



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

CAMPUS IZTACALA

¿EXPLICA LA MORFOLOGIA DE LA CUBIERTA DE ESPINAS LA DISTRIBUCION ESPACIAL EN EL HABITAT DE ALGUNAS ESPECIES DE CACTACEAS?: LOS CASOS DE *Mammillaria pectinifera* Y *M. carnea* EN EL VALLE DE ZAPOTITLAN SALINAS, PUEBLA.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

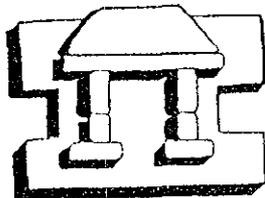
B I O L O G O

P R E S E N T A :

CESAR EDGARDO RODRIGUEZ ORTEGA

DIRECTOR DE TESIS: DR. EXEQUIEL EZCURRA REAL DE AZUA

LOS REYES IZTACALA, JUNIO DE 1998



IZTACALA

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

264399



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A la memoria de mis abuelos, María Elba y Edmundo;
mis más grandes ejemplos, con admiración y cariño;

A la Universidad Nacional Autónoma de México,
con mí más profundo agradecimiento.

AGRADECIMIENTOS

A mi asesor, el Dr. Exequiel Ezcurra; por brindarme su apoyo y confianza para desarrollar libremente la idea que dio vida a esta tesis. Así mismo, por sus valiosos comentarios y sugerencias y por su revisión minuciosa del texto final. Por ser ese ejemplo que todo "aprendiz de científico" debe tener.

A la Dra. Cristina Mourelle, por abrirme las puertas al mundo de las zonas áridas. Por su genuino interés, apoyo y confianza en estos últimos años.

A los Doctores Salvador Sánchez Colón y Arturo Flores Martínez por sus oportunos y certeros comentarios durante la realización del trabajo, además de la revisión escrupulosa del manuscrito final. Además, por enseñarme tantas y tantas cosas. Al Dr. Oscar Briones por su valiosa ayuda y asesoría en la parte relacionada con la medición del potencial hídrico de los cactus.

A mis compañeros del Laboratorio de Comunidades del Instituto de Ecología de la U.N.A.M., Aurora, Carlos, Cristina, Eduardo y Fernando, por su apoyo y estímulo durante la realización del trabajo. A Santiago Arizaga, mi "profe de manejo", porque sin su ayuda este trabajo habría sido imposible, y por todos aquellos divertidos e instructivos días en el campo que jamás olvidaré. A Ernesto Vega, por su genuino y constante interés en la elaboración de este trabajo y en mi futuro académico, además de su inigualable sentido del humor en los momentos de agobio. Su revisión del manuscrito final la agradezco infinitamente. A Miguel Gutiérrez Ladrón de Guevara, por su amistad, por su desinteresada y valiosa ayuda durante la mayor parte del trabajo de campo de la tesis. Sin su ayuda, la labor habría resultado difícil y agobiante. Rocío y Patricia también sufrieron el trabajo de campo: ¡cuánto

que agradecer "chaparras"! Al Sr. Everardo Castillo y a su familia por hacer más agradables y sencillas las estancias en Zapotitlán, además de su apoyo en los trabajos de campo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por brindarme los frutos de su encomienda, por forjar mi carácter, por enriquecer mi espíritu, pero sobre todo, por hacerme sentir el orgullo de ser universitario.

A mi madre, Elsa María; mi ejemplo de tenacidad, valor y lucha, de amor y entrega; por su cariñoso y estimulante apoyo a cada momento. Por enseñarme a mirar siempre hacia lo alto, aún desde el valle más profundo. Porque este es también tu triunfo mamá!

A mi tía, "Ba"; mi incansable faro, por su luz y guía, por su amor, confianza y constante apoyo; por su sola presencia. Porque sin ella, el camino hasta aquí habría sido difícil, oscuro e incierto.

A mi hermano, Julio Adrián, mi ejemplo de niñez, por sus interminables lecciones y por fortalecer en mí lo que significa la "excelencia", y sobre todo, por su amor y estímulo durante todo este tiempo.

A Luis Francisco, por su cariñoso y constante apoyo a lo largo de todos estos años.

A mis tres querubines maravillosos: Estela, Patricia y Rocío, por todos esos momentos que recuerdo como muchos de los más felices de mi vida, repletos de interminable amor, locura, gozo y diversión. Por compartirlo todo y llevarme a conocer los inimaginables límites de lo que llamamos "amistad". Por su

aliento, consuelo y consejo que siempre me impulsan a seguir adelante y a no dejar nada al azar. Por caminar conmigo a cada paso.

A la familia Aguilera-Jiménez, a los señores Elena y Luis, a Patricia, Jonathan y Luis Genaro por ser ese puerto cálido y seguro en la tempestad y la calma, por su cariñoso apoyo en los momentos difíciles. Por hacerme sentir como un hijo y un hermano más en la familia.

A mis amigos "preparatorianos", Estela, Laura, Marilou, Toño y Clau por esta década de cálida amistad. Por compartir tantas risas, lágrimas, inquietudes, aventuras y desmanes; y por estar siempre que mi alma y corazón requieren de su cobijo.

A los compañeros del grupo "91" de la E.N.E.P. Iztacala, Alberto, Alejandra, Alonso, Carmen, Cynthia, Gabriela, Isabel, Miriam, Tere y Yuri por todos aquellos días y meses que hacen de los años de la carrera algunos de los mejores que he vivido hasta ahora. Especialmente, a mis amigos Artemio, Heliot, Natalia, Patricia, Rafael, Rebeca y Rocío por su amistad y por todos esos inolvidables ratos de amor, confianza, solidaridad, risa y ...todo lo demás.

A todos mis maestros, que con esfuerzo y paciencia fortalecieron en mí la curiosidad y el ímpetu por la búsqueda de las explicaciones de las cosas. Especialmente a mi maestro y gran amigo Roberto Velasco, por su hospitalidad, estímulo, cariño, consejo y sincera preocupación desde aquel día en el que comencé a caminar por este sendero. ¡Mil gracias!

A mis amigos y compañeros del Laboratorio de Poblaciones y Comunidades Tropicales del Instituto de Ecología de la U.N.A.M., Aída, Alejandra, Fernando, Mario y Silvia, por su amistad, cariño y estímulo durante estos cuatro años. Especialmente a mis amigas Martha y Tere por escuchar y

darme sincero consejo en los momentos de incertidumbre y agobio, y por todas esas charlas que tanto nos divierten. A mi linda amiga Angeles, por su apoyo, cariño, consentimiento, interés y sincera preocupación en todo este tiempo, por estar siempre conmigo, por lo que habremos de compartir en el futuro!

A mis amigos y compañeros del Instituto de Ecología y de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M., Araceli, Heliot, Judith, Nayeli, Norberto, Patricia A., Patricia H., Rafael, Rebeca, Rocío, Salomón y Tere; por tantas horas de recreación y amistad que hicieron de la realización de esta tesis una labor más sencilla, agradable y ...¿lenta?... claro que no! Por su solidaridad, apoyo y estímulo a cada momento. ¡Gracias chicos!

A los "jornaleros": Alicia, Amanda, Ana Sol, Benja, Bere, Brenda, Clau, Fabi, Gabo, Héctor, Ingrid, Isa, Jesús, Jorge, Juan, Judith, Martha, Nayeli, Nelly, Oscar, Patricia, Rocío, Sergio, Ulises y Vic; por esos inolvidables sábados abundantes de cariño, risa y aprendizaje, y por descubrir que juntos muchos sentimientos saben mejor.

César Edgardo Rodríguez Ortega

Junio 1998

ÍNDICE

	PÁGINA	
RESUMEN	i	
INTRODUCCIÓN	1	
CAPÍTULO I		
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL EN EL HÁBITAT DE <i>Mammillaria pectinifera</i> Y <i>M. carnea</i> EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS, PUEBLA		
1.1	INTRODUCCIÓN	5
1.2	MATERIALES Y MÉTODOS	12
1.3	RESULTADOS	16
1.4	DISCUSIÓN	20
CAPÍTULO II		
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE <i>Mammillaria carnea</i> BAJO SUS ARBUSTOS NODRIZA EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS, PUEBLA		
2.1	INTRODUCCIÓN	24
2.2	MATERIALES Y MÉTODOS	26
2.3	RESULTADOS	29
2.4	DISCUSIÓN	31
CAPÍTULO III		
EFECTO DE LA CUBIERTA DE ESPINAS EN LA TEMPERATURA SUPERFICIAL Y SU RELACIÓN CON EL MICROHÁBITAT DE <i>Mammillaria pectinifera</i> Y <i>M. carnea</i> EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS, PUEBLA		
3.1	INTRODUCCIÓN	38
3.2	MATERIALES Y MÉTODOS	43
3.3	RESULTADOS	46
3.4	DISCUSIÓN	57

CAPÍTULO IV

EFECTO DE LA CUBIERTA DE ESPINAS EN LA PRESIÓN OSMÓTICA Y SU RELACIÓN CON EL MICROHÁBITAT DE *Mammillaria pectinifera* Y *M. carnea* EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS, PUEBLA

4.1	INTRODUCCIÓN	67
4.2	MATERIALES Y MÉTODOS	72
4.3	RESULTADOS	74
4.4	DISCUSIÓN	76
	DISCUSION GENERAL	84
	CONCLUSIONES	93
	REFERENCIAS	95
	APÉNDICE I	
	DESCRIPCIONES DE LAS ESPECIES	106
	APÉNDICE II	
	RESÚMENES DE LOS ANÁLISIS DE MEDIDAS REPETIDAS Y DE VARIANZA DE LAS TEMPERATURAS SUPERFICIALES DE LOS CACTOS EN LOS EXPERIMENTOS EN CONDICIONES NATURALES Y CONDICIONES AMBIENTALES SEMICONTROLADAS	110

RESUMEN

El objetivo del estudio fue evaluar el papel de las espinas en la distribución espacial en el hábitat de dos especies de cactáceas globosas del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Mammillaria pectinifera*, por un lado, posee una cubierta de espinas que sombrea casi por completo la superficie de su tallo, y ocupa indistintamente los diferentes micrositios en su hábitat. Contrariamente, las espinas de *M. carnea* somborean escasamente su tallo y se distribuye preferentemente bajo nodrizas.

Se estudió la distribución espacial de los individuos de las especies estableciendo una parcela de 120 m² en una de sus localidades del valle. Se comprobó que los cactus de *M. carnea* se localizan preferentemente bajo arbustos u otras perennes, mientras que los individuos de *M. pectinifera* ocupan indistintamente los diferentes espacios del hábitat. Por otro lado, se encontró que las plantas de *M. carnea* se distribuyen heterogéneamente entre las diferentes especies de nodrizas presentes en la parcela de estudio, existiendo una fuerte asociación entre sus plantas y los arbustos de *Castela tortuosa*. Así mismo, se comprobó que sus plantas ocupan preferentemente las áreas cercanas a los troncos de sus nodrizas y consistentemente el área este de la sombra de copa. Mediante la simulación de la intercepción de radiación solar directa que reciben las diferentes orientaciones bajo un arbusto hipotético en la parcela de estudio, se encontró que la orientación este bajo las nodrizas recibe una menor incidencia de radiación solar directa que la orientación oeste en un día de mayo, uno de los meses más calientes del año.

Se estudió el efecto de las espinas en las temperaturas superficiales en cactus con y sin espinas, a la sombra y a cielo abierto. En general, las

plantas de los sitios abiertos registraron temperaturas diurnas mayores que sus contrapartes a la sombra. Durante la noche, los cactus sombreados permanecieron más calientes que aquellos de los sitios sin cubierta vegetal. Las espinas no afectaron apreciablemente las temperaturas superficiales diurnas de los cactus de *M. pectinifera*. Sin embargo, durante la noche mantuvieron más calientes los tallos de sus plantas. En *M. carnea*, las espinas no mostraron un patrón claro durante el día, mientras que por la noche no se observó efecto alguno sobre las temperaturas superficiales .

Se evaluó el estado hídrico de los cactus con y sin espinas, al sol y a la sombra por un método higrométrico. Se demostró que el microhábitat y las espinas influyen en la presión osmótica de los cactus de las especies. Los de *M. pectinifera* a la sombra perdieron menores cantidades de agua que aquellos creciendo a cielo abierto, mientras que en *M. carnea* las plantas a la sombra perdieron ligeramente más agua que las de los sitios sin cubierta vegetal. En general, las plantas sin espinas perdieron mayores cantidades de agua que las plantas con la cubierta intacta.

En conclusión, la cubierta de espinas puede influir, en cierta medida, en la ocupación del hábitat para los individuos de las especies consideradas. Aunque su efecto sobre las temperaturas superficiales de las plantas no fue considerable, su influencia en el potencial hídrico de los cactus podría definir, en algunas etapas de su ciclo de vida, la probabilidad de colonizar exitosamente los diferentes espacios del hábitat.



INTRODUCCIÓN

Para aquel que observa cuidadosamente el paisaje en una zona árida, resulta evidente que los organismos de un número considerable de taxa no se encuentran esparcidos al azar ni en un patrón homogéneo dentro de él. Por el contrario, su distribución obedece a patrones agregados a manera de "parches" en torno a ciertas características o condiciones ambientales. Dicho agregamiento puede repercutir de manera importante en la dinámica poblacional de muchas especies vegetales y animales, y en última instancia, en la estructura y el funcionamiento global de la comunidad.

Los patrones agregados son el resultado de la respuesta diferencial de los individuos a la distribución discontinua de los factores bióticos y abióticos que condicionan su membresía dentro del ecosistema (Wiens 1976). En las zonas áridas, las distribuciones discontinuas en espacio y tiempo de los eventos de lluvia, así como de las temperaturas ambientales y de la

radiación solar promueven la distribución en "parches" de una multitud de organismos vegetales y animales (Noy-Meir 1973).

Al igual que otras plantas de las zonas áridas y semiáridas de Norteamérica, los miembros de muchas especies de la familia Cactaceae se distribuyen heterogéneamente a lo largo de las condiciones ambientales que sus localidades naturales ofrecen. Se establecen en espacios que van desde aquellos carentes de cobertura vegetal donde las condiciones ambientales resultan particularmente adversas, hasta los sitios sombreados bajo las copas de los arbustos donde los microclimas resultan más favorables. Aunque existen especies que pueden establecerse en más de un tipo de sitio a lo largo de este gradiente ambiental, es notorio que otras sólo colonizan espacios con características microclimáticas particulares. ¿Qué les impide a los individuos de muchas especies de cactáceas colonizar exitosamente la gama de microambientes que existen en sus localidades naturales? En inicio puede decirse que las restricciones que cada tipo de microambiente impone a los organismos son distintas. Los sitios sombreados bajo las plantas nodrizas pueden reducir el crecimiento de los cactus tanto por la disminución en la fijación del CO₂ producto de la sombra del arbusto, como por la competencia por agua con la nodriza (Franco y Nobel 1989). En los sitios abiertos, por otro lado, la intensa radiación solar y las elevadas temperaturas ambientales y del suelo son quizá los factores limitantes para el establecimiento de los individuos de muchas especies (Nobel *et al.* 1986). Por lo anterior, la colonización exitosa de uno u otro sitio será función, al menos parcialmente, de las adaptaciones que los individuos de las diferentes especies posean para establecerse, sobrevivir y reproducirse en cada uno de ellos.

Muchas son las adaptaciones que se reconocen que le han permitido a los miembros de la familia Cactaceae colonizar los ambientes más agrestes del continente. La suculencia de sus tallos, la reducción de la superficie

transpiratoria, el Metabolismo Ácido de las Crasuláceas y la tolerancia de sus tejidos a las altas temperaturas son sólo algunas de las más importantes. Sin embargo, una de las características más conspicuas de los cactus, las espinas, también pueden facilitar su sobrevivencia en estos ambientes. Su utilidad parece no restringirse exclusivamente a la defensa contra la herbivoría (Steenbergh y Lowe 1977, Bravo-Hollis 1978), también pueden servir como órganos de absorción de agua en algunas especies (Schill y Barthlott en Gibson y Nobel 1986), facilitar la dispersión de los cladodios en el género *Opuntia* (Gibson y Nobel 1986) e inclusive funcionar como estructuras reguladoras de las temperaturas superficiales de los tallos (Nobel 1983). Al parecer, esta última propiedad ha permitido a algunas especies de cactáceas columnares extender sus áreas geográficas de distribución hacia regiones más frías en el Desierto Sonorense (Nobel 1980a). Pero, ¿podría la cubierta de espinas tener relevancia no sólo en la distribución geográfica, sino también en la distribución espacial dentro de las localidades naturales de algunas especies de cactáceas?

Mammillaria pectinifera y *M. carnea* son dos especies de cactáceas globosas (ver sus descripciones en el Apéndice I) cuya distribución geográfica abarca parte del Valle de Zapotitlán Salinas, en el estado mexicano de Puebla. Los individuos de *M. pectinifera* ocupan sin restricción el espacio en su hábitat y poseen una cubierta de espinas que sombrea casi por completo la superficie de sus tallos. Contrariamente, las plantas de *M. carnea* se establecen preferentemente bajo la copa de los arbustos presentes en sus localidades naturales y sus espinas no proveen de una sombra significativa a los tallos de sus plantas. ¿Existe alguna relación entre la cobertura que brindan las espinas a los tallos de las plantas de estas especies y el hábitat específico en el que cada una de ellas se establece?, ¿acaso los individuos de *M. pectinifera* pueden, al poseer una densa cubierta de espinas, evadir las consecuencias que produce la colonización de los sitios que térmica y lumínicamente resultan ser los más agresivos de su hábitat?, ¿se

establece *M. carnea* preferentemente bajo plantas nodrizas debido a que sus individuos no logran colonizar los sitios abiertos del hábitat al no estar adaptados a las características ambientales que los distinguen?

Con el propósito de responder a estas preguntas, el presente estudio se estructuró en dos partes, una descriptiva, en la cual se detalla la distribución espacial de los individuos de cada una de las especies en una de sus localidades naturales; y otra experimental, en la que se exploran los efectos de la cubierta de espinas de cada especie sobre las temperaturas superficiales y la presión osmótica de sus tallos y su posible relación con el microhábitat que ocupan. Dentro de la primera parte del trabajo, el Capítulo I describe la distribución espacial de los individuos de *M. pectinifera* y *M. carnea* en una de sus poblaciones estudiadas. Se incluyen aspectos de la ocupación del espacio por los individuos, así como de la preferencia hacia ciertas especies de plantas nodrizas y se discuten algunos puntos en relación al establecimiento en los diferentes microsítios del hábitat. El Capítulo II explora la distribución de los individuos de *M. carnea* bajo la copa de sus arbustos nodriza. En él, la posición y orientación de los cactus bajo el área de sombra se relaciona con los posibles factores ambientales determinantes de su establecimiento y sobrevivencia. En la segunda parte del trabajo, y propiamente dentro del Capítulo III, se trata el efecto de la cubierta de espinas sobre las temperaturas superficiales de los tallos de los cactus. Se analizan y comparan los resultados con los obtenidos en otros trabajos y sus repercusiones en la distribución espacial de las plantas. En el último capítulo se estudia la relación entre las espinas, la presión osmótica y el tipo de microhábitat que colonizan los individuos de las especies. Finalmente, en la Discusión General se integran los resultados más relevantes de cada capítulo con el objeto de establecer un panorama más claro sobre los factores y procesos que pueden promover, en las diferentes etapas del ciclo de vida de estas plantas, los patrones espaciales de distribución observados.



CAPÍTULO I

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL EN EL HÁBITAT DE *Mammillaria pectinifera* Y *M. carnea* EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS, PUEBLA

1.1 INTRODUCCIÓN

Los paisajes de un gran número de zonas áridas y semiáridas del mundo pueden conceptualizarse a manera de mosaicos espaciales compuestos por dos tipos de unidades. La primera de ellas se reconoce por aquellos parches discretos de vegetación donde coexisten una multitud de plantas de diferentes especies y cuya integración es resultado de los procesos de colonización y establecimiento de los individuos que los forman. Tales parches se hallan inmersos en la segunda unidad del mosaico, la cual se distingue por la ausencia de una cubierta

vegetal apreciable y por sus condiciones ambientales extremas en relación a los parches con vegetación. Con base en esta conceptualización, los individuos de las especies vegetales tienen dos opciones en lo que a la ocupación del hábitat se refiere: (1) establecerse selectivamente en alguna de las unidades del mosaico, o (2) ocupar sin distinción cada espacio del hábitat. La elección de alguna de las opciones no es, sin embargo, una cuestión banal, pues la calidad de los ambientes que ambas unidades ofrecen a los organismos es muy contrastante. Diferencias notables en la intensidad de la radiación solar directa, así como en las temperaturas ambientales y del suelo entre las unidades pueden influir, entre otros aspectos, en la dispersión de semillas, la germinación y la sobrevivencia post-germinación de los individuos (McAuliffe 1988). Por tanto, la ocupación de dichas unidades es función, en alguna medida, de la capacidad que los individuos de las diferentes especies poseen para colonizar y sobrevivir en uno u otro sitio.

Una de las principales intenciones de la ecología de zonas áridas ha sido identificar los factores causales de los patrones de ocupación del hábitat. Desde tiempo atrás, gran parte de los trabajos se han enfocado al estudio de las interacciones entre especies para explicarlos, siendo la competencia el eje directriz para muchos de ellos (e.g. King y Woodell 1973, Yeaton y Cody 1976, Gulmon *et al.* 1979). Sin embargo, la importancia de otro tipo de interacciones ha sido revalorada en los últimos años, y entre ellas el fenómeno de la "planta nodriza" es quizá una de las más relevantes. En términos generales, el "nodricismo" consiste en el reclutamiento y establecimiento no azaroso de los individuos de una especie bajo la copa de los adultos de otras perennes presentes en el hábitat (Cody 1993); y es claro ejemplo, para muchas especies, de la opción de ocupar selectivamente los espacios que conforman su hábitat.

