



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**EL EFECTO DE LA CONVERSIÓN DE MATORRAL
A PRADERAS DE BUFFEL EN LA REPRODUCCIÓN Y
REGENERACIÓN DE LA CACTÁCEA COLUMNAR
PACHYCEREUS PECTEN-ABORIGINUM
(ENGELM.) BRITTON & ROSE**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

DANIEL MORALES ROMERO

DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO E. MOLINA FREANER

MÉXICO, D. F.

Febrero, 2006



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.

CONTENIDO

SECCIÓN I

Ecología de cactáceas columnares	1
• Biodiversidad de cactáceas	1
• Biología reproductiva de cactáceas columnares	2
○ Polinización	2
○ Dispersión de semillas	3
○ Establecimiento	4

SECCIÓN II

Especies invasoras	6
• Especies invasoras como parte del cambio global	6
• Definiciones sobre plantas invasoras	6
• Características biológicas de especies invasoras	7
• Impacto de especies invasoras a nivel de población, comunidad y ecosistema	9
○ Impacto a nivel poblacional	9
○ Impacto a nivel comunidad	10
○ Impacto a nivel ecosistema	10
• Efecto de plantas invasoras en áreas convertidas a pastizal	12
• Degradación de las áreas naturales en México	13

SECCIÓN III

El zacate buffel (<i>Pennisetum ciliare</i>)	16
• El zacate buffel en la Región Noroeste de México	16
• Establecimiento de praderas de buffel	18
Planteamiento del problema de estudio	19
Hipótesis	20
Objetivos	21
Materiales y métodos	22
Resultados	28
Resumen de resultados	38
Discusión	39
Perspectiva general	47
Bibliografía	48

Resumen

El zacate buffel (*Pennisetum ciliare*) ha sido plantado en grandes extensiones del Noroeste de México. Sin embargo, no se han documentado los efectos de la conversión en las especies nativas de la región. En este trabajo, se documenta el efecto que tiene la conversión de matorrales a praderas de zacate buffel en la reproducción y regeneración de una cactácea columnar de amplia distribución en México (*Pachycereus pecten-aboriginum*).

Se seleccionaron tres praderas de diferente edad (1-10 años) y áreas adyacentes de matorral donde *P. pecten-aboriginum* es abundante, en tres ranchos del estado de Sonora. A través de muestreos pareados se estimó la abundancia y estructura poblacional; durante la época de floración, se midieron varios parámetros reproductivos. Finalmente, se montó un experimento para explorar si el establecimiento de plántulas ocurre por igual en praderas y matorrales.

Los resultados obtenidos indican que la conversión no afecta la abundancia de *P. pecten-aboriginum*. Sin embargo, se detectaron diferencias significativas en la distribución de tamaños. La gran mayoría de los parámetros reproductivos que se estimaron no mostraron diferencias entre praderas y matorrales. Sin embargo, el experimento de establecimiento de plántulas mostró que estas no pueden establecerse en praderas, aún cuando estas se encuentren debajo de nodrizas y excluidas de depredadores. Nuestros resultados muestran que la conversión no afecta significativamente la reproducción. Sin embargo, la conversión tiene un efecto significativo en la regeneración de este cacto columnar.

