encontraron cifras mucho más modestas para tres especies de arbustos en la Planicie Costera del Golfo de México, Nuevo León: 5.6% para *Diospyrus texana* y 0.6% tanto para *Acacia farnesiana* como para *Prosopis laevigata*. En un estudio de simulación de distintas intensidades de lluvia, Mauchamp y Janeau (1993) encontraron valores entre 4 y 45% para individuos de *Flourensia cernua* en el Desierto Chihuahuense. Aunque las diferencias entre los porcentajes arriba mencionados se deben primordialmente a diferencias de arquitectura, se deben considerar otras fuentes de variabilidad (sobre todo cuando se comparan estudios distintos), tales como (a) la intensidad de la lluvia (Mauchamp y Janeau, 1993); (b) las condiciones ambientales como la velocidad del viento (Pressland, 1973) y la inclinación de la lluvia (Herwitz y Slye, 1992, 1995); (c) las posibles diferencias arquitectónicas intraespecíficas - más sutiles que las diferencias interespecíficas - (Návar y Bryan, 1990); y (d) el tipo de montaje experimental y enfoque metodológico utilizados. En particular, el montaje experimental puede variar de un experimento al otro en varios aspectos de gran importancia. Ejemplos de esto son la cuestión de si los datos son tomados en circunstancias reales o simuladas; las diferentes frecuencias de lectura de datos en el campo (evento por evento o de manera acumulativa; ver Pressland, 1973); los distintos períodos de tiempo abarcados por el estudio; la variación en el número de réplicas; las diferentes formas de estimar el área de cobertura, o la representatividad del "área efectiva de

intercepción de lluvia" (Hutchinson y Roberts, 1981; Herwitz y Slye, 1992, 1995), entre otros factores.

En este trabajo, pese a que los datos están sujetos a varias de las fuentes de error arriba mencionadas, se encontraron, según una prueba de t , diferencias interespecíficas significativas para los valores de E_{max} tanto para la cobertura como para el área basal (Tabla 3).

Los promedios de escurrimiento porcentual (E_C) para todo el período de estudio fueron, en el caso de los arbustos (1.6% para *Acacia coulteri* y 0.9% para *Cercidium praecox*), similares a las obtenidas por Nívar y Bryan (1990) para las dos especies estudiadas por ellos en el noreste de México. Sin embargo, no se descarta la posibilidad de encontrar cifras mayores en otras especies de arbustos presentes en la zona de estudio.

En el caso de *Myrtillocactus geometrizans* (cuyo promedio de escurrimiento fue de 4.4%) se concentró la mayor cantidad de agua a lo largo del período de estudio (Fig. 3).

En los agaves, la disposición espacial de las hojas en forma de roseta evita el autosombreado, maximizando el área de intercepción de luz (Nobel, 1988). Esta arquitectura le permite a *Agave karwinski* tener promedios de escurrimiento como el encontrado en este estudio, (ca. 34% para todo el período, Fig. 5).

Caso aparte es el de *Neobuxbaumia tetetzo*, donde por razones de tipo geométrico se obtuvieron eficiencias mayores a 1 ($\ln E_C > 0$). Este resultado es imposible para otros tipos morfológicos (Fig. 5); el promedio de escurrimiento para todo el período de estudio (ca. 270%) es mucho mayor a todos los encontrados anteriormente. Esto, entre otras cosas, es evidencia de las limitaciones que entraña el comparar otro tipo de arquitecturas, como la columnar, con los mismos parámetros que se utilizan para estudiar árboles o arbustos.

En un intento por explicar la gran variabilidad en las cantidades equivalentes de escurrimiento caulinar (C_c) producida por árboles de diferente altura en un bosque tropical en Queensland, Australia, Herwitz y Slye (1992, 1995) observaron que ésta aumenta en proporción al ángulo de inclinación de la lluvia. Mediante modelos tridimensionales del dosel simularon por computadora la intercepción de lluvia cayendo a diferentes inclinaciones, encontrando que el área efectiva de intercepción de lluvia de un árbol puede ser muy diferente de su área de cobertura, siendo mayor en el caso de los árboles más prominentes y menor en los árboles más bajos, los cuales quedan tras la sombra de lluvia de los primeros y producen mucho menos escurrimiento.