Aunque el estudio del nodricismo como estrategia de establecimiento abarca a especies de diversas familias (ver Valiente-Banuet 1991), la mayor parte de los trabajos en las zonas áridas se han ocupado de cactáceas columnares y otros cactus de menor tamaño. La asociación de muchas especies de esta familia con arbustos e inclusive otros cactus a lo largo de su ciclo de vida o sólo en algunas de sus etapas ha sido descrita reiteradamente (Cuadro 1.1). Sin embargo, no todas las cactáceas necesitan de una planta nodriza para establecerse (Cuadro 1.1). Es común observar en algunas zonas áridas que los individuos de ciertas especies no se encuentran bajo la influencia de la copa de algún arbusto u otra perenne particular, sino por el contrario, ocupan la unidad del mosaico carente de cubierta vegetal. ¿Qué factores son los responsables de la disminución de las probabilidades de establecimiento y/o sobrevivencia de ciertas cactáceas en los sitios libres de cobertura vegetal y de su aumento en los sitios bajo nodrizas?, o bien, ¿qué factores promueven el establecimiento en los sitios libres de vegetación? Una respuesta satisfactoria y completa a dichas preguntas dista de alcanzarse. La mayoría de los trabajos al respecto se inclinan hacia el estudio del fenómeno de la planta nodriza, dejando a un lado las cuestiones referentes al establecimiento en los sitios abiertos. Es más, de los estudios sobre nodricismo, la mayor parte se ha enfocado a los posibles efectos competitivos y de reemplazo entre el cacto y su nodriza (e.g. Vandermeer 1980, McAuliffe 1984a, Valiente-Banuet *et al.* 1991b, Cody 1993, Flores-Martínez *et al.* 1994), descuidando los aspectos relativos a la fase inicial de la interacción. Son pocos los trabajos que aportan información sobre aspectos fundamentales como la dispersión y germinación de las semillas, así como sobre la sobrevivencia y la mortalidad de las plantas entre las unidades del mosaico; y que por tanto pueden definir el efecto puntual de cada factor en la ocupación del hábitat. Destacan los estudios de Steenbergh y Lowe (1977) en *Carnegiea*

Cuadro 1.1. Cactáceas descritas como asociadas a nodrizas. Se anota a un lado del nombre de la especie su forma de crecimiento: G, globosa; B, barriliforme; C, columnar; O, opuntioide y A, arbustiva

ESPECIE	ESPECIE NODRIZA	LOCALIDAD	REFERENCIA
a) ASOCIADAS A NODRIZAS			
<i>Coryphantha pallida</i> (G)	<i>Castela tortuosa</i>	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Vallente-Banuet <i>et al.</i> (1991a)
<i>Echinocereus engelmannii</i> (G)	<i>Opuntia fulgida</i>	Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona, U. S. A.	McAuliffe (1984b)
<i>Mammillaria casai</i> (G)	<i>Castela tortuosa</i>	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Vallente-Banuet <i>et al.</i> (1991a)
<i>Mammillaria colina</i> (G)	<i>Castela tortuosa</i> y <i>Caesalpinia melanadenia</i>	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Vallente-Banuet <i>et al.</i> (1991a)
<i>Mammillaria microcarpa</i> (G)	<i>Opuntia fulgida</i>	Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona, U. S. A.	McAuliffe (1984b)
<i>Ferocactus acanthodes</i> (B)	<i>Hilaria rigida</i>	Palm Desert, California, U. S. A.	Franco y Nobel (1989)
<i>Ferocactus peninsulæ</i> (B)	<i>Tecoma stans</i> , <i>Jatropha vernicosa</i> y <i>Haematoxylon brasiletto</i>	Reserva de la Biosfera "Sierra de la Laguna, B. C. S., México	Ariaga <i>et al.</i> (1993)
<i>Carnegiea gigantea</i> (C)	<i>Cercidium mycrophyllum</i> y <i>Ambrosia deltoidea</i>	Ajo, Arizona, U. S. A.	Franco y Nobel (1989)
<i>Cephalocereus hoppenstedtii</i> (C)	<i>Eupatorium spinosarum</i>	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Vallente-Banuet <i>et al.</i> (1991a)

Cuadro 1.1 (continuación). Cactáceas descritas como asociadas a nodrizas. Se anota a un lado del nombre de la especie su forma de crecimiento: G, globosa; B, barriliforme; C, columnar; O, opuntioide y A, arbustiva.

ESPECIE	ESPECIE NODRIZA	LOCALIDAD	REFERENCIA
<i>Neobuxbaumia tefeizo</i> (C)	<i>Mimosa luisana</i>	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Flores-Martínez <i>et al.</i> (1994)
<i>Pachycereus schottii</i> (C)	<i>Olinya tesota</i>	Desierto Sonorense, México-U. S. A.	Suzán <i>et al.</i> (1996)
<i>Stenocereus thurberi</i> (C)	<i>Tecoma stans</i> , <i>Jatropha vernicosa</i> y <i>Haematoxylon brasiletto</i>	Reserva de la Biosfera "Sierra de la Laguna", B. C. S., México	Ariaga <i>et al.</i> (1993)
<i>Peniocereus striatus</i> (A)	<i>Olinya tesota</i> y <i>Larrea tridentata</i>	Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona, U. S. A. y Bahía Kino, Sonora, México	Suzán <i>et al.</i> (1994)
<i>Opuntia acanthocarpa</i> (O)	<i>Hilaria rigida</i> y <i>Krameria</i> sp.	Desierto de Mojave, California, U. S. A.	Cody (1993)
<i>Opuntia echinocarpa</i> (O)	<i>Hilaria rigida</i> o <i>Krameria</i> sp.	Desierto de Mojave, California, U. S. A.	Cody (1993)
<i>Opuntia leptocaulis</i> (O)	<i>Larrea tridentata</i>	Desierto Chihuahuense, U. S. A.	Yeaton (1978)
<i>Opuntia ramosissima</i> (O)	<i>Hilaria rigida</i> y <i>Krameria</i> sp.	Desierto de Mojave, California, U. S. A.	Cody (1993)

Cuadro 1.1. (continuación). Cactáceas descritas como no asociadas a nodrizas. Se anota a un lado del nombre de la especie su forma de crecimiento: G, globosa, B, barriliforme; C, columnar, O, opuntioide y A, arbustiva.

ESPECIE	ESPECIE NODRIZA	LOCALIDAD	REFERENCIA
b) NO ASOCIADAS A NODRIZAS			
<i>Ariocarpus fissuratus</i> (G)	Ninguna	Lajitas, Texas, U. S. A.	Nobel <i>et al.</i> (1986)
<i>Epithelantha bakeri</i> (G)	Ninguna	Lajitas, Texas, U. S. A.	Nobel <i>et al.</i> (1986)
<i>Mammillaria lasiocantha</i> (G)	Ninguna	Lajitas, Texas, U. S. A.	Nobel <i>et al.</i> (1986)
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (C)	Ninguna	Reserva de la Biosfera "Sierra de la Laguna, B. C. S., México	Arriaga <i>et al.</i> (1993)
<i>Pachycereus schottii</i> (C)	Ninguna	Reserva de la Biosfera "Sierra de la Laguna, B. C. S., México	Arriaga <i>et al.</i> (1993)
<i>Opuntia cholla</i> (O)	Ninguna	Reserva de la Biosfera "Sierra de la Laguna, B. C. S., México	Arriaga <i>et al.</i> (1993)

gigantea y los de Valiente-Banuet y Ezcurra (1991) en *Neobuxbaumia tetetzo*.

Los resultados de estos trabajos coinciden en la importancia del papel de las nodrizas como sitios adecuados para el establecimiento de muchas especies de cactáceas. Las explicaciones que ofrecen pueden apreciarse a distintos niveles. A nivel fisiológico, las nodrizas influyen notablemente, entre otros procesos, en el *status* térmico de los cactus. Durante el día reducen considerablemente la temperatura de los tallos de las cactáceas, tanto por la disminución en la cantidad de radiación directa que llega a esos sitios (Nobel 1984, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991), como por las importantes diferencias en las temperaturas del aire y del suelo bajo sus copas con respecto a los sitios abiertos (Franco y Nobel 1989). Por la noche, y especialmente durante la época invernal, las nodrizas impiden el enfriamiento excesivo de los tejidos de las plantas, evitando así los efectos letales de los eventos de extremo frío (Steenbergh y Lowe 1977, Nobel 1980c, Nobel 1984, Suzán *et al.* 1994).

A nivel ecológico, algunos de los mecanismos que promueven la agregación bajo nodrizas son la dispersión no azarosa de semillas por animales (Steenbergh y Lowe 1977), la germinación y la sobrevivencia diferencial entre microhábitats (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991) y una menor mortalidad por depredación bajo las nodrizas (McAuliffe 1984b, Suzán *et al.* 1994).

Para la zona de Zapotitlán Salinas, dentro del Valle de Tehuacán en el estado de Puebla, se han descrito las asociaciones de algunas especies de cactáceas con una variedad de arbustos de diferentes familias (Cuadro 1.1). No obstante, no existen trabajos acerca de las especies de cactus que colonizan los sitios abiertos. La mayoría de la literatura sobre la ecología del

nodrícismo para la zona trata con cactus columnares, por lo que su estudio en cactáceas con otra forma de crecimiento no ha sido llevado al cabo. En este sentido, el objetivo que cubrió este primer capítulo fue caracterizar la ocupación del mosaico espacial por dos especies de cactáceas globosas del género *Mammillaria*, propiamente *M. pectinifera* y *M. carnea*; en una de sus poblaciones del Valle de Zapotitlán Salinas, en el estado de Puebla.

1.2 MATERIALES Y MÉTODOS

SITIOS DE ESTUDIO.

Las poblaciones de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* consideradas en el presente trabajo se localizan dentro del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla; localizado hacia la porción SE del Valle de Tehuacán, en las coordenadas geográficas 18° 20' de latitud N y 97° 28' de longitud W, a 1407 m de altitud (Peters 1993). El valle se encuentra limitado al E por la Sierra de Atzingo y Miahuatpec, por los cerros "Pajarito" y "Chacateca" al N, y por los cerros "Corral de Piedra" y "La Mesa" al S y W respectivamente (Ramírez de Arellano 1996).

Su clima corresponde al tipo semiárido con lluvias en verano (BS₀ y BS₁; García 1973). Su precipitación media anual es de 380 mm (García 1973). La zona se caracteriza por ser altamente predecible en lo que a la época de lluvias se refiere, siendo ésta de cuatro meses, de junio a septiembre, y en la cual los dos meses intermedios corresponden al período de la canícula (Valiente-Banuet 1991). La temperatura media anual es de 21.2°C, con oscilaciones de las medias mensuales de entre los 7 y los 14°C (Díaz-Maeda 1991).

En cuanto a sus características edafológicas, en la región se reportan litosoles, cambisoles y xerosoles cálcicos derivados de rocas sedimentarias y metamórficas del cretácico (Meyrán 1973). Por lo general, los suelos son someros, pedregosos y con diferentes grados de alcalinidad y salinidad (Ramírez de Arellano 1996).

Desde el punto de vista de su flora, el Valle de Zapotitlán Salinas se incluye dentro de la que Rzedowski (1978) denomina "Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán", que se ubica entre los 17° 48' y 18° 58' de latitud N y los 97° 03' y 97° 43' de longitud W, siguiendo una dirección SE-NW por la Sierra de Juárez y Zongolica, en la parte SE del estado de Puebla y NW del de Oaxaca (Jaramillo y González-Medrano 1983). En los 10000 km² de superficie que cubre aproximadamente, alberga cerca de 2703 especies de plantas vasculares, clasificadas en 922 géneros pertenecientes a 189 familias (Dávila *et al.* 1993). De ellas, 81 especies en 26 géneros corresponden a la familia Cactaceae, siendo endémicas al Valle 20 especies de las tribus Pachycereeae y Cacteae (Arias *et al.* 1997).

En general, la vegetación de la zona de Zapotitlán corresponde al matorral xerófilo de Rzedowski (1978), dentro del cual Zavala (1982) reconoce cuatro unidades fisonómicas fundamentales: el matorral espinoso, la tetechera, el cardonal y el izotal. Más específicamente, la población de *Mammillaria carnegi* se ubica dentro del Jardín Botánico y Vivero de Cactáceas "Helia Bravo-Hollis", administrado por la Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). Se localiza 25 km al S de Tehuacán sobre la carretera Tehuacán-Huajuapán de León. La vegetación del área corresponde a lo que Zavala (1982) denomina tetechera, y cuyo elemento dominante es el cacto columnar *Neobuxbaumia tetetzo*. Además, como elementos importantes del paisaje se encuentran los arbustos *Acacia constricta*, *Mimosa luisana* y *Prosopis laevigata* (Mimosaceae), *Cercidium*

praecox y *Caesalpinia melanadenia* (Caesalpinaceae), *Castela tortuosa* (Simaroubaceae) y los agaves *Agave macroacantha*, *A. marmorata* y *A. karwinski* (Agavaceae), entre otras especies.

La población de *Mammillaria pectinifera* estudiada se localiza a 2060 m de altitud en el cerro conocido como "El Chacateca", localizado al N del Valle de Zapotitlán Salinas. De entre las especies que ahí se encuentran destacan *Acacia subangulata* (Mimosaceae), *Yucca periculosa* (Agavaceae), *Dasyliirion* sp. (Nolinaceae), *Jatropha dioica* (Euphorbiaceae) y *Salvia* sp. (Lamiaceae) entre otras.

MÉTODOS.

La caracterización de la distribución espacial de *M. pectinifera* y *M. carnea* se llevó al cabo estableciendo por especie una parcela de 4 x 30 m (120 m²) en sus poblaciones consideradas dentro del estudio. Los censos se realizaron los días 17 de agosto y 3 de octubre de 1996 para *M. carnea* y *M. pectinifera* respectivamente. Se censaron dentro de cada parcela a todos los cactus de las especies en cuestión, categorizando su ocupación del hábitat como plantas asociadas o no asociadas a nodrizas. Se consideró a un cacto bajo condiciones de nodricismo cuando se encontraba dentro del área de sombra, en proyección vertical, de la copa de algún arbusto u otra planta perenne particular. Cuando ello ocurrió, se registró la identidad taxonómica de la nodriza. Como información adicional de los cactus, se tomaron datos respecto a su diámetro, altura, número de flores y frutos, aparente estado de salud y evidencias de herbivoría. Para estimar el porcentaje de cobertura vegetal y por especie de arbusto, se verificó visualmente la posición de 50 puntos al azar con respecto a los arbustos presentes en la parcela.

ANÁLISIS.

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL.

Para caracterizar el patrón de ocupación del hábitat, se trabajó con la hipótesis nula de que el número de cactus encontrados en los sitios abiertos o por debajo de las copas de las nodrizas es proporcional al área que cada tipo de unidad ocupa respecto al área de la parcela. Para demostrarlo se realizó la prueba de G para bondad de ajuste, aplicando la corrección de Williams según lo sugieren Sokal y Rohlf (1981).

ASOCIACIÓN CON NODRIZAS PARTICULARES.

Se exploró la posibilidad de agregación de los cactus de las especies con alguna especie de nodriza particular. Para ello, la hipótesis nula consideró al número de cactus bajo cierta especie de nodriza como proporcional a su cobertura dentro de la parcela. Se probó la hipótesis con la prueba de G para bondad de ajuste (Sokal y Rohlf 1981). En caso de resultar significativa, el análisis de los residuales permitió conocer la significancia estadística de una asociación particular. Considerando que los residuales se distribuyen de manera normal con media cero y varianza igual a uno, cualquier valor mayor a dos (aproximadamente el punto del 5% de la distribución normal) resulta significativo (Everitt 1977).

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL POR CATEGORÍAS DE TAMAÑO.

Se investigó la distribución espacial por categorías de tamaño de las dos especies consideradas. Para ello se clasificaron a todos los individuos

en cuatro categorías de tamaño según su diámetro. Se probó la hipótesis nula de que para cada unidad del mosaico en cada categoría de diámetro corresponden tantos cactus como área cubre cada unidad dentro de la parcela. La hipótesis se verificó utilizando la prueba de G para bondad de ajuste (Sokal y Rohlf 1981). En caso de resultar significativa, el análisis de los residuales permitió demostrar la significancia estadística de la desviación de las observaciones respecto a los valores esperados para cada categoría de tamaño en un microhábitat dado.

1.3 RESULTADOS

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LAS ESPECIES.

De las dos especies consideradas, sólo *M. carnea* mostró asociación con plantas nodrizas (Cuadro 1.2). Se encontraron 236 plantas de esta especie en los 120 m² muestreados, de las cuales 208, es decir cerca del 88%, se agruparon bajo plantas nodrizas. Sus principales nodrizas fueron *Castela tortuosa*, de la familia Simaroubaceae; *Cercidium praecox* y *Caesalpinia* cf. *melanadenia*, pertenecientes a la familia Caesalpiniaceae; así como *Mimosa luisana*, *Prosopis laevigata* y *Acacia constricta* de la familia Mimosaceae.

Por el contrario, *M. pectinifera* no se asocia significativamente con plantas nodrizas en la parcela de estudio (Cuadro 1.2). El número de cactus encontrados en cada unidad del mosaico fue proporcional a sus áreas dentro de la parcela ($G = 0.37$, g.l. = 1, $P = 0.53$). El 74.7% de las plantas de la especie se ubicaron en los sitios abiertos, los cuales cubrieron cerca del 72% de la superficie de la parcela. El restante 25.3% de los cactus de esta especie se observaron bajo perennes en la parcela, siendo el estimado

Cuadro 1.2. Distribución de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en sitios abiertos y bajo nodrizas. Los valores de G y su probabilidad corresponden a la hipótesis nula del número de cactus en proporción directa a la cobertura del tipo de sitio. Se muestran los valores observados y los esperados entre paréntesis.

	<i>Mammillaria pectinifera</i>	<i>Mammillaria carnea</i>
SITIOS BAJO NODRIZAS	25 (27.7)	208 (127.4)
SITIOS ABIERTOS	74 (71.8)	28 (108.6)
$G = 0.37$ g.l. = 1 $P = 0.53$ $G = 127.6$ g.l. = 1 $P < 0.00001$		

de la cobertura vegetal del 28%. En los casos en los que se asoció con nodrizas, éstas fueron *Salvia* sp. (Lamiaceae), *Jatropha dioica* (Euphorbiaceae) y *Acacia subangulata* (Mimosaceae).

ASOCIACIÓN DE *Mammillaria carnea* CON SUS NODRIZAS.

Se rechazó la hipótesis nula de que el número de plantas de *M. carnea* encontradas por debajo de cada especie de nodriza es proporcional a su cobertura dentro de la parcela ($G = 137.3$, g.l. = 5, $P < 0.0001$). El examen de los residuales mostró una fuerte asociación entre la cactácea y el arbusto *Castela tortuosa* (Cuadro 1.3). A pesar de su escasa cobertura dentro de la parcela (2%), *C. tortuosa* asocia dos veces más cactus que aquellos arbustos que cubren seis veces más superficie que ella, como es el caso de *Prosopis laevigata*. Este último, así como *Acacia constricta* y *Caesalpinia* cf. *melanadenia* (ambas incluidas en la categoría "otras especies"), albergan significativamente un menor número de cactus que los que se esperaría por la magnitud de su cobertura en la parcela (Cuadro 1.3).

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL POR CATEGORÍA DE TAMAÑO.

En cada categoría de tamaño, las plantas de *M. carnea* se concentran preferentemente bajo nodrizas ($G = 131.4$, g.l. = 3, $P < 0.0001$; Figura 1.1). Sus reclutas, contrariamente a lo que ocurre con los de *M. pectinifera*, se establecen preferentemente en los sitios a la sombra de los arbustos presentes en la parcela de estudio (Figura 1.1). En el caso de *M. pectinifera*, se encontraron en cada unidad del mosaico el número de

Cuadro 1.3. Distribución espacial de *Mammillaria carnea* bajo sus nodrizas. La hipótesis nula del número de cactus en proporción directa a la cobertura de la especie nodriza fue rechazada ($G = 137.3$, g.l. = 5, $P < 0.00001$). Los asteriscos en los residuales indican significancia al 5 por ciento. La categoría "Otras especies" incluye a *Acacia constricta*, *Caesalpinia cf. melanadenia* y *Opuntia* sp.

	COBERTURA (%)	OBSERVADO	ESPERADO	RESIDUAL
<i>Cercidium praecox</i>	16	73	59.4	1.75
<i>Mimosa luisana</i>	16	66	59.4	0.85
<i>Prosopis laevigata</i>	12	23	55.6	-3.23 *
<i>Castela tortuosa</i>	2	40	7.4	11.94 *
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	2	5	7.4	-0.89
Otras especies	6	1	29.7	-5.26 *

cactus que corresponden por su área en cada categoría de tamaño ($G = 5.82$, g.l. = 3, $P = 0.12$).

1.4 DISCUSIÓN

El establecimiento bajo nodrizas como estrategia de ocupación del hábitat no es para algunas especies de cactáceas la mejor opción. *Mammillaria pectinifera*, contrariamente a *M. carnea*, puede completar su ciclo de vida en los sitios libres de cobertura vegetal. Esto sugiere, a primera vista, que los factores que restringen la distribución de *M. carnea* a los sitios por debajo de plantas nodrizas no actúan de manera similar sobre el establecimiento y la sobrevivencia de los individuos de la otra especie en cuestión.

Puede pensarse entonces que los factores señalados por múltiples trabajos como limitantes para el establecimiento de los individuos de algunas especies de cactáceas en los sitios abiertos, tales como la intensa radiación solar, las elevadas temperaturas del aire y del suelo, así como la baja disponibilidad de agua del sustrato (Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991); podrían no tener un efecto negativo considerable sobre el establecimiento y la sobrevivencia de las plántulas de *M. pectinifera* en la localidad estudiada. Evidentemente, las plántulas, juveniles y adultos de esta especie deben ser capaces de pagar los costos del establecimiento y la sobrevivencia en este tipo de microhábitats, primeramente, logrando germinar en microambientes que comparativamente con aquellos bajo las nodrizas tienen una menor capacidad de retención de agua, así como también evitando los daños provocados por la intensa radiación solar que reciben y consecuentemente por las altas temperaturas que podrían alcanzar sus tallos durante el día. A

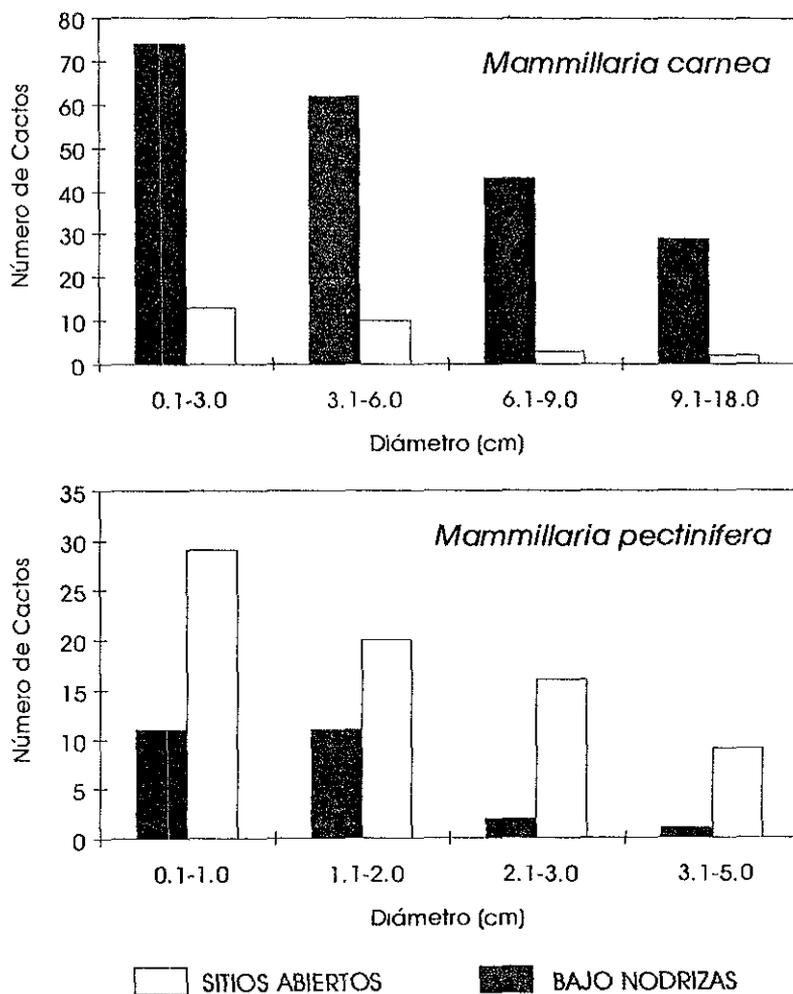


Figura 1.1. Distribución espacial de los individuos de las especies en relación a su diámetro. Se rechazó exclusivamente para *M. carnea* la hipótesis nula de igual número de cactus en cada unidad del mosaico por categoría de diámetro. El análisis de los residuales en esta especie demostró significancia estadística al 5% en cada una de las categorías de diámetro.

su vez, deben superar, sin empeñar por ello su sobrevivencia, los costos que la elevada demanda evaporativa les exige en dichos microambientes.

Contrariamente, *M. carnea* se establece preferentemente, al igual que otras cactáceas globosas y columnares del valle de Zapotitlán, por debajo de nodrizas (ver Valiente-Banuet *et al.* 1991a). La mayor parte de sus reclutas se localizan en los sitios sombreados del hábitat, cuyas características ambientales aparentemente podrían aumentar sus probabilidades de establecimiento y sobrevivencia (Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Suzán *et al.* 1996). Aunque puntualmente no se conocen los factores que favorecen para ciertas especies de cactáceas el establecimiento y la sobrevivencia en los sitios sombreados del hábitat, ni tampoco su contribución relativa a ellos, la influencia de algunas otras variables ambientales pueden ser en inicio delimitada. A diferencia de lo descrito para otras zonas áridas de Norteamérica (ver García-Moya y McKell 1970), Valiente-Banuet y colaboradores (1991a) no encuentran para la zona de Zapotitlán Salinas concentraciones mayores de nutrimentos en el suelo por debajo de las nodrizas que aquellas de los sitios abiertos, por lo que la hipótesis de la asociación en función de las diferencias en las propiedades minerales del suelo puede descartarse. Quedan por explorar entonces otros factores tales como la intensidad de la radiación solar directa, así como las temperaturas ambientales y del suelo, e inclusive algunos otros de índole biológico que pudieran explicar satisfactoriamente los patrones de asociación observados con los arbustos presentes en su hábitat.

Por otro lado, a pesar de no existir diferencias considerables en la calidad del ambiente que ofrecen bajo sus copas algunas de las especies de arbustos presentes en la zona (Valiente-Banuet *et al.* 1991a), es claro que el establecimiento bajo ellas no es al azar. *Coryphantha pallida*, *Mammillaria casoi* y *M. colina*, todas cactáceas globosas de la región, se

establecen preferentemente al igual que *M. carnea* bajo las copas de *Castela tortuosa* (Valiente-Banuet *et al.* 1991a), evadiendo así a las especies de arbustos más abundantes y con mayor cobertura en el sitio de estudio. Valiente-Banuet y colaboradores (1991a) sugieren que la posible causa de la preferencia por esta especie de arbusto yace en su capacidad para conservar el follaje todo el año, sin embargo, *Prosopis laevigata*, una freatófito típica que mantiene sus hojas durante todo el año (Guevara 1991), asocia a un número significativamente más bajo de plantas que lo que se esperaría por la magnitud de su cobertura, la cual fue seis veces mayor a la de *C. tortuosa*. Podrían ser entonces, otros factores, tales como la dispersión no azarosa de los propágulos o diferencias en la mortalidad de los cactus entre las diferentes especies de arbustos, los involucrados en propiciar lo que se percibe como preferencia de los cactus hacia una especie de nodriza particular.

Hasta aquí podemos decir que una de las dos especies del género *Mammillaria* estudiadas, propiamente *M. carnea*, ocupa selectivamente el mosaico espacial que constituye su hábitat, mientras que los individuos de *M. pectinifera* colonizan sin distinción los espacios presentes en su hábitat. Resulta lógico pensar que los individuos de *M. pectinifera* poseen características fisiológicas y/o morfológicas que les permiten establecerse y sobrevivir en aquellos sitios que resultan tan difíciles de colonizar para la mayoría de los individuos de las otras especies de cactáceas de la zona. Por otro lado, los cactus de *M. carnea* consiguen evadir las condiciones ambientales extremas de los sitios no sombreados al agregarse bajo las copas de los arbustos presentes en la zona. Se establecen preferentemente, al igual que lo hacen otras cactáceas globosas de la zona de estudio, bajo las copas del arbusto *C. tortuosa*.



CAPÍTULO II

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *Mammillaria carnea* BAJO SUS ARBUSTOS NODRIZA EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS, PUEBLA

2.1 INTRODUCCIÓN

El establecimiento bajo plantas nodrizas representa la mejor estrategia de ocupación del hábitat para muchas especies de cactáceas de las regiones áridas y semiáridas de Norteamérica. En consecuencia, la distribución espacial de los individuos de dichas especies se aprecia, a nivel local, en un patrón heterogéneo determinado principalmente por la presencia de las nodrizas en ciertas áreas del hábitat. No obstante, la heterogeneidad en la distribución de los individuos de estas especies no se limita exclusivamente a las dos unidades del mosaico

espacial que constituye su hábitat, sino también a las áreas de sombra bajo las copas de sus nodrizas.

En Arizona, las plántulas del saguaro (*Carnegiea gigantea*) se localizan preferentemente hacia la parte central del área de sombra de *Ambrosia deltoidea*, debido aparentemente a que las condiciones térmicas del suelo en las áreas cercanas al borde de su copa, muy similares a aquellas de los sitios abiertos, reducen su sobrevivencia en esos microambientes (Franco y Nobel 1989). De la misma manera, *Agave deserti*, otra suculenta del Desierto Sonorense, se distribuye cerca del centro y consistentemente hacia la parte norte por debajo de la copa de *Hilaria rigida*, escapando así de las zonas más calientes bajo su nodriza en las horas con las temperaturas ambientales más altas (Franco y Nobel 1988). Tales ejemplos muestran que patrones de ocupación del espacio no homogéneos aún por debajo de las nodrizas pueden dar cuenta, a una escala espacial más pequeña, de las presiones que los factores ambientales como la radiación y consecuentemente la temperatura pueden ejercer sobre el establecimiento de las plantas que viven a la sombra de nodrizas. Sin embargo, a pesar de la información que el estudio de estos patrones puede aportar al conocimiento del fenómeno de la "planta nodriza", son pocos los trabajos sobre el tema que exploran y explican los patrones de distribución de los cactus bajo las copas de sus nodrizas (e.g. Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet *et al.* 1991a, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Suzán *et al.* 1994). Los resultados de algunos de ellos concuerdan en que el éxito de la fase de establecimiento y la sobrevivencia subsecuente de los cactus pueden depender de la posición y orientación particular de las plantas bajo las nodrizas.

Patrones de establecimiento en orientaciones particulares bajo las nodrizas han sido descritos en los Desiertos de Altar y El Vizcaíno en *Carnegiea gigantea*, *Pachycereus pringlei* y *Opuntia acanthocarpa*,

cactáceas cuya preferencia hacia el lado norte de las nodrizas se explica en función de la cantidad de radiación que llega a dicha orientación en el verano, la cual es en efecto menor a la que recibe cualquier otra orientación bajo los arbustos en la misma época del año (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Es fácil pensar entonces que los patrones de establecimiento bajo las copas de las nodrizas descritos para algunas especies de cactáceas sean resultado de las condiciones ambientales benéficas que han favorecido el establecimiento y la sobrevivencia de sus cactus en esos micrositios particulares.

Por lo anterior, el objetivo del presente capítulo fue describir la distribución espacial de los individuos de *Mammillaria carnea*, una cactácea asociada a arbustos en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, con respecto a su posición y orientación por debajo de la copa de sus arbustos nodriza.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

SITIO DE ESTUDIO.

La descripción de la distribución espacial de *M. carnea* bajo sus nodrizas se llevó al cabo en la población de la especie ubicada dentro del Jardín Botánico y Vivero de Cactáceas "Helia Bravo Hollis", localizado 25 km al S de Tehuacán sobre la carretera Tehuacán-Huajuapán de León, en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Para mayor detalle respecto al sitio de estudio, referirse a la sección "Sitios de Estudio" del Capítulo I.

MÉTODOS.

El estudio se realizó dentro de la parcela de 4 x 30 m (120 m²) establecida para caracterizar la distribución espacial de los individuos de *M. carnea* dentro del hábitat. El censo se realizó el día 17 de agosto de 1996. Se consideraron a todos aquellos cactus de la especie que se encontraban, en proyección vertical, dentro del área de sombra de la copa de algún arbusto u otra planta perenne particular. Se obtuvieron como datos la distancia y orientación de cada cacto con respecto al tronco principal de su nodriza, así como la identidad taxonómica y el diámetro de la misma, medido en dirección este-oeste.

ANÁLISIS.

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL BAJO LA COPA DE LAS NODRIZAS.

El análisis se enfocó a tres de las especies de arbustos nodrizas presentes en la parcela de estudio: *Castela tortuosa*, *Cercidium praecox* y *Mimosa luisana*. No se consideraron a las restantes especies de nodrizas por las bajas densidades de cactus bajo sus copas. Primeramente, se calculó para cada cacto su posición en el radio de copa de su nodriza dividiendo la distancia de la planta al tronco principal del arbusto por su radio de copa. Dichos valores se clasificaron en 3 zonas bajo las copas de *C. tortuosa* y *C. praecox*: zona cercana al tronco (valores entre 0.01 y 0.33), zona intermedia (valores entre 0.331 y 0.66) y zona al borde de copa (valores entre 0.661 y 1.00). Para *M. luisana* se consideraron únicamente las categorías de zona cercana al tronco y zona intermedia al no encontrarse cactus a valores de distancia mayores a 0.66. La hipótesis nula consideró el número de cactus en cada zona como función del área que cada una de

ellas ocupa bajo la copa del arbusto. Para verificar la hipótesis se utilizó la prueba de G para bondad de ajuste, aplicando para el caso específico de *M. luisana* la corrección de Williams según lo sugieren Sokal y Rohlf (1981). En caso de rechazar la hipótesis nula, el análisis de los residuales permitió demostrar la significancia estadística de una zona particular. Considerando que los residuales se distribuyen de manera normal con media cero y varianza igual a la unidad, cualquier valor mayor a dos (aproximadamente el punto del 5% de la distribución normal) resulta significativo (Everitt 1977).

ORIENTACIÓN BAJO LA COPA DE LAS NODRIZAS.

Las orientaciones de los cactus de *M. carnea* encontrados bajo nodrizas en la parcela de estudio se clasificaron en ocho categorías: N, NE, E, SE, S, SW, W y NW. Se estableció como hipótesis nula igual número de cactus en cada orientación. La comprobación de la hipótesis se llevó al cabo utilizando la prueba de G para bondad de ajuste (Sokal y Rohlf 1981). En caso de rechazar la hipótesis nula, el análisis de los residuales permitió demostrar la significancia estadística de una orientación particular.

SIMULACIÓN DE LA INTERCEPCIÓN DE RADIACIÓN SOLAR DIRECTA DIURNA BAJO UNA PLANTA NODRIZA HIPOTÉTICA EN LA PARCELA DE ESTUDIO.

Mediante un modelo de cómputo que permite calcular la radiación directa diurna que recibe una localidad geográfica en una fecha determinada del año (Ezcurra 1997), se obtuvieron las curvas de intercepción de radiación solar directa para las áreas este y oeste bajo una planta nodriza hipotética en la parcela de estudio. Se consideró dentro del modelo la

orientación este-oeste de la parcela y su inclinación topográfica del 30%. La fecha de simulación elegida fue el día 17 de mayo de 1996. Se empleó para el modelo un valor del 70% como estimador de la radiación solar directa interceptada por la copa del arbusto nodriza. Dicho valor, así como las curvas de temperatura ambiental en un sitio abierto y en otro a la sombra de un arbusto nodriza, se obtuvieron como parte de los estudios sobre el estado térmico de los cactus que forman parte del Capítulo III del estudio.

2.3 RESULTADOS

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL BAJO LA COPA DE LAS NODRIZAS.

Para las tres especies de arbustos se rechazó la hipótesis nula del número de cactus en función del área que cada zona ocupa bajo la copa del arbusto (Cuadro 2.1). Bajo *Castela tortuosa* ($G = 9.51$, g.l. = 2, $P = 0.008$) se encontraron significativamente más individuos de *M. carnea* en la zona cercana al tronco del arbusto que los esperados por la magnitud de su área. En *Cercidium praecox* ($G = 123.06$, g.l. = 2, $P = 0.001$) el número de plantas observadas fue seis veces mayor al valor esperado en la zona cercana al tronco de la nodriza. En las zonas intermedia y al borde de copa se localizaron un número significativamente menor de cactus que los esperados por las áreas de ambas zonas. Bajo *Mimosa luisana* ($G = 37.07$, g.l. = 1, $P < 0.0001$) se observaron un número significativamente mayor de plantas de *M. carnea* cercanas al tronco del arbusto que el número esperado y significativamente un menor número de cactus en la zona intermedia bajo su área de copa.

Cuadro 2.1. Distribución espacial de los individuos de *Mammillaria carnea* bajo la copa de sus arbutos nodriza. Se rechazó para las tres especies consideradas la hipótesis del número de cacos en proporción directa al área que cada zona ocupa bajo la copa del arbuto. Los asteriscos en los residuales denotan significancia estadística al 5%. Para mayor detalle referirse al texto.

ZONA	<i>Castela tortuosa</i>			<i>Cercidium praecox</i>			<i>Mimosa luisana</i>		
	Obs.	Esp.	Residual	Obs.	Esp.	Residual	Obs.	Esp.	Residual
GERCANA AL TRONCO	11	4.4	3.10 *	48	8.1	14.00 *	40	16.5	5.78 *
INTERMEDIA	14	13.3	0.18	10	24.3	-2.90 *	26	49.5	-3.34 *
AL BORDE DE COPA	15	22.2	-1.53	15	40.5	-4.01 *			

ORIENTACIÓN BAJO LA COPA DE LAS NODRIZAS.

Se rechazó la hipótesis nula de igual número de cactus en las ocho orientaciones consideradas ($G = 25.05$, g.l. = 7, $P = 0.001$; Figura 2.1). El análisis de los residuales mostró significancia estadística al 5% exclusivamente en la orientación este, en la cual se observaron 20 cactus más que los que correspondían según los valores esperados.

SIMULACIÓN DE LA INTERCEPCIÓN DE RADIACIÓN SOLAR DIRECTA DIURNA BAJO UNA PLANTA NODRIZA HIPOTÉTICA EN LA PARCELA DE ESTUDIO.

La intercepción de radiación solar directa entre las áreas este y oeste bajo la copa del arbusto nodriza difiere notablemente en las horas de mayor radiación en la fecha de simulación (Figura 2.2). Mientras que el área ubicada al oeste bajo la nodriza recibe la sombra del arbusto sólo aproximadamente cuatro horas y media a la mañana (Figura 2.2b), el área ubicada al este permanece sombreada por un periodo cercano a las siete horas, de las 7:45 a las 14:45 horas aproximadamente. De esta manera, el periodo de sombra para el área este coincide con las horas de mayor radiación y temperatura ambiental (Figuras 2.2a y c), mientras que el área ubicada al oeste de la nodriza recibe, a las horas con las temperaturas ambientales más altas, la mayor incidencia de radiación solar directa que cualquier otra orientación.

2.4 DISCUSIÓN

Resulta evidente que la distribución de los factores ambientales que condicionan el establecimiento y/o la sobrevivencia de los cactus no es

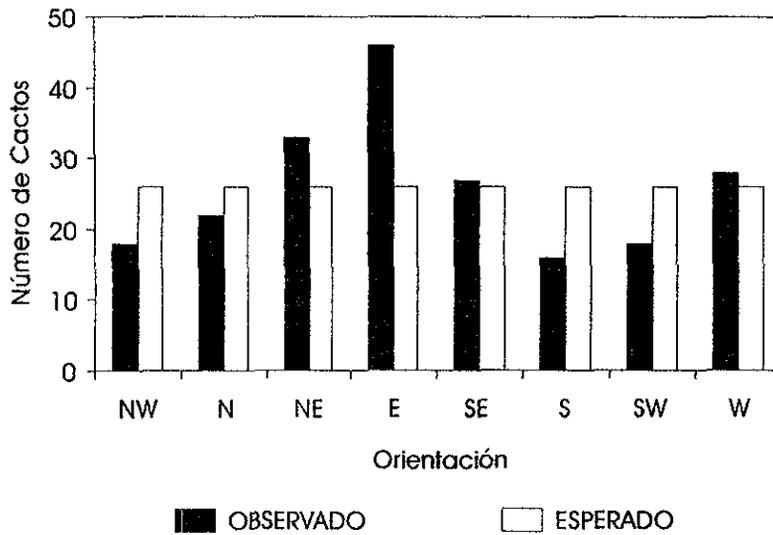


Figura 2.1. Orientación de los individuos de *Mammillaria carnea* bajo sus nodrizas en la parcela de estudio. Se rechazó la hipótesis nula de igual número de cactus en cada orientación considerada ($G = 25.05$, g.l. = 7, $P = 0.001$). El análisis de los residuales demostró significancia estadística al 5% exclusivamente en la orientación este.

homogénea en el área bajo la copa de los arbustos nodriza. Los resultados de dicha heterogeneidad se aprecian en el caso de *Mammillaria carnea* en la distribución espacial de sus individuos concentrada hacia la parte central del área de sombra de sus nodrizas y preferentemente en la orientación este.

Aparentemente, la distribución de los cactus al centro del área de sombra de las nodrizas se explica por las notables diferencias en la incidencia de radiación solar directa diurna y consecuentemente por las contrastantes temperaturas del suelo entre esa zona y los espacios cercanos al borde de copa o en áreas expuestas. En la zona de estudio, la temperatura del suelo a cielo abierto en un día soleado en primavera puede alcanzar los 50°C, es decir, cerca de 10°C más que la que se registra en el suelo al centro del área de sombra de un arbusto particular (ver Capítulo III). Estas diferencias pueden repercutir en el estado de otros factores ambientales bajo la copa de los arbustos, siendo quizá el más importante desde el punto de vista de los cactus el grado de humedad y la capacidad de retención de agua del suelo. Por lo anterior, ambos factores pueden tener un efecto importante sobre la germinación, el establecimiento y la sobrevivencia de los cactus a la sombra de sus nodrizas.

Al parecer, el éxito en la germinación de *M. carnea* es menor a las temperaturas del suelo que caracterizan a los sitios libres de cubierta vegetal que el que se obtiene a las temperaturas típicas de los sitios sombreados (Gutiérrez Ladrón de Guevara, datos no publicados). Por ello, si se considera por un lado que los propágulos de los cactus se dispersan homogéneamente bajo el área de copa del arbusto, y por otro, la clina en la temperatura del suelo que existe desde el centro del arbusto hasta el área de borde; se podrían esperar porcentajes de germinación mayores en el área cercana al tronco de la nodriza que en el área que limita con los espacios abiertos.

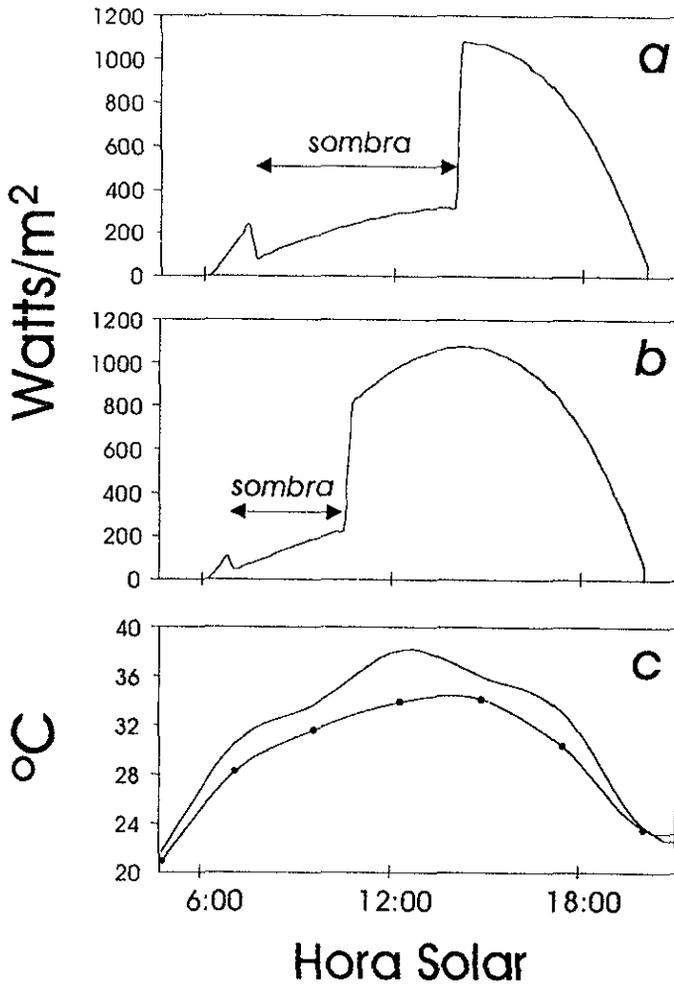


Figura 2.2. Simulación de la intercepción de radiación solar directa bajo un arbusto nodriza hipotético en la parcela de estudio el día 17 de mayo de 1996. Las gráficas *a* y *b* muestran, respectivamente, la intercepción de radiación solar directa en las áreas este y oeste bajo la nodriza. La gráfica *c* muestra las temperaturas ambientales en un sitio libre de cobertura vegetal (línea continua) y bajo una planta nodriza (línea continua con círculos cerrados) en la fecha de simulación. Las flechas indican los periodos de sombra bajo la copa de la planta nodriza

Además, tomando en cuenta la menor capacidad de retención del agua que se esperaría encontrar en los microsítios alejados del centro de sombra de la nodriza, se podrían predecir porcentajes de germinación también mayores al centro del área de sombra y valores decrecientes conforme se aproxima el borde de copa del arbusto.

Aunado a lo anterior, si se considera que la capacidad de almacenamiento de agua durante la época de lluvias es decisiva para la sobrevivencia de las plántulas durante la siguiente época seca del año (Jordan y Nobel 1981), es de esperar que las plántulas jóvenes cercanas al tronco de la nodriza dispongan de un mayor tiempo para absorber y almacenar agua que aquellas que se encuentran al borde de la copa, donde el suelo pierde mayor cantidad de agua por unidad de tiempo debido a la temperatura del sustrato; por lo que las probabilidades de sobrevivencia de las primeras serían mayores por su posición que las de aquellas que se localizan al borde de la copa del arbusto.

La localización preferencial en el lado este de las nodrizas parece reforzar la idea del establecimiento en los microsítios que térmica y lumínicamente resultan ser los más benignos dentro del hábitat. En la parcela de estudio, las áreas este bajo las nodrizas permanecen sombreadas durante las horas con mayor radiación y con las temperaturas ambientales más altas, en contraste con las zonas oeste donde los periodos de sombreado, de alta incidencia de radiación solar y de elevadas temperaturas ambientales no coinciden. Estas diferencias, sumadas a sus efectos sobre otras variables ambientales (p. e. humedad y disponibilidad de agua) podrían afectar los procesos de germinación, establecimiento y sobrevivencia de las plántulas de *M. carnea* bajo las nodrizas, explicando así sus patrones específicos de distribución. Tomando en cuenta lo anterior, se esperarían porcentajes de germinación menores en el lado oeste de las nodrizas que en las

orientaciones este, debido por una parte, a la relativamente menor capacidad de retención de agua del suelo en esos microsítios; y por otra, al efecto negativo de las altas temperaturas ambientales y del suelo en el proceso de germinación por sí mismo. Además, los efectos letales producidos por la alta incidencia de radiación solar y las elevadas temperaturas que alcanzarían los tallos de las plántulas ubicadas en otras orientaciones durante las horas más extremas del día, posiblemente reducirían su sobrevivencia en esos microsítios.