En el desierto, donde el efecto de sombra de lluvia es menor dada la discontinuidad del dosel, la inclinación de la lluvia permite a plantas con un área de cobertura tan pequeña como *Neobuxbaumia tetetzo* (tabla 1) presentar un área efectiva de intercepción mucho mayor gracias a su arquitectura columnar. Este tipo de arquitectura, que además de minimizar el calentamiento producto de la insolación (Briones et al., 1989) permite sostener gran cantidad de tejido vivo y almacenar gran cantidad de agua (Nobel, 1988; Altesor, 1995), no es, sin embargo, la más apta para concentrar agua de lluvia en la base, ya que cuando se comparan las eficiencias de escurrimiento con respecto al área basal (qué tanta más agua de lluvia llega al área de la base gracias a la presencia de la planta), esta especie destaca por haber presentado los índices más bajos para todo el período de estudio (Fig. 4), confirmando la importancia que tiene el aporte de las ramas en la generación de escurrimiento (Herwitz, 1986).

La eficiencia basal promedio fue mucho menor en *N. tetetzo* (2.4%) que en las formas de vida ramificadas: 8.2% para *Myrtillocactus geometrizans*; 9.3% para *Cercidium praecox*; 12.5% para *Acacia coulteri* y 18.5% para *Agave*

karwinski. Este último, visto desde ambas ópticas (E_C y E_B), resulta ser un excelente escurridor.

Curiosamente, cuando se comparan las cantidades de agua acumuladas a lo largo del período, *A. karwinski* es la especie que menos recibió, seguida de *N. tetetzo*, *A. coulteri*, *C. praecox* y finalmente *M. geometrizzans*, la cual colectó un volumen mucho mayor (Fig. 3). Si bien estas cantidades no significan mucho *per se*, su proyección en los diversos índices (E_C y E_B) configura panoramas distintos (Figs. 4 y 5), como probablemente ocurriría con un índice de eficiencia/biomasa, ausente en este estudio.

La dificultad para comparar entre arquitecturas tan distintas es que su papel como escurridoras puede variar mucho según el índice utilizado para la comparación, por lo tanto no se deben hacer inferencias a partir de la lectura de uno solo. Otro factor que puede afectar la manera en que las plantas se desempeñan como escurridoras es la cantidad de lluvia, que suele ser muy variable en las zonas áridas. Por esta razón tampoco es conveniente hacer comparaciones sólo a partir del promedio por temporada de los diversos índices; es preciso averiguar qué valores toman en función de la cantidad de lluvia.

Arquitectura y lluvias someras

Una idea predominante sobre el escurrimiento caulinar en zonas áridas es que permite a ciertas plantas hacer un mejor aprovechamiento de las lluvias someras, las cuales, al concentrarse en la base de las plantas, logran almacenarse en el suelo en mucho mayor cantidad de la que correspondería en un sitio desprovisto de cubierta vegetal (Specht, 1957; Glover y Gwynne, 1962). Al aumentar la precipitación, se acumula mayor cantidad de agua en otras partes del suelo, de modo que la importancia relativa del escurrimiento caulinar disminuye (Glover y Gwynne, 1962). Las plantas que pueden

generar escurrimiento caulinar con poca precipitación son, por lo tanto, las que mejor provecho sacan de él. Esta visión parece haber arraigado pese a los patrones de escurrimiento descritos por muchos autores para la mayoría de los árboles y arbustos, incluyendo los de zonas áridas, y podría ser insuficiente para explicar de manera cabal la importancia ecológica de un fenómeno que se muestra tan diverso como extendido, al menos en el caso de zonas semiáridas como Zapotitlán Salinas, donde existe una gran diversidad de formas de vida y las lluvias se presentan con cierta regularidad y en cantidades muy diversas.

En primer lugar el escurrimiento caulinar depende de la cantidad de lluvia. En muchas especies las lluvias muy pequeñas producen poco o ningún escurrimiento. En las que sí lo hacen, esto ocurre de manera muy irregular, como lo muestran los altos coeficientes de variación obtenidos para bajas precipitaciones (Pressland, 1973; Mulchanov, 1963 en Návar, 1993). Sin embargo, cuando la cantidad de lluvia aumenta, mayor número de plantas pueden generar un volumen significativo de escurrimiento caulinar. Normalmente tienen que caer alrededor de 2 mm de precipitación, cantidad necesaria para humedecer ramas y tronco, antes de que se produzca escurrimiento alguno. Después de esto la eficiencia aumenta rápidamente para luego estabilizarse, alrededor de los 10 mm (Návar, 1993), o incluso disminuir (Pressland, 1973). Las relaciones lineales entre eficiencia y precipitación reconocidas por ciertos autores parecen deberse básicamente a que ellos descartan los datos correspondientes a bajas precipitaciones, ya sea ajustando por separado los que están por arriba y por abajo de los 10 mm (Pressland, 1973) o trabajando con arbustos previamente empapados, para comenzar el experimento en condiciones de saturación (Mauchamp y Janeau, 1993).