Coryphantha pallida, otra cactácea globosa del valle de Zapotitlán simpátrica a *M. carnea*, se distribuye también de manera no azarosa bajo la copa de sus nodrizas, en un patrón con preferencias hacia el lado norte y oeste, debido aparentemente a que en la parcela de estudio las condiciones microclimáticas de esas orientaciones son las más favorables para la sobrevivencia de las plantas (Valiente-Banuet *et al.* 1991a). Se puede notar entonces, que a diferencia de la regularidad en la orientación de las distribuciones de algunas especies de cactáceas bajo sus nodrizas en los desiertos de Altar y El Vizcaíno en el norte del país (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991), los patrones de distribución de los cactus en el Valle de Zapotitlán no siguen una orientación constante, sino por el contrario, se establecen en cualquier orientación bajo sus nodrizas que por sus características microclimáticas resulte ser la más favorable. Por lo anterior queda claro, que los sitios microclimáticamente benignos bajo las nodrizas en un sitio geográfico particular, sin importar su latitud, pueden favorecer la germinación, el establecimiento y la sobrevivencia de los cactus, y con ello promover patrones específicos de distribución, como en los casos de *M. carnea* y *C. pallida* en el Valle de Zapotitlán Salinas.

En resumen, aunado a la distribución diferencial de los individuos de *M. carnea* entre las diferentes especies de arbustos presentes en el sitio de

estudio, existe un patrón no azaroso de localización bajo las copas de sus nodrizas. Dicho patrón se refleja en una tendencia a ocupar aquellas áreas cercanas al tronco del arbusto nodriza y preferentemente en la orientación este. Los efectos de los gradientes térmico y lumínico bajo la copa de las nodrizas, sumados a sus posibles efectos sobre la disponibilidad del agua en el suelo en las distintas zonas de sombra, podrían explicar los patrones de distribución de los individuos de la especie bajo sus nodrizas. Hacen falta, sin embargo, trabajos que aborden aspectos importantes sobre la dispersión y mortalidad de los propágulos, así como sobre la germinación, el establecimiento y la sobrevivencia de las plantas en las diferentes zonas bajo las copas de los arbustos nodriza; los cuales permitan valorar el efecto relativo que cada uno de estos procesos tiene en promover los patrones espaciales específicos bajo los arbustos.



CAPÍTULO III

EFECTO DE LA CUBIERTA DE ESPINAS EN LA TEMPERATURA SUPERFICIAL Y SU RELACIÓN CON EL MICROHÁBITAT DE *Mammillaria pectinifera* Y *M. carnea* EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS, PUEBLA

3.1 INTRODUCCIÓN

La temperatura es quizá la condición ambiental más importante afectando la vida de los organismos (Krebs 1985, Begon *et al.* 1990). Desde las reacciones bioquímicas que ocurren a nivel celular hasta la distribución geográfica de las especies son afectadas de una u otra manera por la temperatura del ambiente en el que viven.

Cuando se observa el efecto de la temperatura sobre la distribución geográfica de una especie particular, se puede comprobar con frecuencia que sus límites son función de la tolerancia de dicha especie a las temperaturas extremas del ambiente (Levitt 1980). La distribución de las cactáceas *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus thurberi* y *Pachycereus schottii* en el Desierto Sonorense, así como de cuatro especies del género *Ferocactus* al suroeste de los Estados Unidos y de *Trichocereus chilensis* y *Eriosyce ceratistes* en el centro de Chile se explican por su tolerancia a las bajas temperaturas (Nobel 1980a, b). No obstante, el efecto de la temperatura sobre la distribución de muchas especies de cactáceas es susceptible de apreciarse a escalas espaciales más pequeñas que las geográficas. La distribución de los individuos de muchas especies dentro de sus localidades naturales se restringe a los espacios sombreados de microclimas térmicamente benignos (Nobel 1984), mientras que los individuos de otras tantas se establecen en los sitios sin cobertura vegetal donde se alcanzan las temperaturas ambientales y del suelo más elevadas del hábitat (Smith *et al.* 1984). A esta escala, las temperaturas extremas, y en particular las altas temperaturas, parecen determinar la ocupación del entorno para los individuos de muchas especies de cactus.

Los tallos de las cactáceas de las zonas áridas y semiáridas alcanzan las temperaturas más altas registradas en las plantas vasculares (Smith *et al.* 1984). Temperaturas de hasta 63°C se han obtenido en cactus del género *Opuntia* (Altman y Dittmer en Hadley 1972), alcanzando el límite superior de tolerancia de las plantas vasculares y rebasando hasta por 13°C el punto al cual se desacoplan muchos de los procesos fisiológicos que se llevan al cabo en los tejidos vegetales (Larcher 1980). ¿Qué repercusiones traen consigo las elevadas temperaturas de los tallos en estas plantas? A nivel bioquímico pueden dañar los pigmentos fotosintéticos y la cadena transportadora de electrones, afectando con ello las reacciones

dependientes de luz en el cloroplasto (Nobel 1988). La inhibición de la fotosíntesis y la respiración entre otros procesos son también su resultado a nivel celular (Gates *et al.* 1969). Sumado a ello, aumenta la pérdida de agua por transpiración al elevarse exponencialmente con la temperatura el punto de saturación de vapor de agua en el clorénquima (Nobel 1984).

Por lo anterior, al igual que otros organismos de las zonas áridas las cactáceas enfrentan dos problemas básicos que el ambiente les impone: la deshidratación y el sobrecalentamiento de sus tejidos (Hadley 1972). En lo que a la desecación de los tejidos se refiere, las cactáceas han resuelto el problema de distintas maneras. La succulencia de sus tallos, así como su pequeña relación superficie-volumen y su baja frecuencia estomática son sólo algunas de las más importantes (Gibson y Nobel 1986). Metabólicamente, con la adquisición del Metabolismo Ácido de las Crasuláceas, han conseguido restringir la fijación del CO₂ a la noche y reducir así su transpiración a sólo unas cuantas horas al día (Gibson y Nobel 1986). Sin embargo, estas soluciones les plantean otros problemas. Puesto que sus tallos tienen una capacidad calorífica relativamente alta y una pequeña relación superficie a volumen, la disipación del calor por convección resulta ineficiente en los momentos más calientes del día (Gates y Benedict en Smith *et al.* 1984). ¿Cómo han resuelto entonces las cactáceas de las zonas áridas y semiáridas el problema del sobrecalentamiento de sus tejidos? Puede decirse que las cactáceas son capaces de tolerar y evadir el sobrecalentamiento de sus tallos. Existen trabajos que demuestran que especies de las tres subfamilias de Cactaceae pueden tolerar, en promedio, temperaturas de 64°C, e inclusive algunas especies del género *Ferocactus* toleran temperaturas de hasta 69°C (Smith *et al.* 1984, Nobel *et al.* 1986).

La evasión de las altas temperaturas la consiguen por lo menos a través de dos estrategias: (i) el establecimiento en los sitios sombreados del

hábitat (p.e. bajo la sombra de arbustos o entre rocas), y (ii) por medio de características morfológicas que modifican su intercambio energético con el ambiente. Respecto a la primera estrategia, los individuos de muchas especies se establecen bajo la copa de los arbustos u otras perennes presentes en sus hábitats, en un fenómeno ampliamente escrito en la literatura y conocido como "nodricismo" (ver Capítulos I y II). De esta manera evitan la intensa radiación solar y las elevadas temperaturas ambientales y del suelo que identifican a los sitios abiertos del hábitat. Tal diferencia puede repercutir de manera substancial en el éxito en el establecimiento y la sobrevivencia de los individuos de muchas especies, siendo quizá más drástico su efecto en las primeras etapas del ciclo de vida (del Castillo Sánchez 1982, Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991).

Por otro lado, características morfológicas como la pubescencia apical, así como la variación en el diámetro de las plantas y la cubierta de espinas permiten también a muchos cactus evadir las elevadas temperaturas de sus tallos (Nobel 1978). El papel de las espinas en la reducción y aumento de las temperaturas máximas y mínimas ha sido comprobado en varias especies (Nobel 1980b, Nobel 1983). Interceptando y reflejando radiación de onda corta durante el día y emitiendo radiación infrarroja durante la noche, la cubierta de espinas aparentemente les confiere ventajas en ambos periodos del día (Nobel 1978), siendo quizá más benéfico su efecto en las épocas más calurosas y frías del año. Esta propiedad ha permitido a especies que poseen una apreciable cubierta de espinas ampliar sus áreas geográficas de distribución hacia regiones más frías, como ha sido el caso de algunas especies de cactáceas columnares (Nobel 1980a). Pero, ¿podría la cubierta de espinas tener relevancia no sólo en la distribución geográfica, sino también en la distribución espacial dentro del hábitat de algunas especies de cactáceas? Si es así, los individuos de las especies que poseen una densa cubierta de espinas podrían colonizar y sobrevivir en los sitios

abiertos del hábitat, logrando evadir la intensa radiación solar y por consiguiente alcanzando temperaturas del tallo menores que las de aquellos cactus de espinas poco conspicuas en los mismos sitios. Mientras tanto, la intensa radiación solar y las elevadas temperaturas podrían reducir considerablemente las probabilidades de establecimiento y sobrevivencia de las plantas de espinas de escasa cobertura en los sitios abiertos, restringiéndolas exclusivamente a los sitios sombreados del hábitat.

Mammillaria pectinifera y *M. carnea*, dos cactáceas del Valle de Zapotitlán Salinas, parecen ajustarse a este esquema a primera vista. Los cactus de *M. pectinifera* poseen una cubierta de espinas que sombrea casi totalmente la superficie de sus tallos, ocupando sin restricción los diferentes tipos de sitios en sus localidades naturales (ver Capítulo I). Contrariamente, las plantas de *M. carnea* se distribuyen preferentemente bajo la copa de arbustos y sus espinas no proveen de una sombra significativa a los tallos de sus plantas (ver Capítulos I y II). ¿Acaso reduce la densa cubierta de espinas de *M. pectinifera* las temperaturas superficiales de sus tallos durante el día y les permite colonizar así los sitios abiertos del hábitat?, ¿se establecen los individuos de *M. carnea* preferentemente bajo arbustos ya que sus tallos se calientan excesivamente al no protegerlos su cubierta de espinas de la intensa radiación solar que caracteriza a los sitios abiertos? Con el propósito de responder a estas preguntas, el objetivo del presente capítulo fue examinar el efecto de la cubierta de espinas sobre las temperaturas superficiales del tallo en estas especies y su posible relación con el microhábitat que ocupan en una de sus poblaciones del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

SITIOS DE ESTUDIO.

Las temperaturas superficiales de los cactus de *M. pectinifera* en condiciones naturales se obtuvieron en su población del Cerro "El Chacateca", localizado al N del poblado de Zapotitlán Salinas, Puebla; mientras que para los individuos de *M. carnea* se registraron en su población del Jardín Botánico y Vivero de Cactáceas "Helia Bravo Hollis", ubicado 25 kms al S de Tehuacán sobre la carretera Tehuacán-Huajuapán de León. Para mayores detalles referirse a la sección "Sitios de Estudio" del Capítulo I.

Los experimentos en condiciones ambientales semicontroladas se llevaron al cabo en una zona ubicada en los alrededores de Zapotitlán Salinas. Las características climáticas, edáficas y de vegetación de la zona no difieren de manera importante de aquellas del sitio donde se localiza la población de *M. carnea* estudiada.

MÉTODOS.

TEMPERATURAS SUPERFICIALES EN PLANTAS DE Mammillaria pectinifera Y M. carnea EN CONDICIONES NATURALES.

Las temperaturas superficiales de los cactus en condiciones naturales se obtuvieron en dos épocas del año diferentes: al final de la época de secas, los días 8 y 9 de mayo de 1996 en *M. pectinifera*, y los días 17 y 18 del mismo mes en *M. carnea*. Al término de la temporada de lluvias se registraron los días 18 y 19 y 19 y 20 del mes de noviembre del mismo año en

M. pectinifera y *M. carnea* respectivamente. En cada experimento se seleccionaron 12 individuos por especie, cada uno con un diámetro aproximado de 3 cm, encontrándose 6 de ellos en sitios a cielo abierto y los restantes 6 bajo la sombra, en proyección vertical, de algún arbusto nodriza. Posteriormente, a 3 plantas seleccionadas al azar que se encontraban a cielo abierto y a 3 bajo la sombra de las nodrizas se les removieron cuidadosamente la totalidad de las espinas, dejando así expuestos los cuerpos de los tubérculos. Se registró la temperatura con un termopar de cobre-constantano de 0.25 mm de diámetro en dos zonas de los tubérculos: en la base donde se originan y en su extremo distal. Esto se hizo a su vez en dos zonas de la planta: en el ápice y en la base a nivel del suelo. Las temperaturas se midieron cada 2 horas a lo largo de un día soleado completo. Paralelamente se midió la temperatura ambiental y del suelo tanto a cielo abierto como por debajo de las plantas nodriza. La temperatura ambiental se midió a 3 cm de la superficie del suelo, mientras que la temperatura del suelo se registró en los 2 cm superficiales. Las mediciones bajo las nodrizas se realizaron en la parte media de su radio de copa.

TEMPERATURAS SUPERFICIALES EN PLANTAS DE Mammillaria pectinifera Y M. carnea EN CONDICIONES AMBIENTALES SEMICONTROLADAS.

Los experimentos en condiciones ambientales semicontroladas se realizaron simultáneamente para ambas especies al final de la temporada de secas los días 17 y 18 de mayo de 1996 y al inicio de la siguiente época de sequía los días 20 y 21 de noviembre del mismo año. Se utilizaron las plantas de los experimentos en condiciones naturales de la misma época del año cuando no se mostraron dañadas por las pruebas anteriores. Los cactus se sembraron en un sitio libre de cobertura vegetal, simulándose la sombra de los arbustos nodriza con una malla de intercepción de radiación solar

directa del 70%. Los tratamientos experimentales, así como el número de plantas por tratamiento y la obtención de las temperaturas superficiales se realizaron de manera análoga a las pruebas en condiciones naturales. Se tomaron datos de la temperatura ambiental y del suelo a cielo abierto y por debajo de la malla de intercepción de radiación solar directa de igual modo que para los experimentos en condiciones naturales.

ANÁLISIS.

EXPERIMENTOS EN CONDICIONES NATURALES Y EN CONDICIONES AMBIENTALES SEMICONTROLADAS.

El análisis de los datos obtenidos en los experimentos en condiciones naturales y en condiciones ambientales semicontroladas se realizó por medio del Análisis de Varianza de Medidas Repetidas (von Ende 1993). Dicho método permitió corregir la falta de independencia entre mediciones debida a la utilización de un único grupo de plantas para todas las mediciones de cada experimento. Se analizaron separadamente las mediciones correspondientes a las horas con radiación solar directa de aquellas obtenidas durante la noche, con el objeto de apreciar el efecto de la cubierta de espinas en ambos periodos del día. La temperatura superficial de las plantas se consideró dentro de los análisis como la variable dependiente, mientras que la hora, el microhábitat, la cubierta de espinas, la zona del tubérculo y la posición en la planta como las variables independientes. Los resultados de los análisis se resumieron en los Cuadros 1 y 2 del Apéndice II. En ellos se anota la significancia estadística de la fuente de variación en cada uno de los experimentos efectuados.

EXPERIMENTOS EN CONDICIONES NATURALES Y EN CONDICIONES AMBIENTALES SEMICONTROLADAS: LAS MEDICIONES CRÍTICAS.

Por medio del análisis de varianza se examinaron los efectos del microhábitat y la cubierta de espinas sobre las temperaturas superficiales de los cactus de ambas especies en las mediciones críticas de cada experimento. Los análisis emplearon exclusivamente dos mediciones: aquella en la que se registraron las temperaturas superficiales más altas del día, y otra con las temperaturas superficiales más bajas de las mediciones nocturnas. Los datos empleados corresponden a las temperaturas obtenidas en el ápice y en la base de los tubérculos de las plantas. La temperatura superficial se consideró como la variable dependiente y el microhábitat y la cubierta de espinas como las variables independientes. Los resultados se muestran en el Cuadro 3 del Apéndice II. En él se anota la significancia estadística de la fuente de variación en cada uno de los experimentos realizados.

3.3 RESULTADOS

En las figuras 3.1 a 3.4 se muestran las temperaturas superficiales de las plantas de *M. pectinifera* y *M. carnea* en los experimentos en condiciones naturales en las dos épocas del año consideradas. Las temperaturas corresponden a las registradas en la base de los tubérculos y en los ápices de las plantas.

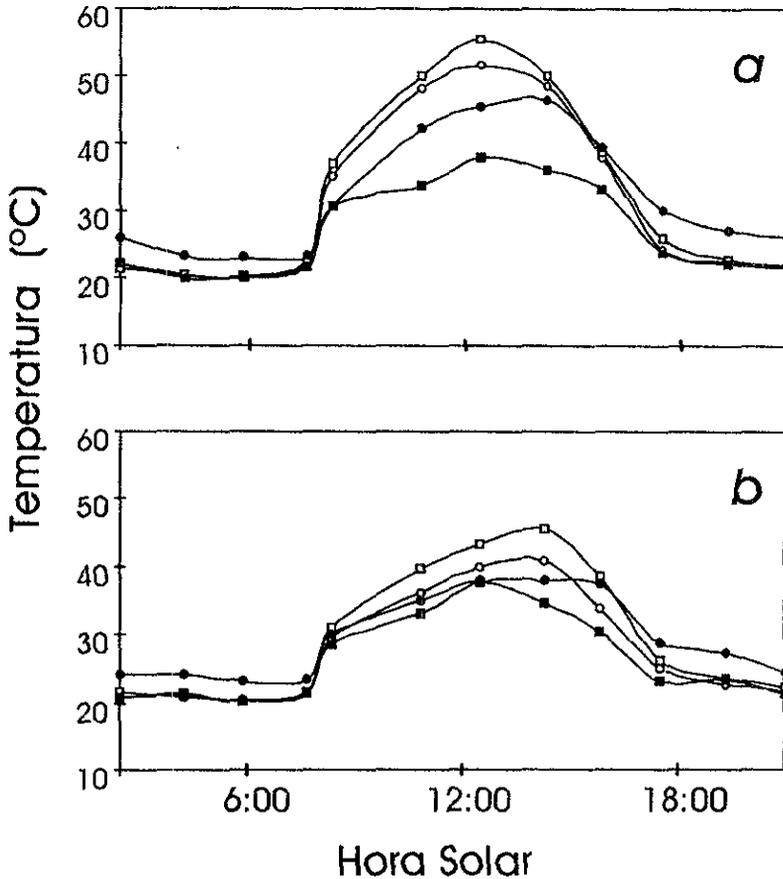


Figura 3.1. Temperaturas superficiales de los cactus de *M. carnea* en los sitios abiertos (a) y en los espacios sombreados bajo sus nodrizas (b) en su población del Jardín Botánico y Vivero de Cactáceas "Helia Bravo Hollis", al N del poblado de Zapotitlán Salinas, los días 17 y 18 de mayo de 1996. Los círculos y cuadros abiertos indican, respectivamente, las temperaturas de los cactus con y sin espinas, mientras que los círculos y cuadros cerrados se refieren a las temperaturas del suelo y aire respectivamente. Los puntos de las temperaturas superficiales de los cactus representan el promedio obtenido de tres plantas de la especie.

TEMPERATURAS SUPERFICIALES EN PLANTAS DE *Mammillaria pectinifera* Y *M. carnea* EN CONDICIONES NATURALES Y EN CONDICIONES SEMICONTROLADAS.

MEDICIONES DIURNAS.

El efecto general de la hora, del microhábitat y de la zona del tubérculo fue significativo en cada uno de los experimentos realizados en las dos especies (Cuadro 1 del Apéndice II). La zona de la planta en la que se efectuó la medición sólo demostró significancia estadística en un experimento en cada especie. La significancia de la hora en la temperatura superficial de las plantas resulta evidente si se considera el cambio en la intensidad de la radiación solar directa, así como de la temperatura ambiental y del suelo que ocurre desde el amanecer hasta que el sol se oculta a la tarde.

Con respecto al microhábitat, los individuos de ambas especies bajo nodrizas registraron temperaturas siempre menores que las de aquellos creciendo en los sitios abiertos. Las diferencias de los promedios alcanzaron hasta 4.2 y 2.6°C en *M. carnea* y *M. pectinifera* respectivamente en mayo de 1996 y hasta 3.6 y 6.2°C en noviembre del mismo año, ambas en sus poblaciones naturales. Cabe hacer mención que en adelante las diferencias expresadas entre tratamientos indicarán la divergencia de los promedios de los cactus de la especie en el tratamiento del que se trate. Ahora bien, en condiciones semicontroladas, y al final de la época de sequía en el mes de mayo, la disparidad entre microambientes alcanzó 7.2°C en *M. carnea* y 6.4°C en *M. pectinifera*.

La región del tubérculo también demostró diferencias significativas en cada experimento. En ambas especies, la base del tubérculo alcanzó

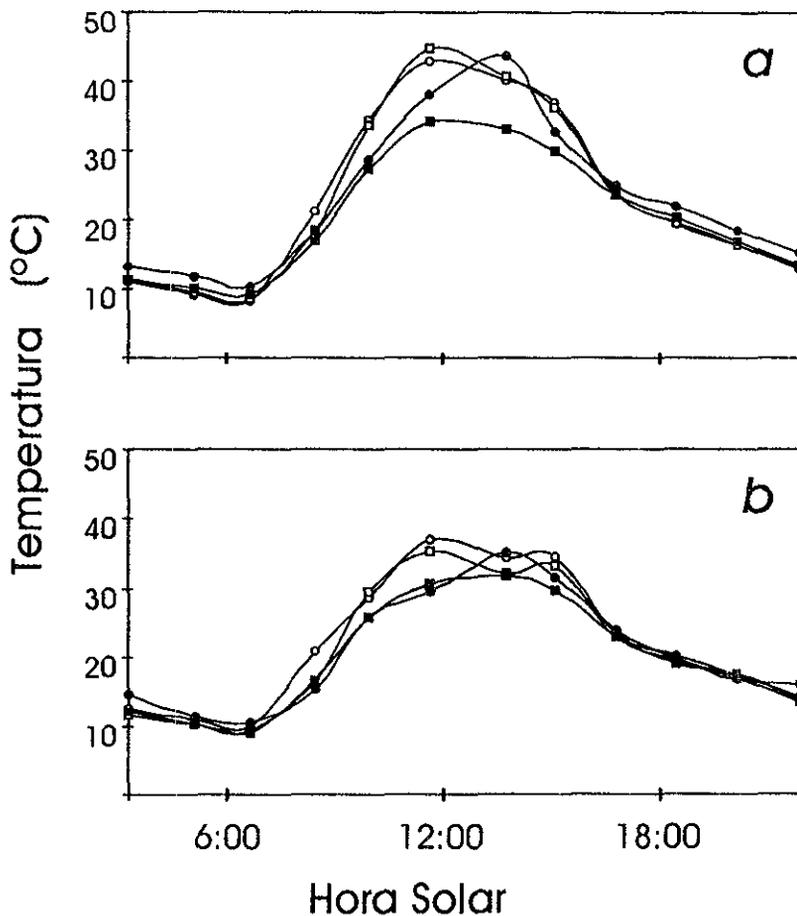


Figura 3.2. Temperaturas superficiales de los cactus de *M. carnea* en los sitios abiertos (a) y en los espacios sombreados bajo sus nodrizas (b) en su población del Jardín Botánico y Vivero de Cactáceas "Helia Bravo Hollis", al N del poblado de Zapotitlán Salinas, los días 19 y 20 de noviembre de 1996. Los círculos y cuadros abiertos indican, respectivamente, las temperaturas de los cactus con y sin espinas, mientras que los círculos y cuadros cerrados se refieren a las temperaturas del suelo y aire respectivamente. Los puntos de las temperaturas superficiales de los cactus representan el promedio obtenido de tres plantas de la especie.

siempre temperaturas mayores que su extremo distal. Las diferencias registradas fueron de hasta 3.5°C en *M. carnea* y de 1.8°C en *M. pectinifera* en condiciones naturales al final de la época de secas. En condiciones ambientales semicontroladas, las bases de los tubérculos se calentaron 1.7 y 0.6°C más que sus extremos distales en *M. carnea* y *M. pectinifera* en mayo y noviembre respectivamente.

La región de la planta examinada no mostró un patrón térmico claro para ambas especies durante las mediciones diurnas. En mayo en condiciones semicontroladas, los ápices de las plantas de *M. carnea* estuvieron cerca de 1°C más calientes que la base de las plantas. En *M. pectinifera* en noviembre en condiciones semicontroladas, la desigualdad entre zonas fue de 0.5°C, permaneciendo más caliente la base que el ápice de las plantas.

En *M. carnea*, el efecto de la cubierta de espinas fue significativo en tres de los cuatro experimentos realizados. Las temperaturas superficiales de las plantas con la cubierta de espinas intacta estuvieron por debajo de las temperaturas de los cactus sin espinas únicamente en el experimento en condiciones naturales en mayo. Temperaturas promedio de 36°C se obtuvieron en las plantas sin espinas, siendo las diferencias con respecto a las plantas con la cubierta intacta de 2.4°C. Sin embargo, en los experimentos en condiciones naturales y semicontroladas de noviembre, la dirección del efecto fue contraria, registrando temperaturas ligeramente mayores las plantas con la cubierta de espinas íntegra. La magnitud de dichas diferencias fue de 0.6 y 0.9°C en condiciones naturales y semicontroladas respectivamente.

Solamente en dos de los experimentos con *M. pectinifera* se obtuvo un efecto significativo de la cubierta de espinas. Sin embargo, el sentido del

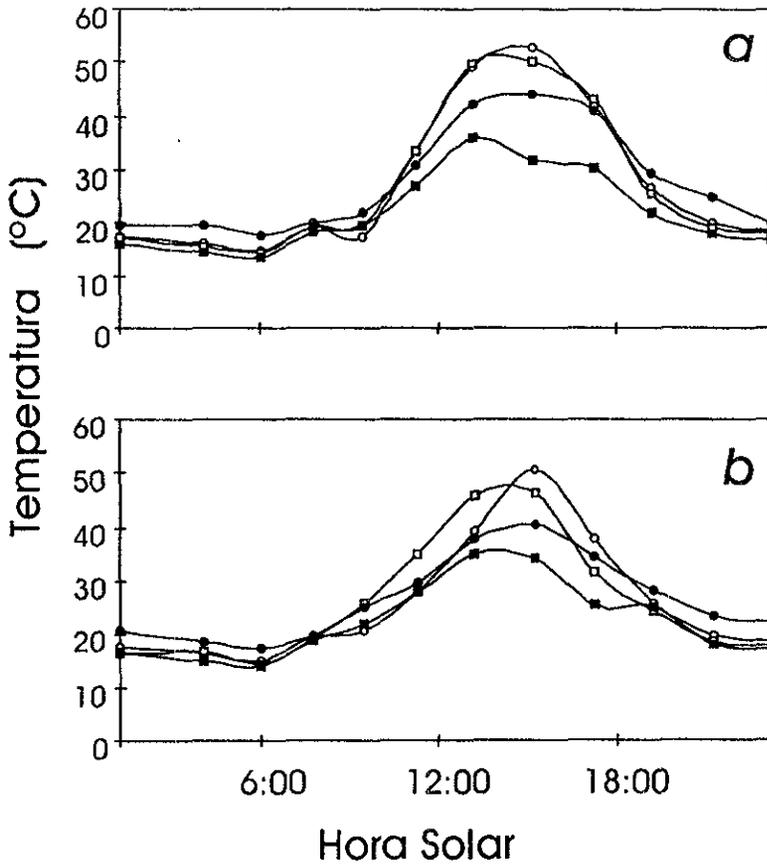


Figura 3.3. Temperaturas superficiales de los cactus de *M. pectinifera* en los sitios abiertos (a) y en los espacios sombreados bajo sus nodrizas (b) en su población del cerro "El Chacateca" los días 8 y 9 de mayo de 1996. Los círculos y cuadros abiertos indican, respectivamente, las temperaturas de los cactus con y sin espinas, mientras que los círculos y cuadros cerrados se refieren a las temperaturas del suelo y aire respectivamente. Los puntos de las temperaturas superficiales de los cactus representan el promedio obtenido de tres plantas de la especie.

efecto en ambos fue contradictorio. En la localidad estudiada, las plantas de *M. pectinifera* cubiertas por espinas registraron, en el mes de noviembre, temperaturas superiores por 1°C a las de aquellas a las cuales se les removió la totalidad de las areolas. Mientras tanto, en mayo, los cactus sin espinas en condiciones semicontroladas estuvieron 0.3°C más calientes que aquellos con espinas.

De las interacciones entre variables, un número importante debe su significancia estadística exclusivamente al efecto de la hora. Por ello sólo se mencionarán las tendencias de aquellas interacciones en las que los niveles de los factores involucrados demuestran un efecto no dependiente de la hora.

En *M. carnea*, las interacciones entre la zona del tubérculo y la posición de la planta, así como entre esta primera y el microhábitat resultaron significativas en todos los experimentos. En general, la base del tubérculo permaneció más caliente que su extremo distal tanto en las dos zonas de la planta consideradas como en los dos microhábitats examinados. En *M. pectinifera*, la interacción entre el microhábitat y la zona del tubérculo examinada resultó también significativa en cada uno de los experimentos, siendo su patrón similar al observado en *M. carnea*.

MEDICIONES NOCTURNAS.

Sólo el efecto general de la hora fue significativo en todos los experimentos (Cuadro 2 del Apéndice II). Sin embargo, su significancia se explica como resultado del descenso normal en la temperatura de las plantas influido por la caída de las temperaturas ambientales y del suelo al transcurrir la noche. Ahora bien, el microhábitat tuvo efecto significativo en los

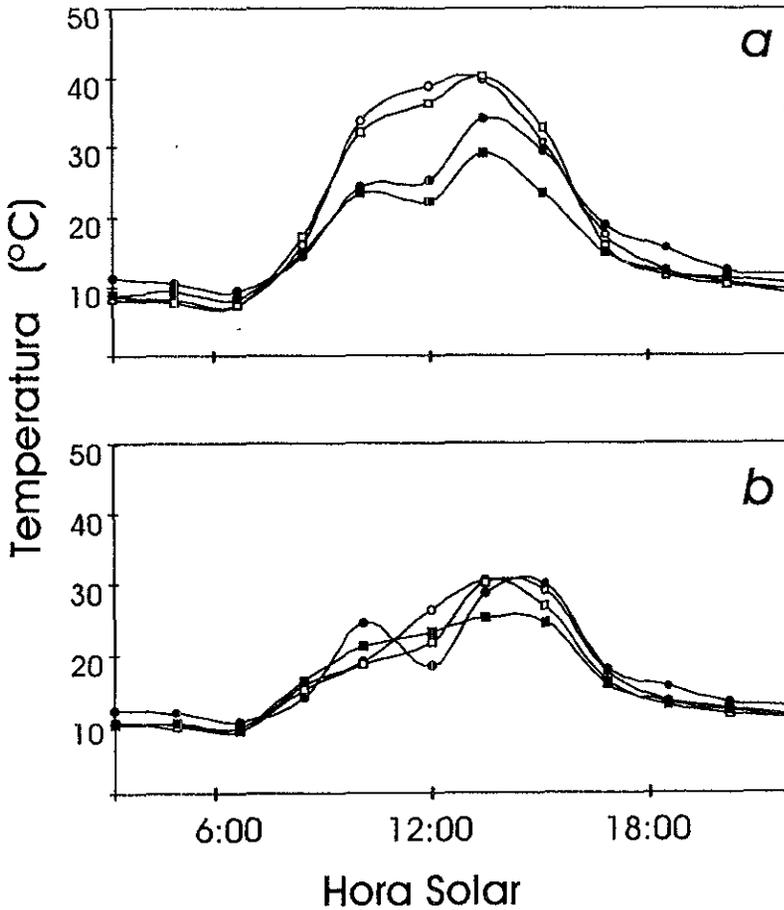


Figura 3.4. Temperaturas superficiales de los cactos de *M. pectinifera* en los sitios abiertos (a) y en los espacios sombreados bajo sus nodrizas (b) en su población del cerro "El Chacateca" los días 18 y 19 de noviembre de 1996. Los círculos y cuadros abiertos indican, respectivamente, las temperaturas de los cactos con y sin espinas, mientras que los círculos y cuadros cerrados se refieren a las temperaturas del suelo y aire respectivamente. Los puntos de las temperaturas superficiales de los cactos representan el promedio obtenido de tres plantas de la especie.

cuatro experimentos de *M. pectinifera* y sólo en tres de los efectuados en *M. carnea*. En condiciones naturales, las plantas de *M. pectinifera* de los sitios abiertos estuvieron hasta 1.2°C más frías durante la noche que sus coespecíficos bajo arbustos en noviembre de 1996. La temperatura promedio de las plantas de esta especie en los sitios sin cobertura vegetal en noviembre, es decir, en la época de medición con las temperaturas más bajas, fue de 9.7°C. En condiciones ambientales semicontroladas la diferencia máxima fue de 0.9°C en el mismo sentido para la misma época del año. En *M. carnea*, las plantas establecidas bajo nodrizas y bajo la malla de sombra alcanzaron temperaturas hasta 0.8 y 0.7°C más altas que los cactus de los sitios abiertos en la población silvestre en mayo y en condiciones semicontroladas al inicio de la época seca en noviembre respectivamente.

Las diferencias térmicas en las dos regiones de los cactus resultaron significativas en tres de los experimentos de *M. pectinifera* y sólo en dos de los efectuados en *M. carnea*. En ambas especies la base de las plantas permaneció más caliente que los ápices durante la noche. Las desigualdades alcanzaron, en mayo en la localidad de *M. pectinifera* y en noviembre en condiciones semicontroladas, los 0.3°C. En *M. carnea*, la disparidad entre zonas alcanzó 0.4°C en noviembre en condiciones de campo y 0.3°C en el mismo mes en condiciones semicontroladas.

Durante la noche, el efecto de la cubierta de espinas fue significativo en todos los experimentos de *M. pectinifera* y sólo en dos de *M. carnea*. En general, las plantas con la cubierta de espinas intacta permanecieron más calientes que los cactus sin espinas. En *M. pectinifera* la magnitud de las diferencias alcanzó los 0.2°C en el experimento en la población silvestre en mayo y 0.4°C en condiciones semicontroladas en noviembre. En *M. carnea*, sólo se demostró su efecto en mayo en condiciones semicontroladas y en

condiciones naturales en noviembre. Sin embargo, el sentido del efecto en ambos experimentos fue contrario. En el primero de ellos, las plantas sin espinas estuvieron 0.3°C por arriba de los cactus con la cubierta de espinas intacta, mientras que en noviembre, éstas últimas alcanzaron temperaturas mayores hasta por 0.3°C que las plantas sin espinas.

De las interacciones entre variables, un número importante debe su significancia estadística exclusivamente al efecto de la hora. Por ello sólo se mencionarán las tendencias de aquellas interacciones en las que los niveles de los factores involucrados demuestran un efecto no dependiente de la hora. La interacción entre el microhábitat y las espinas no mostró un patrón claro en los experimentos de *M. carnea* en condiciones naturales en mayo y noviembre. El sentido del efecto fue contradictorio en ambos experimentos.

En los experimentos de *M. pectinifera* en condiciones naturales y semicontroladas de noviembre de 1996, la interacción entre el microhábitat y la zona de la planta examinada resultó significativa. En general, las bases de las plantas permanecieron más calientes que sus ápices durante la noche tanto en los sitios abiertos como por debajo de las plantas nodrizas.

TEMPERATURAS SUPERFICIALES EN PLANTAS DE *Mammillaria pectinifera* Y *M. carnea* EN CONDICIONES NATURALES Y EN CONDICIONES SEMICONTROLADAS: LAS MEDICIONES CRÍTICAS.

MEDICIONES CON LAS TEMPERATURAS SUPERFICIALES MÁS ELEVADAS.

El efecto del microhábitat fue significativo en cada uno de los experimentos de *M. carnea* y sólo en tres de los realizados en *M. pectinifera* (Cuadro 3 del Apéndice II). En general, las temperaturas superficiales de los

cactus bajo plantas nodrizas estuvieron por debajo de las de aquellos localizados en los sitios abiertos del hábitat. Diferencias de hasta 12 y 13.1°C se observaron en los experimentos en condiciones naturales y en condiciones semicontroladas respectivamente en *M. carnea* en el mes de mayo. Para la misma especie en noviembre, las desigualdades entre las plantas bajo arbustos y fuera de ellos alcanzaron los 7.7°C en condiciones naturales y 10.1°C en condiciones semicontroladas. En *M. pectinifera*, las plantas a la sombra estuvieron más frías bajo las nodrizas hasta por 14.9°C en mayo en condiciones semicontroladas y hasta por 9.8 y 10.7°C en su población natural y en condiciones semicontroladas respectivamente en el mes de noviembre.

No se demostró el efecto significativo de la cubierta de espinas en ninguno de los experimentos en la medición con las temperaturas superficiales más elevadas.

MEDICIONES CON LAS TEMPERATURAS SUPERFICIALES MÁS BAJAS.

El efecto del microhábitat fue significativo en todos los experimentos a excepción de los realizados en condiciones naturales en mayo en las dos especies (Cuadro 3 del Apéndice II). En general, los cactus de *M. pectinifera* y *M. carnea* bajo la malla se encontraron más calientes hasta por 1.4 y 1.8°C respectivamente que aquellos que habitan los sitios abiertos en condiciones semicontroladas al final de la época de secas. En noviembre, las diferencias alcanzaron 1.9 y 1.2°C en condiciones naturales y 1.9 y 2.2°C en condiciones semicontroladas en *M. pectinifera* y *M. carnea* respectivamente.

Las espinas demostraron un efecto significativo sólo en condiciones ambientales semicontroladas en mayo de 1996 en *M. carnea*. Las plantas sin

espinas estuvieron, contrariamente a lo esperado, 0.7°C más calientes que las plantas con la cubierta de espinas intacta.

3.4 DISCUSIÓN

Es evidente que el estado térmico de los cactus depende, en gran medida, de los sitios que ocupan dentro del hábitat. Las condiciones ambientales de la gama de micrositios potencialmente colonizables en una zona particular pueden diferir notablemente entre sí, afectando con ello las relaciones térmicas y otras propiedades y procesos de las plantas que los habitan.

Las condiciones térmicas de los sitios sin cubierta vegetal y las de aquellos a la sombra de los arbustos presentes en el hábitat resultan muy contrastantes. Considérese únicamente la temperatura del suelo entre ambos tipos de espacios. Durante la hora más caliente del 17 de mayo de 1996, es decir, en la época más calurosa de las dos en las que se efectuó el estudio; las diferencias entre los suelos en ambos sitios fueron de cerca de 8°C en la parte baja del Valle, propiamente en la localidad de *M. carnea*, y de cerca 4°C a 2060 m de altitud en el Cerro "El Chacateca", la localidad de *M. pectinifera*, siendo las temperaturas máximas de los sitios abiertos en ambas localidades de 46.6 y 43.9°C respectivamente. Aunque no tan considerables como las observadas en otros trabajos para el sitio de estudio (ver Valiente-Banuet *et al.* 1991a) y en otras zonas áridas de Norteamérica (Franco y Nobel 1989), estas diferencias pueden resultar importantes para definir el éxito en la germinación, el establecimiento y la sobrevivencia de las plantas de estas especies si se toma en cuenta su magnitud y temporalidad en los días extremos. En la localidad de *M. carnea*, la temperatura del suelo en la misma fecha en los sitios abiertos permaneció por arriba de los 40°C durante casi

seis horas, mientras que en los sitios a la sombra temperaturas similares no se registraron (Figura 3.1). En la parte alta del valle mientras tanto, la temperatura del suelo permaneció por cerca de cuatro horas por arriba de los 40°C, manteniéndose en los sitios sombreados en ese nivel por no más de dos horas.

La importancia de la temperatura del suelo en el estado térmico de los cactus, y por consiguiente, en otros procesos importantes como la germinación, la sobrevivencia y el establecimiento de sus plántulas resulta determinante si se piensa que para muchas especies de cactáceas, y entre ellas las del presente estudio, la influencia de este factor persiste por buena parte de sus ciclos de vida. Para las plantas de *M. pectinifera*, las cuales no sobresalen en su estado adulto más de 2 cm por arriba de la superficie del suelo, ya desde la etapa de plántula y hasta su madurez la importancia de la temperatura del sustrato puede ser más significativa que la temperatura ambiental por sí misma. En *M. carnea*, el efecto puede ser más drástico en las etapas de plántula y juvenil, ya que los adultos escapan a su influencia al superar fácilmente con la edad los 10 cm de altura. Por lo anterior, resulta evidente que las diferencias térmicas entre microambientes y su distribución en el tiempo en los sitios de estudio pueden ser un factor causal de las distribuciones espaciales de estas especies, afectando diferencialmente los procesos de germinación, establecimiento y sobrevivencia de los cactus.

Estos últimos puntos se tratan con mayor detalle en la Discusión General al final del trabajo.

Como ya se ha mencionado, las plantas de *M. carnea* se establecen preferentemente bajo la sombra de las diferentes especies de arbustos presentes en la zona de estudio (ver Capítulos I y II). Como resultado, los cactus adultos bajo nodrizas registran en la hora más caliente de un día en primavera, temperaturas hasta 12°C más bajas que las de los individuos de

igual talla que colonizan los espacios abiertos. En estos últimos se registraron temperaturas cercanas a los 52°C en esa hora del día. En *M. pectinifera*, las plantas creciendo en los sitios carentes de cobertura vegetal promediaron en mayo cerca de 53°C al momento más caliente del día. La diferencia con respecto a las plantas ubicadas bajo nodrizas no fue tan considerable como en *M. carnea* en la misma época, siendo ésta de solamente 2.1°C.

Aunque las temperaturas que alcanzan las plantas de ambas especies están por arriba del límite de tolerancia de la mayoría de las plantas vasculares (Smith *et al.* 1984), resulta evidente que no son letales cuando menos para las plantas adultas de ambas especies. Al parecer, la capacidad de aclimatación y tolerancia a las elevadas temperaturas ambientales es un rasgo distintivo de la familia Cactaceae (Nobel 1988). Las plantas de *Mammillaria lasiacantha* por ejemplo, poseen una cubierta de espinas similar a la de *M. pectinifera* y se establecen también en la unidad del mosaico carente de vegetación en el Desierto Chihuahuense. En el verano alcanzan temperaturas de hasta 54.2°C, e inclusive toleran los 62.9°C cuando se les aclimata y crece a temperaturas ambientales diurnas y nocturnas de 50 y 40°C respectivamente (Nobel *et al.* 1986). Muy probablemente las plantas adultas de las dos especies estudiadas pueden tolerar, sin empeñar por ello su sobrevivencia, crecimiento y reproducción, las temperaturas ambientales y del suelo más extremas que se puedan alcanzar en los sitios a cielo abierto en sus localidades naturales. Sin embargo, se requiere de trabajos que exploren con mayor profundidad la tolerancia de los individuos de las dos especies a las altas temperaturas no sólo desde la perspectiva de las plantas adultas, sino también en otros estadios del ciclo de vida, y en particular, en la etapa de plántula. Los resultados que de ellos se obtengan contribuirán seguramente al esclarecimiento de los patrones espaciales de ambas especies en sus hábitats naturales.

Ahora bien, el papel de la cubierta de espinas en la regulación de las temperaturas superficiales de los cactus de *M. pectinifera* durante las horas con radiación solar directa no fue comprobado. Al parecer, aunque sus individuos poseen una proporción considerable del tallo cubierta por espinas ($91.3\% \pm 3.8$, $n = 5$), sus temperaturas superficiales no son significativamente afectadas cuando dicha cubierta se remueve. Las espinas pueden influir en las temperaturas superficiales de cualquier cacto ya sea: (i) absorbiendo radiación de onda corta del ambiente, (ii) reflejando la radiación de onda corta hacia el tallo, (iii) emitiendo radiación infrarroja al ambiente, (iv) afectando el movimiento del aire y por tanto el coeficiente de convección de la planta, y (v) conduciendo el calor hacia o desde la superficie del tallo (Nobel 1983). Es evidente entonces que las plantas de *M. pectinifera* sin espinas recibieron una mayor cantidad de radiación de onda corta proveniente del ambiente durante el día en comparación con sus coespecíficas con espinas, por lo que sus temperaturas superficiales, a primera vista, deberían de ser mayores también. Contrariamente a lo esperado, los resultados demuestran que no hay diferencias en las temperaturas superficiales entre los individuos con y sin espinas a la hora más caliente y a lo largo del día. Probablemente, la remoción de las espinas pudo afectar, además de la energía radiante absorbida por las plantas, el movimiento del aire sobre la superficie de los tubérculos, permitiendo un mayor enfriamiento de las plantas por convección. De esta manera, un balance entre el exceso de radiación de onda corta recibida durante el día en las plantas sin espinas y su eficiente pérdida de calor hacia el ambiente impidieron un calentamiento significativamente mayor que el de sus contrapartes con espinas. Pero entonces, ¿por qué no alcanzan temperaturas superficiales mucho mayores las plantas de *M. pectinifera* que poseen la cubierta de espinas intacta y que no podrían de esta manera enfriarse eficientemente por convección? Nobel y colaboradores (1986) demostraron

que *Epithelantha bokei* y *M. lasiacantha*, dos globosas con una cubierta de espinas similar a la de *M. pectinifera*, absorben cantidades relativamente bajas de radiación de onda corta durante el día. Esta propiedad parece ser resultado del reflejo de la radiación incidente por la densa cubierta de espinas. De esta manera, en los cactus de *M. pectinifera* las espinas posiblemente reflejan grandes cantidades de radiación hacia el ambiente, dejando pasar hasta el tallo sólo una fracción de la radiación que llega a la planta, evitando con ello el sobrecalentamiento de un tallo que, en caso de permitir la entrada de grandes cantidades de radiación, resultaría probablemente poco capaz de perder eficientemente el calor así ganado gracias a la densa cubierta de espinas. Reforzando la idea anterior, durante la noche las espinas de *M. pectinifera* interceptan y conservan la radiación infrarroja proveniente del tallo en los espacios que quedan entre éste y las espinas, explicando así las temperaturas superficiales mayores de las plantas con la cubierta de espinas íntegra. Aunque las diferencias entre los cactus con y sin espinas son del orden de décimas de grado centígrado en el mes de noviembre, su magnitud quizá podría incrementarse en los meses de diciembre y enero, los más fríos del año. Así, la retención del calor durante la noche podría resultar particularmente benéfica durante las noches invernales extremas, en las cuales las plantas podrían conservar temperaturas mayores, especialmente en el ápice, donde por cierto la cubierta de espinas es más densa; y sobrevivir en los sitios abiertos donde se pierde, en efecto, una mayor cantidad de radiación infrarroja hacia el ambiente durante la noche.