Trabajando en condiciones naturales, Návar (1993) encontró, con un índice de escurrimiento propuesto por él

mismo, que la relación que mejor explicaba la eficiencia de escurrimiento con respecto a la precipitación en *Diospyrus texana* era de tipo logarítmico. Lo mismo ocurría para *Acacia farnesiana* y *Prosopis laevigata* si se añadía previamente un umbral de precipitación de aproximadamente 2 mm. Esta diferencia, que implica un retraso entre la captación de la lluvia por el dosel y su conducción hacia la base, se debe al tiempo que tarda en producirse el escurrimiento desde las ramas hasta el tronco y puede ser atribuida a las diferencias en la corteza de éstos arbustos, las cuales al tener una textura más áspera requieren de una mayor cantidad de lluvia para saturarse y producir escurrimiento.

El modelo logístico y el umbral de escurrimiento

En este estudio, al comparar los índices de precipitación equivalente vs. la precipitación real (a cielo abierto) se observó un comportamiento más o menos lineal cuya pendiente y ordenada al origen dependen del tipo morfológico y del índice utilizado (C_b ó C_c). En *Agave karwinski* el valor de C_b se desprende de cero apenas empieza a llover, en tanto que para las otras especies esto ocurre con precipitaciones de alrededor de 4 mm.

Cuando se comparan las eficiencias de escurrimiento vs. precipitación, especialmente E_b , se observa que el valor de éstas es, en casi todas las especies, prácticamente nulo para los primeros cuatro milímetros, luego de lo cual aumenta bruscamente hasta estabilizarse, no sin ciertas fluctuaciones, alrededor de los 10 mm (Figs. 6 y 7). En el caso de *A. karwinski* las eficiencias de escurrimiento son muy semejantes para todas las precipitaciones, lo cual indica que por lo menos en esta especie la capacidad para producir escurrimiento caulinar es independiente de la cantidad de lluvia (Figs. 6 y 7).

El modelo que mejor describió el comportamiento de la eficiencia de escurrimiento con respecto a la precipitación en *Acacia coulteri*, *Cercidium praecox*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Neobuxbaumia tetetzo*, es de tipo logístico (tabla 2, Figs. 6 y 7). No fue posible obtener mejores correlaciones mediante el modelo logarítmico usado por Návar (1993), posiblemente porque no se consideró necesario en un principio utilizar un umbral de precipitación, como lo hizo ese autor con las dos especies de arbustos que estudió.

Los parámetros del modelo logístico (tabla 3) nos dan, sin embargo, una buena idea de los tres aspectos más importantes del fenómeno: el valor de la eficiencia máxima de escurrimiento (E_{max}); el valor del umbral de escurrimiento (θ); y la pendiente de la función en el umbral (α), una medida de qué tan rápido la especie pasa del estado de no-escurridora al de escurridora.

En el caso de *Agave karwinski*, ninguno de los modelos probados resultó ser significativo (tabla 2), por lo que se mantuvo la hipótesis nula de que la eficiencia de intercepción no cambia con la cantidad de precipitación (E_b y E_c son constantes; Figs. 6b y 7b). Para esta especie se supuso que el valor del umbral de escurrimiento es cero (Fig. 8).

Intervalos de escurrimiento óptimo: Importancia ecológica

Sala y Lauenroth (1982, 1985) sugirieron que el valor de las lluvias someras es diferente para distintas plantas dependiendo de su arquitectura. En particular, sostienen que las gramíneas cespitosas perennes de las praderas de Colorado son capaces de utilizar eventos de muy poca lluvia. Es necesario destacar que las gramíneas perennes tienen una arquitectura rosetifolia, muy similar - a pesar de la diferencia de tamaño - a la de los agaves estudiados en esta tesis. La conclusión de estos autores es que ciertas

morfologías pueden aprovechar "nichos funcionales" diferentes. Cody (1986) desarrolla también la idea que la morfología de las plantas en una comunidad árida permite su clasificación en diferentes gremios funcionales. Las grandes diferencias encontradas entre los sistemas radiculares de plantas desérticas son reflejo de su optimización en el uso de distintas reservas de agua (Franco y Nobel, 1990; Lynch, 1995).