De la misma forma, en experimentos con *Coryphantha vivipara* en Kansas, la eliminación de la cubierta de espinas no produce diferencias significativas en los diferenciales planta-aire con relación al control en condiciones de campo y laboratorio (Norman y Martin 1986). Los autores sugieren que debido a la inusual morfología de los tubérculos, el enfriamiento

por convección compensa la cantidad de radiación de onda corta que la planta recibe durante el día.

Contrariamente, la cubierta de espinas de *M. carnea* ($25\% \pm 3.3$, $n = 4$) parece influir sobre las temperaturas superficiales de las plantas en las horas con radiación solar directa al menos en uno de los meses más calientes del año. Aunque en noviembre las plantas con espinas se calentaron sólo unas décimas de grado centígrado más que sus coespecíficas sin ellas, la magnitud de la diferencia entre ambos grupos de plantas en mayo parece apoyar, aunque sólo sea para esta época, la idea de la protección del tallo por la cubierta de espinas. Sin embargo, en las mediciones críticas en ambas condiciones y épocas del año, el efecto en el mismo sentido no fue comprobado.

Las consecuencias de la remoción de la cubierta de espinas sobre las temperaturas superficiales de los tallos de los cactus sólo han sido estudiadas en pocas ocasiones, y al parecer en sólo una especie del género *Mammillaria*. En *M. dioica*, una globosa del NW de México y SW de los Estados Unidos, y cuyo sombreado del tallo por las espinas es dos veces mayor al de *M. carnea*; la simulación de la pérdida de las espinas provocó un aumento de la temperatura superficial de entre 2 y 6°C durante el día (Nobel 1978), diferencias mayores a las obtenidas para *M. carnea* en el mes de mayo en este trabajo. Al parecer, las espinas de *M. dioica* reducen la cantidad de radiación solar que llega al tallo de las plantas, lo cual resulta en temperaturas más bajas durante el día (Nobel 1983). Podría explicarse entonces el aumento de la temperatura superficial de los cactus de *M. carnea* sin espinas en el mes de mayo de la siguiente manera: aunque el coeficiente de convección del tallo de las plantas se reduce al remover las espinas de sus tallos (Lewis y Nobel 1977), el exceso de radiación que alcanza al tallo produce el sobrecalentamiento del tejido de las plantas, el

cual probablemente sobrepasa como lo sugieren Lewis y Nobel (1977) en *M. dioica*, la capacidad de enfriamiento de los individuos por convección aún a pesar del adelgazamiento de la capa limítrofe del tallo, consecuencia inmediata de la remoción de las espinas. De esta manera, la capacidad de enfriamiento de las plantas de *M. carnea* sin espinas parece inferior a la que se sugiere que ayuda a los individuos de *M. pectinifera* a evitar las temperaturas elevadas en las mismas condiciones, ello debido quizá, a la mayor absorción de energía radiante, y por consiguiente al mayor almacenamiento de calor producto de una mayor área expuesta sobre el suelo.

La idea de las espinas como elementos reguladores de la intercepción de la radiación lumínica que llega al tallo y por consiguiente de las temperaturas superficiales en muchas especies de cactáceas parece tener una segunda fuente de evidencia. En algunas especies, la proporción del tallo cubierta por espinas varía en función de la región geográfica o de las condiciones microambientales en las que se establecen. Así por ejemplo, el porcentaje de sombreado del tallo varía en cuatro especies del género *Ferocactus* según su localidad geográfica (Gibson y Nobel 1986). *F. acanthodes* por ejemplo, el cual posee el mayor porcentaje de sombreado del tallo de las cuatro especies consideradas en el estudio, se localiza en los sitios más fríos del Desierto Sonorense; mientras que *F. viridescens*, cuya cubierta de espinas no sombrea significativamente a los tallos de sus plantas, se establece en las regiones costeras más calientes. A una escala espacial menor, el desarrollo de las espinas en los individuos de una misma especie en un hábitat particular parece también tener relación con la regulación de su estado lumínico y térmico. En *F. hystrix*, una cactácea barriliforme del centro de México, las plantas de los sitios abiertos desarrollan espinas más gruesas y largas en comparación con las de los individuos ubicados a la sombra de arbustos, y en efecto se aprecia que cubren una mayor

proporción del tallo (del Castillo Sánchez 1982). En *M. carnea* parece ocurrir un fenómeno similar. Las plantas ubicadas en los sitios carentes de cubierta vegetal desarrollan areolas con espinas más gruesas y largas (Bravo-Hollis 1991), mientras que las de aquellas bajo arbustos son por lo general delgadas y relativamente pequeñas en comparación. De esta manera, el ambiente lumínico y sus consecuencias sobre el estado térmico de las cactáceas regula, al parecer, la magnitud del desarrollo de las espinas, consiguiendo adecuar a los organismos a las condiciones microambientales en las cuales se establecieron.

Cabe aclarar finalmente, que aunque no se comprobó el efecto de la cubierta de espinas en la reducción de las temperaturas superficiales de los cactus adultos de *M. pectinifera* durante el día, no se excluye la posibilidad de que en otra etapa de su ciclo de vida, particularmente durante la etapa de plántula, tal efecto pueda corroborarse. Las plántulas de esta especie producen espinas que cubren densamente su tallo desde las primeras semanas de vida, lo que podría reducir el sobrecalentamiento del tallo y sus múltiples consecuencias, todo ello gracias al reflejo de una gran parte de la radiación solar directa que interceptan durante el día. Probablemente esta propiedad les permite establecerse con éxito en los sitios carentes de cobertura vegetal dentro de sus hábitats, promoviendo de esta manera su particular patrón de distribución. Contrariamente, las plántulas de *M. carnea* no poseen aún después de varias semanas de haber germinado una apreciable cubierta de espinas que pudiese protegerlas del exceso de radiación que caracteriza a los sitios expuestos del hábitat, por lo cual, sus probabilidades de sobrevivencia se esperarían menores que las de aquellas establecidas en los espacios sombreados bajo la copa de las plantas nodrizas.

En resumen, las condiciones térmicas de los dos microambientes considerados en el estudio, propiamente los sitios abiertos y aquellos a la sombra de arbustos, influyen notablemente en el estado térmico de las plantas de *M. carnea* y *M. pectinifera*. Las plantas creciendo a cielo abierto pueden estar varios grados centígrados por arriba de sus contrapartes de los sitios sombreados. Según lo comprobaron los experimentos de remoción de las espinas, la cubierta parece no tener un efecto apreciable sobre las temperaturas superficiales diurnas en plantas adultas de *M. pectinifera*. Las plantas sin espinas de la especie probablemente no elevaron su temperatura drásticamente como resultado del balance entre el exceso de radiación que alcanzó el tallo y el aumento en la disipación de calor por convección en ausencia de la cubierta. En el caso de los cactus con espinas, éstas probablemente sólo dejan pasar una pequeña proporción de la radiación que las alcanza, evitando así el sobrecalentamiento de un tallo aparentemente poco capaz de perder calor por convección en presencia de la densa cubierta de espinas. Durante la noche, sin embargo, las espinas interceptan y evitan el escape del calor de la planta hacia el ambiente, elevando así las temperaturas superficiales de los cactus por décimas de grado centígrado, un efecto que no se aprecia en las plantas sin espinas. En *M. carnea*, las espinas podrían reducir las temperaturas superficiales en los meses más calientes a través de la intercepción de la radiación solar directa que llega a los tallos de los cactus. Sin embargo, en la hora con las temperaturas diurnas más elevadas no se encontraron diferencias significativas en este sentido. Sin embargo, para corroborar las ideas antes expuestas hacen falta una serie de trabajos que examinen detalladamente, entre otros aspectos, el efecto de la cubierta de espinas y del microhábitat sobre ciertos procesos fisiológicos de los cactus, de tal manera que se puedan evaluar los costos y los beneficios de una morfología particular de espinas en cada uno de los espacios que las localidades naturales ofrecen a los organismos. Se deben considerar, además, no sólo a los individuos adultos

de cada una de las especies, sino también a los cactus en otras etapas del ciclo de vida que parezcan susceptibles de aportar respuestas que expliquen los patrones espaciales observados.



CAPÍTULO IV

EFECTO DE LA CUBIERTA DE ESPINAS EN LA PRESIÓN OSMÓTICA Y SU RELACIÓN CON EL MICROHÁBITAT DE *Mammillaria pectinifera* Y *M. carnea* EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS, PUEBLA

4.1 INTRODUCCIÓN

A diferencia de las selvas húmedas tropicales, donde la precipitación es por lo general estacional, regular y puede exceder los 2000 mm al año, existen regiones en el planeta como el Desierto de Atacama, en el norte de Chile, donde el promedio apenas alcanza los 25 mm anuales y donde los periodos de varios años sin

lluvias son comunes (Ehleringer et al. 1980). Evidentemente, las restricciones que ambos ecosistemas imponen a las especies vegetales que los habitan son muy distintas. Mientras que para las plantas de las selvas húmedas los recursos limitantes pueden ser la luz, los nutrientes minerales y el espacio propicio para establecerse (Martínez-Ramos 1994); para las plantas de las zonas secas los principales factores limitando el establecimiento y la sobrevivencia son el sobrecalentamiento de los tejidos (Hadley 1972, Steenberg y Lowe 1977, Nobel 1980c) y la baja disponibilidad de agua a lo largo del año (Noy-Meir 1973, Jordan y Nobel 1981, 1982; Polis 1991). De ahí que este último sea el parámetro físico de mayor influencia en los patrones de actividad de los vegetales y por consiguiente de la productividad resultante de estos ecosistemas (Smith y Nobel 1986).

Como respuesta a la baja disponibilidad de agua que caracteriza a las zonas secas del mundo, las especies vegetales desarrollaron una notable diversidad de estrategias que les garantizan hoy día su sobrevivencia en estos ecosistemas. Modificaciones bioquímicas, fisiológicas, anatómicas y de carácter ecológico pueden reconocerse en el llamado "continuo de adaptación a la sequía", en el que se acomodan desde las criptógamas poiquilohídricas que toleran la deshidratación casi total de sus tejidos y vuelven a la actividad una vez rehidratadas, hasta los árboles y arbustos de pequeña talla que no pierden el follaje y resisten potenciales hídricos extremadamente bajos durante largos periodos de tiempo (Nobel y Smith 1986). Formando parte de este gradiente se encuentran también los agaves y cactus del continente americano, propiamente las llamadas "suculentas de hojas y tallos" respectivamente, cuya presencia tipifica los desiertos Norteamericanos con una extraordinaria diversidad de formas de crecimiento que sobreviven en algunos de los ambientes más agresivos del continente y del mundo.

De estas últimas sin embargo, los cactus son el ejemplo por excelencia de la economía del agua en los desiertos. La mayoría de las especies de esta familia posee adaptaciones que les permiten disponer de agua aún después de varios meses de no registrarse eventos de lluvia. De entre ellas, la suculencia es ciertamente una de las más notables para la vida en las zonas áridas (Nobel 1988). Almacenando grandes cantidades de agua en el tallo, las cactáceas permanecen verdes y metabólicamente activas durante los largos periodos de tiempo que dura la escasez de este recurso (Gibson y Nobel 1986). Sin embargo, la suculencia por sí misma no garantizaría la disponibilidad del agua en estos ambientes si no existiera a la vez un sistema que regulase su pérdida por transpiración durante los periodos de fijación del dióxido de carbono. El eficiente control de la apertura estomática en los tallos de estas plantas constituye dicho mecanismo. Manteniendo una conductancia estomática extremadamente baja durante el día y efectuando el intercambio gaseoso sólo unas cuantas horas a la noche (Ting 1985), el flujo de vapor de agua hacia el exterior de los cactus se reduce considerablemente en comparación al de las plantas que mantienen sus estomas abiertos durante el día, permitiéndoles así un abasto constante del recurso. Este control en la apertura de los estomas es una de las características más importantes del llamado modo CAM (Nobel 1988, Winter y Smith 1995), el cual comparten por cierto con cientos de especies de otras 18 familias de plantas (Kluge y Ting 1978).

Estas y otras estrategias contribuyeron en gran medida al éxito de las especies de esta familia para colonizar gran parte de las regiones naturales del continente, desde las regiones húmedas tropicales hasta los desiertos más secos de Norte, Centro y Sudamérica. Sin embargo, aún a pesar de todas ellas, la distribución de muchas especies a nivel regional parece limitarse a aquellas zonas donde las condiciones hidrológicas permiten el establecimiento y la sobrevivencia de sus individuos. En *Carnegiea gigantea*,

la duración de la época seca y del periodo húmedo la erradican del extremo occidental del Desierto Sonorense como resultado de la muerte de sus plántulas por deshidratación (Steenbergh y Lowe 1969, Gibson y Nobel 1986). De igual modo, en *Ferocactus acanthodes* la duración de la época seca determina tanto los pulsos de reclutamiento en el tiempo como los sitios adecuados para el establecimiento de sus plántulas en el espacio (Gibson y Nobel 1986).

A una escala espacial menor, la dinámica del agua en el hábitat también repercute de manera substancial en los diferentes aspectos de la vida de los cactus. En lo que se refiere a su distribución espacial, se menciona repetidamente en la literatura que la mayor disponibilidad de agua en el suelo bajo la copa de las llamadas "plantas nodriza" podría ser uno de los factores causales del establecimiento exitoso de los individuos de muchas especies bajo ellas (Nobel 1988, Arriaga *et al.* 1993). Sin embargo, otras tantas especies de cactus no se asocian con las plantas presentes en sus hábitats (ver Cuadro 1.1 del Capítulo I), sino que por el contrario colonizan los sitios sin cobertura vegetal caracterizados por una alta incidencia de radiación solar, elevadas temperaturas ambientales y del suelo y una mayor evaporación del agua del sustrato por unidad de tiempo. Por tanto, es probable que las plantas que crecen en los sitios expuestos del hábitat enfrenten mayores problemas para mantener un estado hídrico adecuado, sobre todo en los primeros estadios del ciclo de vida; en comparación a los que encontrarían en las áreas de sombra bajo las plantas nodrizas. En contraste, las plantas de los sitios sombreados, aunque ciertamente pueden competir y estar limitadas por la nodriza en lo que a la disponibilidad del agua se refiere (Franco y Nobel 1988), pueden gozar en cierta medida de un mayor tiempo para absorber el agua del suelo y de una menor pérdida durante el tiempo que mantienen abiertos sus estomas. Estas ventajas podrían

permitirles fijar una mayor cantidad de CO₂ durante la noche y, a mediano plazo, destinar mayor cantidad de recursos al crecimiento y la reproducción.

Ahora bien, sumada a la estrategia de establecerse en los sitios sombreados del hábitat, ciertas estructuras morfológicas de los cactos podrían también reducir la pérdida de agua en cualquiera de los microambientes existentes en una zona particular. Gibson y Nobel (1986) mencionan que algunos autores han puntualizado que la presencia de espinas y tricomas en los cactos pueden aumentar el grosor de sus capas limítrofes y reducir así la pérdida de agua por transpiración durante el intercambio gaseoso. De esta manera, ciertas morfologías de la cubierta de espinas podrían permitirles a algunas especies ocupar los sitios más secos del hábitat, y a una escala espacial mayor, colonizar regiones geográficas donde las condiciones hidrológicas restringiesen el establecimiento y la sobrevivencia de los individuos de muchas otras especies de cactáceas.

Mammillaria pectinifera y *M. carnea*, dos cactáceas globosas del Valle de Zapotitlán Salinas, parecen a primera vista ser buenos modelos para comprobar estas ideas. Como se ha mencionado repetidamente, los individuos de *M. pectinifera* poseen una cubierta de espinas que sombrea casi por completo la superficie de su tallo, y cuyos individuos ocupan indistintamente las unidades del mosaico en sus localidades naturales (ver Capítulo I). Las plantas de *M. carnea*, por el otro lado, se establecen bajo la copa de arbustos y sus espinas no proveen de una sombra significativa a los tallos de sus plantas (ver Capítulos I y II). ¿De qué manera afecta la cubierta de espinas característica de cada especie el estado hídrico de sus individuos?, ¿existe alguna relación entre dicho efecto y el microhábitat que ocupan en sus respectivas localidades? Con el propósito de responder a estas preguntas, el objetivo del presente capítulo fue examinar el efecto de la cubierta de espinas sobre la presión osmótica, ciertamente el parámetro que

ejerce mayor influencia sobre el potencial hídrico de las plantas (Nobel 1988); y su posible relación con el microhábitat que sus individuos ocupan en sus poblaciones del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

SITIO DE ESTUDIO.

Los estudios sobre el efecto de la cubierta de espinas en la presión osmótica de los individuos de *M. pectinifera* y *M. carnea* se llevaron al cabo en una zona ubicada en los alrededores del poblado de Zapotitlán Salinas, en el estado de Puebla. Las características climáticas, edáficas y de vegetación del sitio son similares a las del Jardín Botánico y Vivero de Cactáceas "Helia Bravo Hollis", el cual alberga la población de *M. carnea* considerada en los estudios de los capítulos previos. Para mayores detalles al respecto, referirse a la sección "Sitios de Estudio" del Capítulo I.

MÉTODOS.

Los cactus de los experimentos se colectaron los días 12 y 13 de abril de 1997 en las localidades ya mencionadas de las especies en el Valle de Zapotitlán Salinas. Se sembraron en el sitio de estudio en un espacio libre de cobertura vegetal, simulándose la sombra de los arbustos nodriza por medio de una malla de intercepción de radiación solar directa del 70%. Las plantas permanecieron en aclimatación por 25 días, regándoseles exclusivamente en la fecha de siembra.

La obtención de las muestras de tejido se realizó los días 7 y 8 de mayo del mismo año. Se emplearon 24 individuos por especie, de los cuales la mitad se encontraron a cielo abierto e igual número bajo la malla de intercepción de radiación solar directa. En ambos microambientes, a la mitad de los individuos de cada especie seleccionados al azar se les removieron cuidadosamente la totalidad de las espinas, dejando así expuestos los cuerpos de los tubérculos. Las muestras se extrajeron a las 22:00 y 17:00 horas del 7 y 8 de mayo, aproximadamente 24 y 43 horas después de la remoción de las espinas respectivamente. De cada planta se obtuvieron con la ayuda de un sacabocados tres cilindros de 2 cm³ de tejido aproximadamente. Los cilindros se obtuvieron únicamente del ápice de los cactus y contenían en su mayor parte parénquima y sólo una pequeña proporción de tejido clorénquimatoso. Una vez extraídas se envolvieron en papel aluminio y se conservaron en nitrógeno líquido hasta su procesamiento.

Para la medición de la presión osmótica de las muestras, cada una se descongeló y maceró hasta obtener un homogeneizado de sus partes constitutivas (parénquima y clorénquima), con el cual se impregnó un disco de papel filtro que se introdujo en la cámara de muestreo. Se empleó el método higrométrico ("dew point" en inglés) para la obtención de la presión osmótica de cada una de las muestras (Briscoe 1984), calibrándose previamente el sistema con soluciones de NaCl de concentraciones conocidas.

ANÁLISIS.

A través del análisis de varianza se evaluaron los efectos del microhábitat, de la cubierta de espinas, así como del tiempo de obtención de las muestras después de la remoción de las espinas sobre la presión

presión osmótica de las plantas a la sombra promedió 0.77 MPa, mientras que el valor medio para los cactus ubicados a cielo abierto fue de 0.66 MPa (Figura 4.2). Por otro lado, las plantas sin espinas registraron presiones osmóticas ligeramente mayores que los cactus con la totalidad de las espinas, siendo las medias para ambos tratamientos de 0.75 y 0.68 MPa respectivamente. Ahora bien, las presiones osmóticas de las cactáceas de las que se obtuvieron las muestras a las 24 horas de removidas las espinas fueron mayores que las de aquellas a las que se les extrajeron un día más tarde. La diferencia entre los promedios de ambos periodos fue de 0.11 MPa, siendo éstos de 0.77 y 0.66 MPa respectivamente.

Las interacciones entre el microhábitat y la presencia o ausencia de espinas y entre esta última y la hora de extracción de las muestras en *M. carnea* fueron también significativas. Los cactus sin espinas ubicados bajo la malla de sombra registraron presiones osmóticas mayores que aquellos con espinas en igual microhábitat, mientras que de las plantas de los sitios abiertos, aquellas sin espinas registraron presiones ligeramente mayores que las que poseían la cubierta de espinas intacta. Las diferencias entre los promedios de los cactus sin y con espinas en los dos tipos de sitios fueron de 0.15 y 0.02 MPa. En la interacción entre la hora de extracción de las muestras y la presencia o ausencia de espinas, la presión osmótica de las plantas sin espinas cambió en tan sólo 0.15 MPa entre las 24 y 43 horas después de la remoción de las espinas, mientras que en los cactus con la cubierta intacta la diferencia entre periodos fue de 0.22 MPa.

4.4 DISCUSIÓN

La colonización exitosa de los sitios sin cubierta vegetal y de los espacios a la sombra de los arbustos presentes en el hábitat depende, en

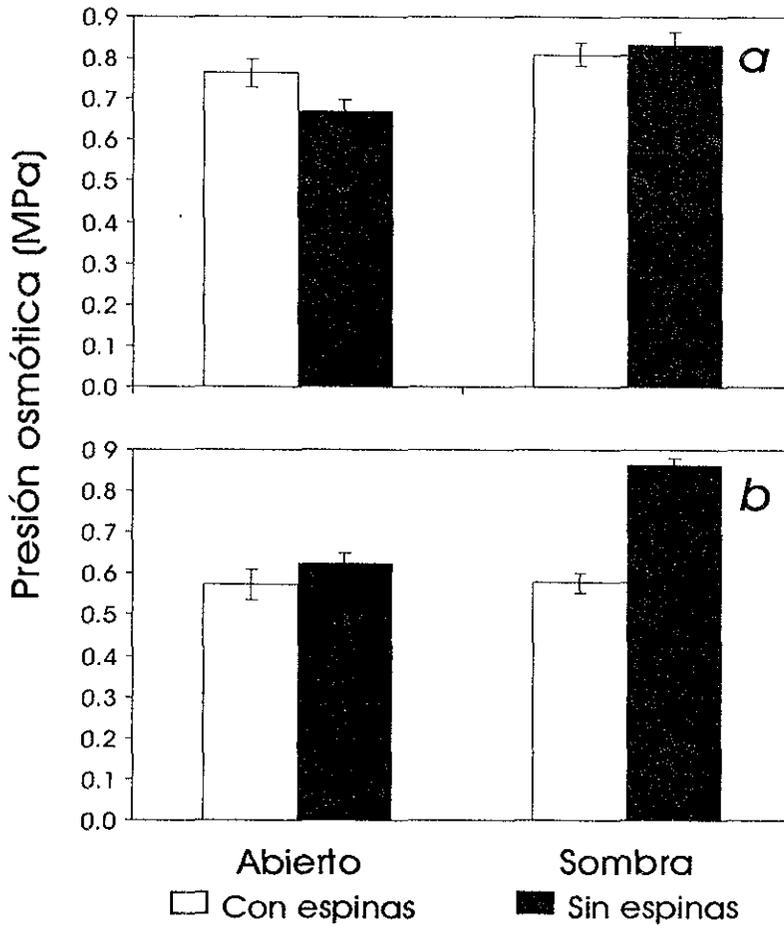


Figura 4.2.- Presiones osmóticas de *Mammillaria carnea* en los experimentos del 7 y 8 de mayo de 1997. Las muestras se extrajeron de plantas con y sin espinas, a cielo abierto y bajo una malla de intercepción de radiación solar directa. Las gráficas a y b muestran, respectivamente, las presiones osmóticas de las plantas a las 24 y 43 h de la remoción de las espinas. Las barras en las columnas representan los errores estándar de las medias. El análisis de varianza demostró significancia estadística en los efectos del microhábitat, la presencia o ausencia de espinas y el tiempo de extracción de las muestras, así como en las interacciones entre el microhábitat y la presencia o ausencia de espinas y está última y el tiempo de extracción de las muestras. Para mayores detalles referirse al texto.

gran medida, de la capacidad que los individuos de las diferentes especies de cactus poseen para solventar los costos que cada uno de ellos reclama. De entre éstos, los que se refieren el balance hídrico de las plantas son quizá algunos de los más importantes para los vegetales de las zonas áridas.