De este trabajo se desprende una conclusión similar: diferentes tipos de lluvia pueden tener diferente valor para plantas con distintas arquitecturas. La forma de la planta puede condicionar qué tipos de precipitación pueden ser más útiles para esa especie en virtud de su estrategia de vida. Las plantas capaces de producir un escurrimiento que esté en sintonía con el tipo de recursos que suelen aprovechar del suelo, se encontrarán en ventaja relativa sobre otras especies cada vez que se den las condiciones particulares en las cuales tienen mayor eficiencia. También se podría dar el caso, en ciertas condiciones, de que el escurrimiento que producen sea aprovechado por otras plantas creciendo a su alrededor, aunque el papel que juega el escurrimiento caulinar con respecto al nodricismo en zonas áridas aun no se ha determinado apropiadamente. Si los patrones de lluvia son heterogéneos en el tiempo, como es el caso en el valle de Zapotitlán, diferentes especies tendrán ventajas relativas en diferentes momentos de la estación de crecimiento. Desde este punto de vista, la heterogeneidad de formas de vida observadas en el campo podría ser un reflejo de la heterogeneidad de las características ambientales a lo largo del tiempo. *Agave karwinski*, la especie más eficiente cuando se presentan lluvias de baja cantidad, comparte el espacio con *Myrtillocactus geometrizans*, quien tiene máxima capacidad de concentrar agua cuando las lluvias son abundantes. En distintos momentos a lo largo del tiempo,

cada morfología puede tener ventajas funcionales sobre las otras.

REFERENCIAS

- Abd El Rahman, A. A. y K. H. Batanouny. 1965.** Transpiration of desert plants under different environmental conditions. *J. Ecol.* 53: 267 - 272.
- Abd El Rahman, A. A. y K. H. Batanouny. 1965.** The water output of the desert vegetation in the different microhabitats of Wadi Hoff. *J. Ecol.* 53: 139 - 145.
- Altesor, A. 1995.** Cambios morfológicos en el proceso evolutivo de la familia Cactaceae: Papel del proceso de desarrollo (heterocronía). Tesis doctoral, Centro de Ecología, UNAM. México, D. F.
- Boaler, S. B. y A. H. Hodge. 1964.** Observations of vegetation arcs in the northern region, Somali Republic. *J. Ecol.* 5.
- Bravo, H. 1978.** *Las cactáceas de México.* 2ª ed. UNAM. México, D. F. 743 pp.
- Briones, V. O. 1992.** Competencia en plantas desérticas: Inferencias del patrón de distribución y evidencias experimentales de los efectos de la competencia en tres formas de vida del Desierto Chihuahuense. Tesis doctoral, Centro de Ecología. UNAM. México, D. F.
- Briones, V. O., Ezcurra, E., García-Oliva, F., López-Portillo, J., Riemann, H., Rosas, M. y Valiente-Banuet, A. 1989.** Patrones geográficos de diversidad y termorregulación en las cactáceas columnares de México. Simposio sobre diversidad biológica en México, Oaxtepec, Morelos.
- Cable, D. R. 1969.** Competition in the semidesert grass-shrub type as influenced by root systems, growth habits, and soil moisture extraction. *Ecology* 50: 27-38.
- Cain, S. A. 1950.** Life-forms and phytoclimate. *The Botanical Review* 16 (1): 1 - 32.
- Caldwell, M. M. y J. H. Richards. 1989.** Hidraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecología* 79: 1 - 5.
- Clement, M. y R. Witting. 1987.** Heavy metal content of the moss *Mnium hornum* growing in the stem flow area of *Fagus sylvatica*. *Acta Oecol. Oecol. Plant.* 8 (3): 257 - 264.
- Cody, M. L. 1986.** Structural niches in plant communities. *Community Ecology* (J. Diamond y T. J. Case, eds.) pp. 381 - 405. Harper y Row. Nueva York.
- Dávila, P., Villaseñor, J., Medina, R., Ramírez, A., Salinas, A., Sánchez-Ken, J. y P. Tenorio. 1993.** Listados florísticos de México. X. Flora del valle de Tehuacán - Cuicatlán. 1ª ed. UNAM. México. 195 pp.

Díaz-Maeda, P. 1991. Efectos dependientes de la densidad en una cactácea columnar (*Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg) del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.

Draper, N. R. y H. Smith. 1981. *Applied regression analysis*. 2ª ed Wiley N. Y. 709 pp.

Ezcurra, E. y V. Rodrigues. 1986. Rainfall patterns in the Gran Desierto, Sonora, Mexico. *J. Arid Environ.* 10: 13 - 28.

Flores M., A. 1994. Papel de *Mimosa luisana* en la estructura de la comunidad y su relación con *Neobuxbaumia tetetzo* en el valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de doctorado, Centro de Ecología, UNAM. México, D. F.

Fonteyn, P. J. y B. E. Mahall. 1978. Competition among desert perennials. *Nature* 275: 544 - 545.

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

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

Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1990. Influences of root distribution and growth on predicted water uptake and interspecific competition. *Oecologia* 82: 151 - 157.

Galicia, S. L. 1992. Influencia de la variabilidad de la forma de la pendiente en las propiedades físicas del suelo y su capacidad de retención de agua, en una cuenca tropical estacional. Tesis de licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras. UNAM. México, D. F. 116 pp.

García, E. 1987. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. 4ª ed. Enriqueta García (offset Larios). México, D. F. 217 pp.

García-Oliva, F. 1991. Influencia de la dinámica del paisaje en la distribución de las comunidades vegetales en la cuenca del río Zapotitlán, Puebla. *Boletín del Instituto de Geología* 23: 53 - 70.

Gash, J. H. C. 1979. An analytical model of rainfall interception by forests. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* 105: 43 - 55.

Gentry, H. S. 1982. *Agaves of continental North America*. The University of Arizona Press. 670 pp.

Glover, J. y M. D. Gwynne. 1962. Light rainfall and plant survival in East Africa. I. Maize. *J. Ecol.* 50: 111 - 118.

Glover, P. E., Glover, J. y M. D. Gwynne. 1962. Light rainfall and plant survival in East Africa. II. Dry grassland vegetation. *J. Ecol.* 50: 199 - 206.

- Herwitz, S. R. 1985.** Interception storage capacities of tropical rainforest canopy trees. *J. Hydrol.* **77**: 237 - 252.
- Herwitz, S. R. 1986.** Infiltration excess caused by stemflow in a cyclone-prone tropical rainforest. *Earth Surf. Process. Landforms* **11**: 401 - 412.
- Herwitz, S. R. 1987a.** Raindrop impact and water flow on the vegetative surfaces of trees and the effects on stemflow and throughflow generation. *Earth Surf. Process. Landforms* **12**: 425 - 432.
- Herwitz, S. R. 1987b.** Episodic stemflow inputs of magnesium and potassium to a tropical rainforest floor during heavy rainfall events. *Oecologia* **70**: 423 - 425.
- Herwitz, S. R. y R. E. Slye. 1992.** Spatial variability in the interception of inclined rainfall by a tropical rainforest canopy. *Selbyana* **13**: 62 - 71.
- Herwitz, S. R. y R. E. Slye. 1995.** 3-Dimensional modeling of canopy tree interception of wind-driven rainfall. *J. Hydrol. (Amsterdam)*. **168** (1-4): 205 - 226.
- Homann, P. S., Mitchell, M. J., Van Miegroet, H. y D. W. Cole. 1990.** Organic sulfur in throughfall, stem flow, and soil solutions from temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* **20** (9): 1535 - 1539.
- Hutchinson, J. y M. C. Roberts. 1981.** Vertical variations in stemflow generation. *J. Appl. Ecol.* **18**: 521 - 527.
- Kellman, M. y N. Roulet. 1990.** Stemflow and throughfall in a tropical dry forest. *Earth Surf. Process. Landforms* **15**: 55 - 61.
- Leonard, R. E. 1961.** Interception of precipitation by northern hardwoods. *U.S.D.A. Northeastern Experimental Forest Station Paper* **159**.
- Lyford, F. P. y H. K. Qashu. 1969.** Infiltration rates as affected by desert vegetation. *Water Resour. Res.* **5**: 1373 - 1376.
- Lynch, J. 1995.** Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol.* **109**: 7 - 13.
- Mabbutt, J. A. y P. C. Fanning. 1987.** Vegetation banding in arid Western - Australia. *J. Arid Environ.* **12**: 41 - 59.
- Masukata, H, Ando, M. y H. Ogawa. 1990.** Throughfall, stemflow and interception of rainwater in an evergreen broadleaved forest. *Ecol. Res.* **5** (3): 303 - 316.
- Mauchamp, A. 1992.** L'Hétérogénéité spatiale, sa dynamique et ses implications dans une mosaïque de végétation en zone aride. Tesis doctoral Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive. CNRS. Montpellier, Francia. 51 pp.