Los resultados del presente estudio demuestran que el *status* hídrico de los cactus adultos de las especies en cuestión es afectado por el microhábitat en el que crecen sus individuos. En general, existe consenso en el sentido de que los sitios abiertos del hábitat reclaman una mayor demanda evaporativa a las plantas que los habitan en comparación a la que pagan aquellas establecidas en los sitios sombreados del hábitat (Shreve 1931, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). En el caso de los adultos de *M. pectinifera* tal hipótesis parece comprobarse. Al final del experimento, los cactus de los sitios abiertos perdieron mayor cantidad de agua que la que transpiraron los individuos ubicados bajo la malla de sombra. Muy probablemente, respuestas disímiles en el control de la apertura estomática producidas por las diferencias en las intensidades de los factores ambientales que la afectan son la explicación para el desbalance en la condición hídrica de los cactus entre microambientes. Dos de los factores que afectan la apertura y el cierre estomático en las plantas CAM son: (i) la temperatura del clorénquima, influenciada notablemente por la temperatura ambiental; y (ii) el gradiente en la concentración de vapor de agua entre el exterior y los espacios intercelulares en el clorénquima (Nobel 1988). Sin embargo, la radiación solar recibida por los tallos de los cactus al parecer también influye en el control de la apertura estomática durante la noche. Nishida (1963) encontró que en algunas plantas CAM el tiempo de apertura y la conductancia estomática máxima dependen de la duración del periodo luminoso previo, siendo ambas significativamente mayores al incrementarse la radiación interceptada (en Kluge y Ting 1978). Esta característica, de

sucedier en esta especie de *Mammillaria* podría explicar, sumada al efecto que la temperatura del clorénquima también ejerce sobre la conductancia estomática de los cactus, las diferencias encontradas en la condición de *M. pectinifera* entre microambientes. Así, si se asume que las plantas que reciben menor radiación durante el día mantienen abiertos en menor grado y durante menor tiempo los estomas de sus tallos, es de esperar que los cactus de *M. pectinifera* a la sombra de las nodrizas alcanzaran conductancias estomáticas relativamente menores que las plantas de los sitios sin cobertura vegetal. Además, si tomamos en cuenta que la conductancia estomática de muchas cactáceas disminuye al aumentar la temperatura del clorénquima (Nobel 1988), y que según los resultados descritos en el capítulo previo los tallos de las plantas de los sitios sombreados permanecen más calientes que aquellos de las plantas ubicadas a cielo abierto durante la noche, podemos pensar que la tasa transpiratoria de las primeras pudo ser significativamente más baja durante el tiempo de experimentación que la de los individuos establecidos en los sitios sin cubierta vegetal, en los cuales las temperaturas nocturnas del tallo, comparativamente menores, probablemente aumentaron la pérdida por medio de una mayor apertura estomática.

Sin embargo, la misma explicación no puede aplicarse para el caso de las plantas de *M. carnea*, ya que los cactus a la sombra promediaron presiones osmóticas ligeramente mayores que los establecidos a cielo abierto. Así, probablemente en esta especie el patrón observado sea resultado de un estricto control de la apertura estomática regulado por la condición hídrica de las plantas, determinado a su vez, y hasta cierto momento, por las condiciones ambientales de cada micrositio. Quizá en los días subsecuentes al sembrado de las plantas, aquellas de los sitios abiertos restringieron considerablemente en tiempo y magnitud la apertura de sus estomas como respuesta a una transpiración inicial demasiado alta, mientras que los cactus bajo nodrizas, al no estar sujetos a una tasa transpiratoria

elevada por la benignidad del sitio, continuaron con una apertura relativamente constante en el mismo periodo de tiempo. Esto pudo producir como resultado que al final del experimento se encontraran presiones osmóticas mayores en las plantas a la sombra de los arbustos nodriza.

Por otro lado, la cubierta de espinas afectó también la condición hídrica de los cactus adultos de ambas especies. Aunque la idea de las espinas como un mecanismo más de control de la pérdida de agua no es completamente aceptada (ver Gibson y Nobel 1986) y los resultados de algunos estudios parecen rechazar tal hipótesis (e.g. Norman y Martin 1986), los obtenidos en este trabajo son claros en este sentido. En ambas especies, la eliminación de las espinas produjo, al final del experimento, una mayor pérdida de agua, aunque en diferente magnitud en cada especie, que la que se observó en las plantas con la cubierta de espinas intacta. Los resultados así obtenidos pueden explicarse por: (i) el adelgazamiento de la capa límite de los tallos resultado de la eliminación de las espinas, (ii) las diferencias en la cantidad de radiación recibida por los tallos en ambos grupos de plantas, y (iii) las discrepancias en las temperaturas del clorénquima entre los cactus con y sin espinas. Como se mencionó en el capítulo anterior, la remoción de la cubierta de espinas puede producir el adelgazamiento de la capa límite que cubre a los tallos de las plantas, facilitándose así la difusión del vapor de agua hacia el ambiente, alcanzándose pérdidas mayores en cortos periodos de tiempo. Además, si consideramos el efecto anteriormente descrito de la radiación como un factor promotor de la apertura estomática, es de esperar que al aumentar la cantidad de radiación solar directa interceptada por las plantas, los estomas permanecieran o un mayor tiempo o un mayor número de ellos abiertos durante la noche, ocasionando por tanto mayores presiones osmóticas en los tallos de los cactus. Además, aunque las diferencias en los promedios de las temperaturas superficiales de las plantas con y sin espinas son de sólo unas

décimas de grado centígrado durante la noche, según lo demuestran los resultados obtenidos en mayo de 1996 (ver Capítulo III), diferencias pequeñas probablemente afectaron la conductancia estomática en ambos grupos de plantas, siendo quizá menor la resistencia estomática de aquellas sin la cubierta de espinas. Cabe señalar que las explicaciones anteriores lejos de ser excluyentes entre sí, probablemente contribuyeron en conjunto a producir las consecuencias ya citadas sobre el estado hídrico de los cactus, aunque quizá con diferente grado de importancia.

Cabe señalar, que aunque las diferencias entre los promedios de las plantas de *M. carnea* con y sin espinas fueron de tan sólo 0.07 MPa, una diferencia a primera vista quizá no muy importante si se la compara con la observada en *M. pectinifera*; no se descarta la importancia de su efecto en el estado hídrico de las plantas al paso del tiempo. Por lo anterior, se requieren trabajos que comprueben, en un mayor periodo de tiempo, la tendencia observada en los resultados de este estudio.

La reducción en la pérdida de agua debida a la cubierta de espinas podría tener ciertas ventajas para las plantas de *M. carnea* que colonizan los espacios abiertos del hábitat, aunque a la vez les trae consigo importantes desventajas. Como se mencionó en el Capítulo anterior, muchos de los cactus de la especie establecidos en los espacios sin cubierta vegetal poseen espinas más gruesas y largas que las de aquellos localizados bajo nodrizas. Ello incrementa seguramente el grosor de la capa limítrofe de los tallos, y por tanto, disminuye el intercambio de gases entre las plantas y el exterior. Aunque una menor pérdida de agua resulta extremadamente ventajosa para la subsistencia en estos microambientes particulares, la lenta difusión del CO₂ al interior de las plantas durante el intercambio gaseoso constituye su más seria desventaja. Tasas de fijación de carbono menores en

estas plantas repercutirán sin duda en el crecimiento y la reproducción de los cactus.

Ahora bien, en lo que respecta a la significancia de la hora de extracción de las muestras después de la eliminación de las espinas en *M. carnea*, las diferencias pueden explicarse como resultado de la variación diaria de la presión osmótica de las plantas producto de la acumulación de ácido málico al transcurrir la noche (Nobel 1988). En *Cereus validus*, el aumento en la presión osmótica que se registra desde las 16 a las 24 horas es de cerca de 0.1 MPa (Lüttge y Nobel 1984), valor aproximado al obtenido en este estudio en un intervalo de tiempo similar. De esta manera, el efecto de la hora de extracción es debido, más que al efecto del tiempo y la remoción de las espinas, al cambio en la concentración de solutos osmóticamente activos que ocurre al final de la tarde e inicio de la noche.

Puede decirse entonces, que la cubierta de espinas puede constituir, al menos para los adultos de las dos especies estudiadas, una característica importante que les permite eficientizar el manejo del agua en los dos microambientes considerados. Aunque las consecuencias de la remoción de las espinas sobre la sobrevivencia de las plantas no fueron evaluadas, observaciones efectuadas durante los experimentos sobre el estado térmico de las plantas indican que la mortalidad de los cactus adultos de *M. pectinifera* se incrementa notablemente después de remover la cubierta de espinas en los sitios expuestos del hábitat. De esta manera podríamos pensar que la densa cubierta de espinas que caracteriza a sus individuos podría permitirles colonizar y sobrevivir en los sitios abiertos del hábitat. Quizá desde la etapa de plántula las espinas ayudan a disminuir la tasa transpiratoria de los cactus, además de las posibles ventajas térmicas que pudiesen conferirles. En contraste, para los individuos de esta especie el establecimiento en los sitios sombreados del hábitat podría repercutir en tasas

de fijación de CO₂ menores, resultando así en tasas de crecimiento relativamente bajas y posiblemente en la reducción de su capacidad reproductiva.

A manera de resumen, los resultados del presente estudio demuestran que el microhábitat y la cubierta de espinas influyen sobre la presión osmótica, y por consiguiente, sobre el potencial hídrico de los cactus de ambas especies. La dirección del efecto del tipo de microhábitat sobre la presión osmótica de las plantas fue contraria en ambas especies. En *M. pectinifera*, los cactus a la sombra transpiraron menores cantidades de vapor de agua que aquellos creciendo a cielo abierto, mientras que en *M. carnea* los individuos bajo la malla de sombra perdieron ligeramente más agua que los de los sitios sin cubierta vegetal. Probablemente en la primera especie el patrón fue resultado de las diferencias en la cantidad de radiación recibida por los tallos y en las temperaturas superficiales de las plantas durante la noche, mientras que en *M. carnea* el efecto pudo ser reflejo de un estricto control de la apertura estomática en cada microambiente. En general, las plantas sin espinas transpiraron más que los cactus con la cubierta intacta durante los experimentos, resultado quizá de la reducción en el grosor de la capa límite que cubre a los tallos de las plantas, además de las diferencias tanto en la cantidad de radiación recibida por los tallos como por las temperaturas superficiales a la noche. De esta manera, las espinas son estructuras que, al menos para los individuos adultos, eficientizan la economía del agua en estas especies en cualquier microambiente. Son necesarios, sin embargo, estudios ecofisiológicos más finos que, además de comprobar la veracidad de las ideas antes mencionadas, permitan conocer los efectos y las consecuencias de la cubierta de espinas y el microhábitat en otras etapas del ciclo de vida de estas plantas (p.e. plántulas y juveniles), con lo cual se podrían explicar, con mayor solidez, los patrones de distribución encontrados para cada especie.



DISCUSIÓN GENERAL

La colonización de la gama de microambientes que una zona ofrece es imposible para la gran mayoría de las especies vegetales que la habitan. Prueba de ello es que sus especies no coexisten en cada espacio disponible en un mismo momento. La explicación más general a este hecho supone que los componentes ambientales de cada microsítio imponen restricciones particulares en magnitud y sentido a cada una de las etapas del ciclo de vida de las especies, promoviendo de esta manera patrones de distribución en el espacio desfasados entre sí. Es en este sentido que la presente discusión incluye, además de los comentarios generales de los resultados obtenidos en el estudio, ideas relacionadas con otros factores y otras etapas del ciclo de vida que parecen también importantes para explicar los patrones de distribución observados.

Ahora bien, para las plantas de las zonas áridas y semiáridas del mundo, la ocupación del espacio no es una cuestión banal. Si conceptualizamos su

paisaje como un mosaico espacial compuesto por dos tipos de microambientes, propiamente los sitios sin cobertura vegetal y los espacios sombreados bajo arbustos, los organismos tienen únicamente dos opciones para ocuparlos: (1) establecerse selectivamente en alguno de los espacios o (2) colonizar sin distinción cada sitio del hábitat. Sin embargo, la heterogeneidad en la distribución de los factores ambientales y de los recursos indispensables para la sobrevivencia de las plantas marca serios contrastes entre microambientes. Diferencias en las temperaturas ambientales y del suelo a lo largo del día (Valiente-Banuet *et al.* 1991), así como en la radiación fotosintéticamente activa (Franco y Nobel 1989) y en las concentraciones de los nutrimentos minerales del sustrato (García-Moya y McKell 1970); seguramente han influido en el éxito de las especies para colonizar el hábitat. Evidentemente, establecerse en un solo tipo de espacio es reflejo de la incapacidad de los individuos de una especie para sobrevivir a las condiciones que imperan en el microambiente del que han sido excluidos, mientras que colonizar sin distinguir entre microambientes implica una relativa indiferencia a las restricciones que el hábitat impone. De lo anterior puede pensarse que la elección del espacio por las plantas es función, en gran medida, del éxito que les confieren sus características biológicas, producto de un largo y complejo pasado evolutivo; para pagar sin problemas los costos que cada microambiente les reclama.

Las espinas constituyen para muchas especies de cactáceas, sin duda alguna, una característica que les ha permitido ampliar su área geográfica de distribución y colonizar nuevos microambientes dentro de ella. Conforme se publican estudios que amplían el conocimiento de estas estructuras, la lista de sus posibles funciones se diversifica. Lejos de servir exclusivamente como defensa contra la herbivoría (Bravo-Hollis 1978, Gibson y Nobel 1986), la cubierta de espinas influye directa e indirectamente en muchos de los procesos fisiológicos de los cactus, y con ello repercute en muchos otros

aspectos de la vida de estas plantas (ver Nobel 1988). Una de las consecuencias más importantes de la cubierta de espinas, y a partir de la cual se derivan otros fenómenos, es el sombreado de los tallos. Esta propiedad modifica tanto el ambiente lumínico y térmico de las plantas de algunas especies, como su capacidad fotosintética (Nobel 1983) y, como lo demuestra el presente estudio, el potencial hídrico de sus tallos. Su influencia en dichos estados explica patrones que van desde la distribución geográfica de algunas especies (Nobel 1980a), pasando por su variación morfológica en diversas localidades (Nobel 1980b), hasta la distribución de los individuos en el hábitat como se puede concluir de los resultados obtenidos en el presente estudio.

Efectivamente, la cubierta de espinas puede jugar un papel importante en la ocupación del espacio para algunas especies de cactus. Para las especies consideradas aquí, la importancia de su efecto en la colonización de los diferentes sitios parece decisiva desde la etapa de plántula. Aunque el estudio consideró exclusivamente a individuos adultos, algunos resultados permiten especular sobre lo que posiblemente ocurre desde las primeras etapas del ciclo de vida de las plantas. En el caso de los adultos de *M. pectinifera*, aunque la eliminación de las espinas no produjo un aumento considerable de las temperaturas superficiales a pesar del incremento en la intercepción de radiación solar directa, su efecto sobre la presión osmótica, y por consiguiente sobre el potencial hídrico de los tallos fue notable. La remoción de las espinas promueve la pérdida del agua almacenada en el tallo, lo que provoca, a fin de cuentas, según observaciones efectuadas durante los experimentos, la mortalidad de los cactus a corto plazo en los sitios abiertos. Es posible entonces que la densa cubierta de espinas que protege a los individuos de esta especie desde la etapa de plántula incremente sus probabilidades de establecimiento y sobrevivencia en los sitios abiertos, y que éstas puedan, gracias a ella, manejar más eficientemente las reservas de agua obtenidas después de la germinación y durante la primera época de

crecimiento. Este fenómeno también podría ayudar a las plántulas de otras especies cuyos individuos poseen igualmente una apreciable cubierta de espinas a lo largo de su ciclo de vida (p.e. *Mammillaria candida* y *Epithelantha micromeris*) e inclusive, a los individuos de ciertas especies que se cubren con espinas en los estadios tempranos del ciclo de vida y que las pierden en el estado adulto (p.e. *Pelecyphora strobiliformis*).

No obstante, otros factores también podrían aumentar las probabilidades de establecimiento y sobrevivencia de los individuos de esta especie en los sitios abiertos del hábitat. Las características del sustrato, así como la ubicación altitudinal de la población estudiada son sólo dos de ellos. Los suelos donde crecen los individuos de *M. pectinifera* en el cerro "El Chacateca" poseen un alto contenido de materia orgánica, además de una elevada pedregosidad superficial. La materia orgánica en el suelo retiene una mayor cantidad de agua y de nutrimentos comparativamente a un suelo carente de ella (FitzPatrick 1980), lo cual sumado al incremento en el potencial hídrico del suelo producto de la alta pedregosidad del sustrato (Nobel *et al.* 1992), podría permitirles a semillas y plántulas disponer del líquido durante un mayor lapso de tiempo y crecer por ello a tasas relativamente mayores, escapando rápidamente a las vicisitudes de la etapa de plántula.

Como se mencionó anteriormente, la población estudiada de *M. pectinifera* se localiza a 2060 m de altitud, es decir, cerca de 700 m por arriba de la población de *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán. Esta diferencia en altura produce seguramente que las temperaturas ambientales y del suelo en las horas más calientes del día sean menores a las que se observarían si las plantas se establecieran en sitios de menor altitud en el valle. Evidentemente, como consecuencia, menores temperaturas superficiales de los tallos y tasas transpiratorias bajas facilitarían la subsistencia de las plántulas, juveniles y adultos en los sitios abiertos del hábitat en la localidad estudiada.

En el caso de *M. carnea*, su especialización hacia la ocupación de los sitios sombreados del hábitat resulta probablemente, en un inicio, de la incapacidad de sus semillas para germinar en los sitios abiertos del hábitat. Cuando sus semillas se mantienen en condiciones de humedad adecuadas a las temperaturas del suelo que se registran en los sitios abiertos de su hábitat en un día de primavera, un bajo porcentaje de ellas logra germinar (Gutiérrez Ladrón de Guevara, datos no publicados). Parece ser que la temperatura, más que la intensidad lumínica, es el factor que afecta en mayor grado el proceso de germinación de las semillas de esta especie en los sitios abiertos. El mismo patrón en la germinación ha sido encontrado al menos en otra especie de la zona de estudio, la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo*, una especie dominante del paisaje y cuyo patrón de establecimiento está fuertemente ligado a la presencia de plantas nodrizas (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Entonces, si consideramos la importancia que la germinación tiene como evento promotor de los patrones de distribución de las especies, resulta evidente que gran parte de la respuesta a dichos patrones está, al menos para esta especie, vinculada al fenómeno de la germinación de sus propágulos entre sitios. Se hacen necesarios estudios que identifiquen los factores responsables de la germinación diferencial entre microhábitats y que evalúen su contribución relativa para promover la distribución agregada en torno a las plantas nodrizas.

No obstante, la baja sobrevivencia de las plántulas de *M. carnea* en los sitios abiertos puede también explicar tal distribución. Muy probablemente, el reclutamiento de individuos en los sitios abiertos es prácticamente nulo año tras año, restringiéndose, cuando ocurre, a los sitios sombreados bajo las copas de los arbustos presentes en la zona. Prueba de ello es que en la parcela donde se examinó la distribución espacial de los individuos, ninguno de los que se encontraron a cielo abierto tuvo diámetros menores a 1 cm

(indicadores de reclutamiento relativamente reciente), mientras que en los sitios sombreados el 2.4% de los cactus correspondían a esta categoría de diámetro. En experimentos para evaluar la sobrevivencia de las plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* entre microambientes en la zona de estudio, la mortalidad de sus plántulas a cielo abierto fue total a los dos años del inicio del experimento (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Al parecer, los efectos de la temperatura, la radiación y la evaporación son los que definen, para esta especie, la escasa sobrevivencia de sus plántulas en los sitios abiertos. Resultados similares se han encontrado también en el saguaro (*Carnegiea gigantea*) en el Desierto Sonorense, cuya sobrevivencia en esta etapa del ciclo de vida se garantiza exclusivamente en los sitios sombreados del hábitat, y en la que el riego de las plántulas en los sitios sin cubierta vegetal no incrementa sus probabilidades de sobrevivencia (Turner *et al.* 1966). En *M. carnea*, la sobrevivencia de sus plántulas probablemente está limitada también por los daños que la intensa radiación solar y las elevadas temperaturas del aire y del suelo ejercen sobre los tejidos de su tallo y raíz. La cubierta de espinas, la cual resulta poco conspicua en los primeros estadios, seguramente no garantiza la protección de la intensa radiación solar y las consecuencias que puede traer consigo en la transpiración de las plántulas. Podríamos decir entonces, que la cubierta de espinas que *M. carnea* posee al inicio de su ciclo de vida contribuye, en alguna medida, a restringirla a los sitios sombreados del hábitat.

La hipótesis del nodricismo como resultado de la mortalidad de las plántulas por la radiación y las altas temperaturas de los sitios expuestos se fortalece con los resultados obtenidos de la distribución espacial de sus cactus bajo las plantas nodrizas. La distribución preferencial hacia la zona este bajo los arbustos en la parcela de estudio, la cual en efecto recibe de las todas las orientaciones la menor cantidad de radiación directa diurna, comprueba que el efecto de la radiación influye en el establecimiento y la sobrevivencia de

sus plantas. En *Coryphantha pallida*, otra cactácea globosa de la zona de estudio, un patrón de establecimiento hacia la zona con menor radiación solar diurna fundamenta también estas afirmaciones (Valiente-Banuet et al. 1991). Esta tendencia a ocupar los microambientes con mayor proporción de sombra se ha encontrado igualmente en *Carnegiea gigantea*, *Opuntia acanthocarpa* y *Pachycereus pringlei* en los Desiertos de Altar y El Vizcaíno (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991) y en *Peniocereus striatus* en el Desierto Sonorense al NW de México (Suzán et al. 1994).

En los adultos de *M. carnea*, y muy probablemente también en sus juveniles, la cubierta de espinas permite economizar el agua almacenada independientemente del micrositio en el que se encuentren. Caso especial es el de sus plantas establecidas en los sitios abiertos. Como se ha mencionado, los cactus de esta especie que crecen en los sitios abiertos en la localidad estudiada desarrollan espinas más gruesas y largas que las de aquellos ubicados a la sombra de nodrizas. Evidentemente la intercepción de radiación solar del ambiente disminuye en relación a la de sus coespecíficos bajo arbustos, de la misma manera que seguramente lo harán sus temperaturas superficiales y su tasa transpiratoria según lo demuestran los resultados de este trabajo. Esto hace posible que los cactus que han logrado establecerse en los sitios abiertos sobrevivan a las condiciones que la mayoría de sus coespecíficos no consigue superar. Sin embargo, la magnitud del costo de producir tales estructuras puede ser considerable, resultando seguramente cuantioso en términos de la pérdida de recursos que podrían destinarse al crecimiento y la reproducción de las plantas.