- Mauchamp, A. y J. L. Janeau. 1993.** Water funneling by the crown of *Flourensia cernua*, a Chihuahuan desert shrub. *J. Arid Environ.* **25** (3): 299 - 306.
- McAuliffe, J. R. 1984.** Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* **64**: 319 - 321.
- Meyrán, G. J. 1973.** Guía botánica de cactáceas y otras suculentas del valle de Tehuacán. *Soc. Mex. Cact. A. C. México.*
- Miranda, F. 1955.** Formas de vida vegetales y el problema de la delimitación de las zonas áridas de México. En: Mesas redondas sobre problemas de las zonas áridas de México. *Edic. Inst. Mex. Rec. Nat. Renov. México, D. F.* pp: 85 - 119.
- Mott, J. J. y A. J. McComb. 1974.** Patterns in annual vegetation and soil microrelief in an arid region of western Australia. *J. Ecol.* **62** (1).
- Návar, J. 1993.** The causes of stemflow variation in three semi-arid growing species of northeastern Mexico. *J. Hydrol. (Amsterdam)* **145** (1-2): 175 - 190.
- Návar, J. y R. B. Bryan. 1990.** Rainfall interception and redistribution in semi-arid shrubs of northeastern Mexico. *J. Hydrol. (Amsterdam)*. **115**: 51 - 63.
- Návar, J. y R. B. Bryan. 1994.** Fitting the analytical model of rainfall interception of Gash to individual shrubs of semi-arid vegetation in northeastern Mexico. *Agricultural and Forest Meteorology* **68** (3-4): 133 - 143.
- Nobel, P. S. 1988.** *Environmental biology of agaves and cacti.* Cambridge University Press, Cambridge. 270 pp.
- Noy-Meir, I. 1973.** Desert ecosystems: Environment and producers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **4**: 25 - 51.
- Opakunle, J. S. 1989.** Throughfall, stemflow and rainfall interception in a cacao plantation in south western Nigeria. *Trop. Ecol.* **30** (2): 244 - 252.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1968.** *Manual para la Identificación de Campo de los Principales Árboles Tropicales de México.* Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México, D. F. 413 pp.
- Peters, E. M. 1993.** Variaciones microclimáticas de un desierto intertropical en el centro de México: algunas implicaciones sobre la vegetación. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- Pilgrim, D. H., Chapman, T. G. y D. G. Doran. 1988.** Problems of rainfall - runoff modelling in arid and semiarid regions. *Hydrological Sciences -Journal- des Sciences Hydrologiques* **33** (4).

Pressland, A. J. 1973. Rainfall partitioning by an arid woodland (*Acacia aneura* F. Muell.) in South Western Queensland. *Austral. J. Bot.* **21**: 235 - 245.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. LIMUSA. México, D. F. 432 pp.

Sala, O. E. y W. K. Lauenroth. 1982. Small rainfall events: An ecological role in semiarid regions. *Oecologia (Berl)* **53**: 301 - 304.

Sala, O. E. y W. K. Lauenroth. 1985. Root profiles and the ecological effect of light rainshowers in arid and semiarid regions. *Am. Midl. Nat.* **114** (2): 406 - 408.

Shreve, F. 1931. Physical conditions in sun and shade. *Ecology* **12**: 96 - 104.

Shreve, F. 1951. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Carnegie Inst. Publication **591**: 1 - 192.

Slatyer, R. O. 1965. Measurements of precipitation interception by an arid zone plant community (*Acacia aneura* F. Muell.). *UNESCO Arid Zone Res.* **25**: 181 - 192.

Smith, Jr., C. E. 1965. Flora, Tehuacan Valley. *Fieldiana: Botany* **31**: 101 - 143.

Solbrig, O. T., Barbour, M. A., Cross, J., Goldstein, G., Lowe, C. H., Morello, J. y T. W. Yang. 1977. The strategies and community patterns of desert plants. *Convergent Evolution in Warm Deserts*. (G. H. Orian y O. T. Solbrig, eds.) pp. 67 - 106. Dowden, Hutchinson y Ross, Stroudsburg, Penn.

Specht, R. L. 1957. Dark Island heath (Ninety-mile plain South Australia) IV: Soil moisture patterns produced by rainfall interception and stem flow. *Austral. J. Bot.* **5**: 137 - 150.

Specht, R. L. 1972. Water use by perennial evergreen plant communities in Australia and Papua New Guinea. *Austral. J. Bot.* **20**: 273 - 299.

Specht, R. L. 1981. The water relations of heath lands: morphological adaptations to drought. In *Heath lands and related shrublands: quantitative studies* (R. L. Specht ed.) *Ecosystems of the world 9b*: 123 - 129. Elsevier. Amsterdam.

Standley, P. C. 1922. Trees and shrubs of Mexico. *Contributions from the United States National Herbarium* **23** (2): 171 - 515. Smithsonian Institution, Washington.