En otras especies de cactáceas se ha encontrado también que el sombreado de las plantas por las espinas varía en una misma localidad geográfica al parecer en función de las condiciones microambientales de los sitios donde se encuentran (del Castillo-Sánchez 1982, Gibson y Nobel 1986).

En general, los individuos que crecen en los lugares expuestos sombrean al parecer una mayor proporción de sus tallos que aquellos creciendo entre rocas o bajo arbustos. Esto quiere decir que, al menos en algunas especies, la magnitud en la expresión de la cubierta de espinas está influida notablemente por el ambiente lumínico en el que se establecen. Sin embargo, a pesar de que consiguen con ello librar las consecuencias que la ocupación de dichos sitios produce, representa muy seguramente también un importante compromiso de recursos, ya que deben invertir una gran cantidad de ellos para la producción de una cubierta de espinas que puede llegar a ser una importante fracción del peso seco de los cactus.

Por todo lo anterior, las espinas representan, para muchas especies de cactáceas, estructuras extremadamente útiles para su sobrevivencia en sus localidades naturales. Además de su utilidad como protección contra herbívoros, muy seguramente funcionan también, en algunas especies, tanto como estructuras reguladoras del ambiente lumínico y térmico de las plantas, como de los procesos fisiológicos a los que afectan. En tales especies, la regulación de la expresión de la cubierta de espinas les permite seguramente adecuarse a los sitios en los que se han establecido y superar los riesgos que ello les trae consigo.

Cabe señalar, finalmente, que ofrecer una respuesta completa que explique sólidamente el papel que la cubierta de espinas ejerce sobre la ocupación del espacio dentro del hábitat para las especies de cactus estudiadas, requiere de un mayor número de estudios que aborden el problema considerando diversos factores ambientales y otras etapas importantes del ciclo de vida de los cactus. Así, estudios que se dediquen a la biofísica de la morfología particular de las espinas en el intercambio de calor entre las plantas y el ambiente, así como de sus consecuencias fisiológicas sobre el intercambio gaseoso, la fijación del CO_2 , la transpiración y el

crecimiento reforzarán las ideas antes presentadas o permitirán seguir nuevas rutas de investigación para la elucidación del problema. Estudios comparativos entre microambientes, los cuales consideren estos efectos permitirán también comprender de mejor manera los costos y los beneficios de ocupar cada espacio en el hábitat. Finalmente, englobar estas ideas en algunos otros estadios del ciclo de vida resaltarán la(s) etapa(s) que definen la ocupación del espacio para tales especies.

CONCLUSIONES

- La distribución espacial de los individuos de *M. carnea* está fuertemente asociada a los espacios sombreados de su hábitat. Aún por debajo de las nodrizas, sus individuos tienden a ocupar las áreas que reciben una menor incidencia de radiación solar directa. Contrariamente, los cactus de *M. pectinifera* colonizan indistintamente los sitios sombreados y los sitios sin cubierta vegetal en la localidad estudiada.
- Las condiciones microambientales a la sombra de las nodrizas y a cielo abierto influyen notablemente sobre el estado térmico e hídrico de los cactus adultos de ambas especies. Aunque los cactus de los sitios abiertos alcanzan temperaturas considerablemente mayores a las de aquellos ubicados a la sombra en las horas más calientes del día, su sobrevivencia en esos microambientes no está seguramente amenazada por tales condiciones. En el caso de las plantas de *M. pectinifera* de los sitios soleados, el efecto negativo del microhábitat sobre el estado hídrico del tallo puede ser compensado por su cubierta de espinas.
- La cubierta de espinas de *M. pectinifera* contribuye, en alguna medida, a su éxito en la colonización de los sitios abiertos del hábitat. Aunque su efecto sobre la mitigación de las temperaturas superficiales diurnas no fue significativo, las espinas impidieron la excesiva transpiración durante el intercambio gaseoso, lo cual puede permitir a los cactus disponer del agua almacenada en sus tallos durante un mayor período de tiempo y sobrevivir así en los sitios de mayor demanda evaporativa.
- En *M. carnea*, la cubierta de espinas puede ser uno de los factores que restringe a sus individuos a los sitios sombreados del hábitat. Sus espinas no

mostraron un patrón claro en lo que a la regulación de las temperaturas superficiales diurnas se refiere. Sin embargo, las plantas con espinas perdieron ligeramente menores cantidades de agua que aquellas sin espinas. Probablemente, su incapacidad para colonizar los espacios abiertos se define desde sus primeras etapas del ciclo de vida, debido por un lado, a su incapacidad para germinar en los sitios abiertos, y por otro, a la baja tolerancia de sus plántulas a las condiciones ambientales que en ellos prevalecen.

REFERENCIAS

Arias M., S., S. Gama L. y L. U. Guzmán C. 1997. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. CACTACEAE A. L. Juss.* Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 146 pp.

Arriaga, L., Y. Maya, S. Díaz & J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science*. 4: 349.356.

Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1990. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 2nd Edition. Blackwell Scientific Publications. U. S. A. 945 pp.

Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México. Volumen I*. 2a. Edición. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 743 pp.

Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las Cactáceas de México. Volumen III*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 643 pp.

Briscoe, R. D. 1984. *Thermocouple Psychrometers for Water Potential Measurements*. Proceedings of the NATO Advanced Study Institute on "Advanced Agricultural Instrumentation." Italy.

Chetti, M. B. & P. S. Nobel. 1987. High-Temperature Sensitivity and Its Acclimation for Photosynthetic Electron Transport Reactions of Desert Succulents. *Plant Physiology*. 84: 1063-1067.

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

Dávila A., P., J. L. Villaseñor R., R. Medina L., A. Ramírez R., A. Salinas T., J. Sánchez-Ken y P. Tenorio L. 1993. *Listados Florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 195 pp.

del Castillo Sánchez, R. 1982. Estudio Ecológico de *Ferocactus histrix* (D. C.) Lindsay. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 228 pp.

Díaz-Maeda, P. 1991. Efectos dependientes de la densidad en una cactácea columnar (*Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg)) del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 103 pp.

Ehleringer, J., H. A. Mooney, S. L. Gulmon & P. Rundel. 1980. Orientation and its Consequences for *Copiapoa* (Cactaceae) in the Atacama Desert. *Oecologia*, 46: 63-67.

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

Ezcurra, E. 1997. *Watt: un modelo para simular la intercepción de radiación directa diurna por una superficie descompuesta en pequeños planos. Versión 2.1*. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

FitzPatrick, E. A. 1980. *Soils: their formation, classification and distribution*. Longman. U. S. A. 353 pp.

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

Franco, A. C. & P. S. Nobel. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology*. 69 (6): 1731-1740.

Franco, A. C. & P. S. Nobel. 1989. Effect of Nurse Plants on the Microhabitat and Growth of Cacti. *Journal of Ecology*. 77: 870-886.

García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 246 pp.

García-Moya, E. & M. C. McKell. 1970. Contribution of shrubs in the economy of a desert-wash plant community. *Ecology*. 51: 81-88.

Gates, D. M., R. Alderfer & E. Taylor. 1968. Leaf Temperatures of Desert Plants. *Science*. 159: 994-995.

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

Guevara R., M. 1991. Patrones fenológicos de 20 especies de una tetechera en el valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla: un análisis por formas de vida. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 45 pp.

Gulmon, S. L., P. W. Rundel & J. R. Ehleringer. 1979. Spatial Relationships and Competition in a Chilean Desert Cactus. *Oecologia*. 44: 40-43.

Hadley, N. F. 1972. Desert Species and Adaptation. *American Scientist*. 60: 338-347.

Jaramillo L., V. y F. González-Medrano. 1983. Análisis de la vegetación arbórea en la Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 45:49-64.

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

Jordan, P. W. & P. S. Nobel. 1982. Height Distributions of Two Species of Cacti in Relation to Rainfall, Seedling Establishment, and Growth. *Botanical Gazette*. 143(4): 511-517.

King, T. J. & S. R. J. Woodell. 1973. The causes of regular pattern in desert perennials. *Journal of Ecology*. 61: 761-765.

Kluge, M. & I. P. Ting. 1978. *Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation*. Ecological Studies Vol. 30. Springer-Verlag. Germany. 209 pp.

Krebs, C. J. 1985. *Ecology*. 3rd Edition. Harper & Row Publishers. U.S.A. 800 pp.

Larcher, W. 1980. *Physiological Plant Ecology*. 2nd Edition. Springer-Verlag. Germany. 303 pp.

Levitt, J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses. Volume 1: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses*. 2nd Edition. Academic Press. U. S. A. 497 pp.

Lewis, D. A. & P. S. Nobel. 1977. Thermal energy exchange model and water loss of a barrel cactus, *Ferocactus acanthodes*. *Plant Physiology*. 60: 609-616.

Lüttge, U. & P. S. Nobel. 1984. Day-Night Variations in Malate Concentration, Osmotic Pressure, and Hydrostatic Pressure in *Cereus validus*. *Plant Physiology*. 75: 804-807.

Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 54: 179-224.

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

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

McAuliffe, J. R. 1988. Markovian Dynamics of Simple and Complex Desert Plant Communities. *The American Naturalist*. 131 (4): 459-490.

Meyrán G., J. 1973. *Guía botánica de cactáceas y otras suculentas del Valle de Tehuacán*. Sociedad Mexicana de Cactología A. C. México. 50 pp.

Nobel, P. S. 1978. Surface Temperatures of Cacti-Influences of Environmental and Morphological Factors. *Ecology*. 59(5): 986-996.

- Nobel, P. S. 1980a. Morphology, Surface Temperatures, and Northern Limits of Columnar Cacti in the Sonoran Desert. *Ecology*. 61(1): 1-7.
- Nobel, P. S. 1980b. Influences of Minimum Stem Temperatures on Ranges of Cacti in Southwestern United States and Central Chile. *Oecologia*. 47: 10-15.
- Nobel, P. S. 1980c. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette*. 141(2): 188-191.
- Nobel, P. S. 1983. Spines influences on PAR interception, stem temperature, and nocturnal acid accumulation by cacti. *Plant, Cell and Environment*. 6: 153-159.
- Nobel, P. S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia*. 62: 310-317.
- Nobel, P. S. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press. U. S. A. 270 pp.
- Nobel, P. S., G. N. Geller, S. C. Kef & A. D. Zimmerman. 1986. Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near soil surface. *Plant, Cell and Environment*. 9: 279-287.
- Nobel, P. S., P. M. Miller & E. A. Graham. 1992. Influence of rocks on soil temperature, soil water potential, and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia*. 92: 90-96.

Norman, F. & C. E. Martin. 1986. Effects of Spine Removal on *Coryphantha vivipara* in Central Kansas. *The American Midland Naturalist*. 116(1): 118-124.

Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4: 25-51.

Peters R., 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. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 63 pp.

Polis, G. A. 1991. Desert Communities: An overview of Pattern and Processes. In: Polis, G. A. (ed.). *The Ecology of Desert Communities*. The University of Arizona Press. U.S.A. 456 pp.

Ramírez de Arellano J., F. 1996. Esgurrimiento caulinar y eficiencia arquitectónica para la captación de agua en cinco especies de plantas del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 54 pp.

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

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

Smith. S. D., B. Didden-Zopf & P. S. Nobel. 1984. High-Temperature Responses of North American Cacti. *Ecology*. 65(2): 643-651.

Smith, S. D. & P. S. Nobel. 1986. Deserts. In: Baker, N. R. & S. P. Long (eds.). *Photosynthesis in Contrasting Environments*. Elsevier Science Publishers B. V.

Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. 2nd. Edition. W. H. Freeman and Company. New York. U.S.A. 859 pp.

Steenbergh, W. H. & C. H. Lowe. 1969. Critical Factors During the First Years of Life of the Saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*. 50(5): 825-834.

Steenbergh, W. H. & C. H. Lowe. 1977. *Ecology of the Saguaro: II. Reproduction, Germination, Establishment, Growth and Survival of the Young Plant*. National Park Service Scientific Monograph Series. 8. U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., U. S. A. 242 pp.

Suzán, H., G. P. Nabhan & D. T. Patten. 1994. Nurse Plant and Floral Biology of a Rare Night-Blooming Cereus, *Peniocereus striatus* (Brandegeë) F. Buxbaum. *Conservation Biology*. 8 (2): 461-470.

Suzán, H., G. P. Nabhan & D. T. Patten. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*. 7: 635-644.

Ting, I. P. 1985. Crassulacean Acid Metabolism. *Annual Review of Plant Physiology*. 36: 595-622.

Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin & J. A. Boot. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*. 127(2-3): 95-102.

Valiente-Banuet, A. 1991. Dinámica del establecimiento de Cactáceas: Patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodriza en desiertos. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 83 pp.

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

Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Nuñez, G. Barnard & 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., F. Vite & J. A. Zavala-Hurtado. 1991b. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*. 2: 11-14.

Vandermeer, J. 1980. Saguars and nurse trees: a new hypothesis to account for population fluctuations. *The Southwestern Naturalist*. 25 (3): 357-360.

Von Ende, C. N. 1993. Repeated-Measures Analysis: Growth and Other Time-Dependent Measures. In: Scheiner, S. M. & J. Gurevitch (eds.). *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Chapman & Hall. England. 445 pp.

Wiens, J. A. 1976. Population Responses to Patchy Environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 7: 81-120.

Winter, K. & J. A. C. Smith. 1996. An Introduction to Crassulacean Acid Metabolism. Biochemical Principles and Ecological Diversity. In: Winter, K. & J. A. C. Smith (eds.). *Crassulacean Acid Metabolism: Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*. Ecological Studies Vol. 114. Springer-Verlag. Germany. 449 pp.

Yeaton, R. I. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology*. 66: 651-656.

Yeaton, R. I. & M. L. Cody. 1976. Competition and spacing in plant communities: the northern Mohave Desert. *Journal of Ecology*. 64: 689-696.

Zavala-Hurtado, J. A. 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.

DESCRIPCIONES DE LAS ESPECIES

A continuación se anotan las descripciones de las dos especies del género *Mammillaria* consideradas en el trabajo. Ambas fueron transcritas de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991).

Mammillaria pectinifera Weber

Plantas pequeñas simples con brotes únicamente por traumatismo del centro de crecimiento. Tallos subglobosos a globosos, algo aplanados, generalmente de 1 a 5 cm de diámetro, rara vez más. Tubérculos ordenados en 8 y 13 series espiraladas, cónicos, pequeños, lateralmente comprimidos, principalmente los apicales, provistos de jugo más o menos lechoso. Axilas desnudas. Areolas muy largas y angostas de 2 a 4 o hasta 5 mm de longitud. Espinas radiales 20 a 40, muy cortas, de 1.5 a 2 mm de longitud, pectinadas, adpresas, blancas, algo vítreas. Espinas centrales ausentes. Flores naciendo en la región lateral del tallo en las axilas de los tubérculos viejos, anchamente campanuladas, cortas, de 3 cm de diámetro cuando bien abiertas; segmentos interiores del perianto amarillentos, o a veces rosados. Fruto oblongo, de 4 a 6 mm de longitud, de color blanco o algo rojizo, desnudo, la parte saliente se seca y en una o dos semanas se destruye permaneciendo la base con las semillas. Semillas en forma de cúpula oblicua, de 1 a 1.5 mm de longitud; hilo basal muy grande y largo; testa negra mate, foveolada; perisperma rudimentario o ausente; cotiledones pequeños.

Su distribución abarca parte del Valle de Tehuacán, en el estado de Puebla, de donde es endémica. Ha sido colectada en la Mesa de El Riego,

cercana a Tecamachalco y arriba de Texcala, así como en otras localidades del Valle.

Mammillaria carnea Zuccarini ex Pfeiffer

Plantas simples o con brotes laterales. Tallo globoso hasta cilíndrico, de unos 10 cm de altura y de 8.5 cm de diámetro, con el ápice redondeado. Tubérculos dispuestos en 8 y 13 series espiraladas, piramidales, angulados hasta el ápice, de 13 mm de altura y 8 a 10 mm de espesor en la base, de consistencia firme, de color verde oscuro, provistos de jugo lechoso. Axilas carentes de cerdas, las de la zona florífera con lana amarillenta. Areolas más o menos circulares hasta cuadrangulares, de unos 4 mm de anchura, al principio llevando lana blanca, pronto desnudas. Espinas radiales a veces ninguna, a veces 2, como cerdas pequeñas. Espinas centrales 4, dispuestas en cruz, a veces 5, de longitud variable, más largas y gruesas cuando están expuestas al sol directo, fuertemente ascendentes, de la parte superior de la areola de 10 a 20 mm de longitud, las laterales de 6 a 15 mm de longitud, todas subuladas, tiesas, rectas, la superior y la inferior ligeramente curvas, todas de color rosado o encarnado, con la punta negra. Flores infundibuliformes, brotando en corona cerca del ápice, de 15 a 20 mm de longitud y de 12 a 15 mm de diámetro; segmentos exteriores del perianto lanceolados, agudos, con el margen ciliado, de color encarnado hasta rosado pálido y la franja media castaño rojiza; segmentos interiores del perianto oblongo-espatulados, con el ápice mucronado y emarginado, y con el margen ciliado o aserrado, verdes en la base, rosados arriba, más oscuros hacia el ápice, con la línea media rosado oscura hasta castaño, más oscura en el envés; filamentos de color amarillo verdoso claro; anteras amarillas; estilo amarillo verdoso pálido; lóbulos del estigma 4 a 7, de 1.5 mm de longitud, de color verde hasta amarillo claro, con una línea ventral de color castaño. Fruto

claviforme, de 20 a 25 mm de longitud y de 5 mm de diámetro, rojo, no conserva adheridos los restos del perianto. Semillas encorvado-piriformes, de 1.3 mm de longitud y 0.6 mm de espesor; hilo lateral; testa reticulada, de color castaño claro.

Se distribuye en los estados de Puebla, Oaxaca y Guerrero. Se le observa en abundancia en los alrededores de Tehuacán, como en Cerro Gordo, Calipan y Zapotitlán Salinas, en el estado de Puebla.

APÉNDICE II

RESÚMENES DE LOS ANÁLISIS DE MEDIDAS REPETIDAS Y DE
VARIANZA DE LAS TEMPERATURAS SUPERFICIALES DE LOS CACTOS
DE *M. pectinifera* Y *M. carnea* EN LOS EXPERIMENTOS EN
CONDICIONES NATURALES Y CONDICIONES AMBIENTALES
SEMICONTROLADAS

Cuadro 1 Resumen de los Análisis de Medidas Repetidas de los experimentos sobre el efecto de las espinas en las temperaturas superficiales de los tallos de ambas especies en condiciones naturales y en condiciones ambientales semicontroladas en mayo y noviembre de 1996. Los análisis corresponden a las mediciones obtenidas durante las horas con radiación solar directa. Los asteriscos (*) denotan probabilidades ≤ 0.001 , los signos negativos (-) entre 0.0011 y 0.01 y los signos positivos entre 0.011 y 0.05. Las interacciones no significativas no se muestran en el cuadro. Para mayores detalles referirse al Capítulo III

FUENTE DE VARIACIÓN	Mammillaria carnea						Mammillaria pectinifera					
	NATURAL			SEMICONTROLADO			NATURAL			SEMICONTROLADO		
	MAY	NOV	MAY	NOV	MAY	NOV	MAY	NOV	MAY	NOV	MAY	NOV
HORA (H)	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
SOMBRA (S)	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
ESPINAS (E)	*	-	*	*	*	*	-	*	*	*	*	*
POSICIÓN PLANTA (PP)	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
POSICIÓN TUBÉRCULO (PT)												
S x E			+	*								+
S x PP			*	*								+
E x PP												*
S x PT			*	*								*
PP x PT	+	*	*	*								*
S x H	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
E x H	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	+
PP x H	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	+
PT x H	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	+
E x PP x PT	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
S x E x H												-
S x PP x H												-
S x PP x PT												-
E x PP x H												-
S x PT x H												-
PP x PT x H												-

Cuadro 2. Resumen de los Análisis de Medidas Repetidas de los experimentos sobre el efecto de las espinas en las temperaturas superficiales de los tallos de ambas especies en condiciones naturales y en condiciones ambientales semicontroladas en mayo y noviembre de 1996. Los análisis corresponden a las mediciones obtenidas durante la noche. Los asteriscos (:) denotan probabilidades ≤ 0.001 , los signos negativos (-) entre 0.0011 y 0.01 y los signos positivos entre 0.011 y 0.05. Las interacciones no significativas no se muestran en el cuadro. Para mayores detalles referirse al Capítulo III.

FUENTE DE VARIACIÓN	Mammillaria carnea			Mammillaria pectinifera		
	NATURAL	SEMICONTROLADO	NATURAL	NATURAL	SEMICONTROLADO	SEMICONTROLADO
	MAY	NOV	MAY	MAY	NOV	NOV
HORA (H)	*	*	*	*	*	*
SOMBRA (S)	*	*	*	*	*	*
ESPINAS (E)	-	*	*	*	*	+
POSICIÓN PLANTA (PP)	*	*	-	-	*	*
POSICIÓN TUBÉRCULO (PT)			+	*	*	*
S X E	-	*				*
S X PP					+	-
E X PT				*		
S X PT					-	
S X H	*	*	*	*	*	*
E X H	*	*	*	*	*	*
PT X H		*	*	*	-	*
S X E X H	-	*	*	*	*	-
S X PT X H		*				
PP X PT X H					*	

Cuadro 3. Resumen de los análisis de varianza de la hora con las temperaturas superficiales de los cactus más elevadas en condiciones naturales y en condiciones ambientales semicontroladas en mayo y noviembre de 1996 para ambas especies. Los datos empleados en los análisis corresponden a aquellos medidos en la base de los tubérculos y en el ápice de los cactus. Los asteriscos (*) denotan probabilidades ≤ 0.001 , los signos negativos (-) entre 0.0011 y 0.01 y los signos positivos entre 0.011 y 0.05. Para mayores detalles referirse al Capítulo III.

FUENTE DE VARIACIÓN	Mammillaria carnea			Mammillaria pectinifera		
	NATURAL	SEMICONTROLADO	NATURAL	SEMICONTROLADO	NATURAL	SEMICONTROLADO
	MAY	NOV	MAY	NOV	MAY	NOV
SOMBRA (S)	*	*	*	*	*	*
ESPINAS (E)						
S x E						

Cuadro 4. Resumen de los análisis de varianza de la hora con las temperaturas superficiales de los cactus más bajas en condiciones naturales y en condiciones ambientales semicontroladas en mayo y noviembre de 1996 para ambas especies. Los datos empleados en los análisis corresponden a aquellos medidos en la base de los tubérculos y en el ápice de los cactus. Los asteriscos (*) denotan probabilidades ≤ 0.001 , los signos negativos (-) entre 0.0011 y 0.01 y los signos positivos entre 0.011 y 0.05. Para mayores detalles referirse al Capítulo III.

FUENTE DE VARIACIÓN	<i>Mammillaria carnea</i>			<i>Mammillaria pectinifera</i>		
	NATURAL	SEMICONTROLADO	NATURAL	NATURAL	SEMICONTROLADO	SEMICONTROLADO
	MAY	NOV	MAY	MAY	NOV	MAY
SOMBRA (S)		*		*	*	*
ESPINAS (E)				*		*
S x E						