Tadmor, N. H. y L. Shanan. 1969. Runoff inducement in an arid region by removal of vegetation. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **33**: 790 - 794.

Tilman, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press. 355 pp.

- Tromble, J. M. 1983.** Interception of rainfall by tarbush. *J. Range Manage.* **36**: 525 - 526.
- Tromble, J. M. 1987.** Water interception of two arid land shrubs. *J. Arid Environ.* **15**: 65 - 70.
- Valiente, B. L. 1991.** Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM., México.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevena, A., Briones, O., Ecurra, E., Rosas, M., Núñez, H., Bernard, G. y E. Vázquez. 1991a.** Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**: 15 - 20.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ecurra. 1991.** Shade as a cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *J. Ecol.* **79**: 961 - 971.
- Valiente-Banuet, A., Vite, F. 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.
- Vasek, F. C. y L. J. Lund. 1980.** Soil characteristics associated with a primary plant succession on a Mohave desert dry lake. *Ecology* **65** (5): 1013 - 1018.
- Villaseñor, J., Dávila, P. y F. Chiang. 1990.** Fitogeografía del valle de Tehuacán - Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. México* **50**: 135 - 149.
- Went, F. W. 1942.** The dependence of certain annual plants on shrubs in the Southern California desert. *Bull. Torrey Bot. Club* **69** (2): 100 - 114.
- West, N. E. y G. F. Gifford. 1976.** Rainfall interception by cool desert shrubs. *J. Range Manage.* **29**: 171 - 172.
- Yeaton, I. R. y A. Romero-Manzanares. 1986.** Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri* - *Opuntia streptacantha* association, southern Chihuahuan desert, Mexico. *J. Ecol.* **74**: 211 - 217.
- Zavala H. J. 1982.** Estudios Ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biotica* **7** (1): 99 - 120.
- Zinke, P. J. 1967.** Forest interception studies in the United States. (W. E. Sopper and W. H. Lull eds.) *International Symposium on Forest Hydrology*. Pergamon Press, Toronto, pp. 137 - 161.

Apéndice 1: Promedios de volumen (V), precipitación equivalente (lámina; C), eficiencia (E) y precipitación a cielo abierto (P).

ESPECIE	I junio 16	II junio 28	III julio 11	IV julio 21	V agosto 4	VI agosto 15	VII sept 1	VIII sept 13	IX sept 29	X oct 13	XI oct 27	XII nov 10	XIII nov 24
volumen													
N. tetetz	0,00	4472,00	8615,50	0,00	902,75	127,00	1054,25	10621,00	2355,00	8506,00	1746,50	0,00	0,00
A. karwin	0,00	4225,00	9449,00	0,00	841,00	384,67	1274,50	6635,50	1218,00	6896,00	2149,75	36,75	0,00
M. geomct	0,00	13044,75	20000,00	1,00	1218,00	1,50	2399,50	19825,00	2883,00	19762,50	4389,50	9,00	0,00
C. praeco	0,00	8490,00	12793,75	12,00	417,75	108,00	1325,25	13900,00	1977,50	10973,50	3042,00	0,25	0,00
A. coulte	0,00	5936,75	10947,50	10,25	451,75	24,00	1030,25	8854,00	1356,50	9099,00	2559,50	0,50	0,00
Lámina/área basal													
N. tetetz	0,00	7,30	14,06	0,00	1,47	0,21	1,72	17,37	3,82	13,88	2,83	0,00	0,00
A. karwin	0,00	53,92	120,43	0,00	10,75	4,69	16,30	85,09	15,60	88,09	27,59	0,48	0,00
M. geomct	0,00	36,78	57,98	0,00	3,43	0,00	6,85	57,39	8,38	57,43	12,73	0,02	0,00
C. praeco	0,00	46,86	68,22	0,08	2,39	0,60	6,91	72,70	10,25	56,05	15,12	0,00	0,00
A. coulte	0,00	55,55	102,43	0,11	4,12	0,25	9,85	83,37	12,63	83,52	23,81	0,00	0,00
Eficiencia/área basal													
N. tetetz		2,56	2,91		2,78	0,56	1,97	3,50	4,65	3,00	1,77		0,00
A. karvinski		18,87	24,90		20,27	12,78	18,65	17,12	18,97	19,01	17,24		16,15
M. geomctrans		12,87	11,99		6,46	0,01	7,83	11,55	10,19	12,39	7,96		0,80
C. praeco		16,40	14,11		4,50	1,64	7,91	14,63	12,47	12,10	9,45		0,06
A. coulteri		19,44	21,18		7,77	0,67	11,27	16,78	15,36	18,03	14,88		0,08
lámina/cobertura													
N. tetetz	0,00	8,28	15,91	0,00	1,66	0,24	1,95	19,53	4,37	15,69	3,26	0,00	0,00
A. karwin	0,00	1,00	2,24	0,00	0,20	0,06	0,30	1,59	0,29	1,64	0,52	0,01	0,00
M. geomct	0,00	0,19	0,32	0,00	0,02	0,00	0,04	0,32	0,05	0,32	0,07	0,00	0,00
C. praeco	0,00	0,04	0,06	0,00	0,00	0,00	0,01	0,07	0,01	0,05	0,01	0,00	0,00
A. coulte	0,00	0,07	0,13	0,00	0,01	0,00	0,01	0,11	0,02	0,11	0,03	0,00	0,00
Eficiencia/cobertura													
N. tetetz		2,90	3,29		3,14	0,64	2,23	3,93	5,32	3,39	2,04		0,00
A. karvinski		0,35	0,46		0,38	0,17	0,35	0,32	0,35	0,35	0,32		0,31
M. geomctrans		0,07	0,07		0,03	0,00	0,04	0,06	0,06	0,07	0,04		0,00
C. praeco		0,01	0,01		0,00	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01		0,00
A. coulteri		0,03	0,03		0,01	0,00	0,01	0,02	0,02	0,02	0,02		0,00
Logaritmo de la eficiencia/cobertura													
N. tetetz		1,06	1,19		1,14	-0,44	0,80	1,37	1,67	1,22	0,71		-9,21
A. karvinski		-1,05	-0,77		-0,97	-1,74	-1,06	-1,14	-1,04	-1,04	-1,13		-1,18
M. geomctrans		-2,71	-2,72		-3,42	-9,87	-3,15	-2,76	-2,88	-2,68	-3,12		-5,50
C. praeco		-4,27	-4,36		-5,57	-6,56	-4,88	-4,32	-4,46	-4,46	-4,68		-10,04
A. coulteri		-3,66	-3,58		-4,56	-7,25	-4,23	-3,83	-3,91	-3,73	-3,93		-8,54
Precipitación en cm													
	0,00	2,86	4,84	0,00	0,53	0,37	0,87	4,97	0,82	4,63	1,60	0,03	0,00

Apéndice 2: Tablas de análisis de la varianza para los modelos no-lineales de respuesta.

Acacia coulteri

área basal

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Modelo	1838.94	2	919.47	11.84	0.000243
Error total	2873.35	37	77.66		
Error modelo	177.65	7	25.38	0.28	0.955275
Error puro	2695.7	30	89.86		
Total	4712.28	39	120.83		

cobertura

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Modelo	0.0032	2	0.001585	14.34	0.000093
Error total	0.0041	37	0.00011		
Error modelo	0.0003	7	0.000046	0.37	0.911293
Error puro	0.0038	30	0.000125		
Total	0.0073	39	0.000186		

Cercidium praecox

área basal

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Modelo	986.66	2	493.33	20.74	0.000014
Error total	880.08	37	23.79		
Error modelo	169.21	7	24.17	1.02	0.438118
Error puro	710.87	30	23.70		
Total	1866.73	39	47.86		

cobertura

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Modelo	0.0008	2	0.000419	13.59	0.000122
Error total	0.0011	37	0.00003		
Error modelo	0.0001	7	0.000014	0.42	0.884825
Error puro	0.0010	30	0.000034		
Total	0.0020	39	0.00005		

Myrtillocactus geometrizans

área basal

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Modelo	663.18	2	331.59	56.65	0
Error total	216.56	37	5.85		
Error modelo	112.58	7	16.08	4.64	0.001561
Error puro	103.98	30	3.47		
Total	879.74	39	22.56		

cobertura

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Modelo	0.0202	2	0.0101	14.07	0.000102
Error total	0.0265	37	0.0007		
Error modelo	0.0030	7	0.0004	0.54	0.798101
Error puro	0.0236	30	0.0008		
Total	0.0467	39	0.0012		

Neobuxbaumia tetetzo

área basal

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Modelo	44.23	2	22.115	30.99	0.000002
Error total	26.41	37	0.7137		
Error modelo	22.78	7	3.255	26.95	0
Error puro	3.62	30	0.12		
Total	70.64	39	1.81		

cobertura

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Modelo	56.86	2	28.43	26.48	0.000004
Error total	39.71	37	1.07		
Error modelo	29.51	7	4.22	12.40	0.000006
Error puro	10.20	30	0.34		
Total	96.57	39	2.48		