SECCIÓN I ECOLOGÍA DE CACTÁCEAS COLUMNARES

Biodiversidad de cactáceas

Las cactáceas pertenecen a una de las familias más populares, fácilmente reconocibles y morfológicamente distinguibles, las cuales incluyen aproximadamente 1, 600 especies que se distribuyen en el Nuevo Mundo (Gibson & Nobel, 1986). México es uno de los centros de diversidad de especies más importantes en el continente, incluyendo al menos 850 especies, de las cuales 700 son endémicas (Arias-Montes, 1993). La tribu Pachycereae presenta una amplia distribución desde el Suroeste de los Estados Unidos hasta el Sur de las Antillas y el Norte de América del Sur (Dávila-Aranda *et al.*, 2002). Es una de las nueve tribus que conforman la subfamilia Cactoideae, que incluye dos subtribus (Pachycereinae y Stenocereinae) de especies columnares, y que tienen su centro de mayor diversidad en la Región Central de México (Dávila-Aranda *et al.*, 2002). Se estima que 45 de las 70 especies de cactáceas columnares reportadas para México se encuentran en este lugar, y alcanzan la mayor riqueza en la vertiente del Pacífico Sur del País (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Desafortunadamente, las cactáceas como muchas otras plantas se encuentran seriamente amenazadas debido a la destrucción de su hábitat como consecuencia del desarrollo agrícola y ganadero, y la colecta ilegal entre otros factores (Arias-Montes, 1993, Boyle & Anderson, 2002). El constante crecimiento de las áreas urbanas y la construcción de caminos son otras amenazas a las cuales se enfrentan las cactáceas. En la actualidad, el impacto directo de las actividades productivas en las cactáceas es muy variado; sin embargo, la pérdida del hábitat resulta ser la principal amenaza debido a cambios de uso del suelo mediante desmontes. Desafortunadamente, a pesar de la importancia que poseen las cactáceas en la diversidad biológica de nuestro país, el conocimiento acerca de la dinámica poblacional y el estatus de conservación en sus ambientes naturales es muy pobre. Aunado a esto, se conoce muy poco del impacto que ocasionan las actividades productivas en la dinámica poblacional de la gran mayoría de las cactáceas.

Biología reproductiva de cactáceas columnares

Polinización

Las cactáceas columnares presentan flores que se encuentran estrechamente asociadas con animales para su polinización (Gibson & Nobel, 1986, Valiente-Banuet *et al.*, 1996). De las 45 especies de cactáceas columnares presentes en México, 72% tienen un síndrome quiropterofílico el cual se caracteriza por la antesis nocturna, gran cantidad de anteras, y abundante producción de néctar (Fleming *et al.*, 1996, Valiente-Banuet *et al.*, 2002). La mayoría de las especies de cactáceas columnares estudiadas en Norte América son auto-incompatibles y producen frutos cuando son polinizadas por murciélagos nectarívoros como: *Choeronycteris mexicana*, *Leptonycteris curasoae* y *L. nivalis* (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a, b). El síndrome de polinización por murciélagos es común en algunas especies de *Pachycereus* y *Stenocereus*, y en todas las especies de *Carnegiea*, *Mitrocereus*, y *Neobuxbaumia* (Valiente-Banuet *et al.*, 2002). Experimentos de polinización llevados a cabo en el Valle de Tehuacán, México, han mostrado que los murciélagos resultan ser los polinizadores más efectivos de las cactáceas columnares (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a,b). Sin embargo en el Desierto Sonorense se ha encontrado que además de los murciélagos, los visitantes diurnos como aves y abejas resultan ser polinizadores eficientes (Fleming *et al.*, 1996, 2001). Estos estudios revelan que las cactáceas columnares muestran polinización especializada dentro de los trópicos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a,b), y moderadamente generalizada fuera de los trópicos donde son polinizadas por una variedad de animales (Fleming *et al.*, 1996, 2001). Esto podría deberse a que los murciélagos nectarívoros fuera de los trópicos son impredecibles en tiempo y espacio, lo cual ha determinado que las columnares presenten períodos de antesis más prolongados que permitan la polinización por visitantes diurnos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). En este contexto, Valiente-Banuet *et al.* (2002), mencionan que tres especies de cactáceas columnares del Desierto Sonorense (*Carnegiea gigantea*, *Pachycereus pringlei* y *Stenocereus thurberi*) presentan un período de antesis largo (19-23 hrs.), mientras que en aquéllas que habitan en la parte Central de

México es más corto (13-15 hrs.). Molina-Freaner *et al.* (2004), han encontrado que en algunas poblaciones norteñas de *Pachycereus pecten-aboriginum*, los polinizadores diurnos resultan ser más eficientes que los polinizadores nocturnos.

Dispersión de semillas

En el caso de cactáceas columnares, la dispersión de semillas es una etapa muy importante dentro de su ciclo de vida (Valiente-Banuet *et al.*, 2002). Estas plantas presentan frutos carnosos que atraen a diferentes grupos de animales como aves y pequeños mamíferos los cuales consumen la pulpa y las semillas (León de la Luz & Cadena, 1991, Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet, 2000). En la parte Central de México, los frutos son consumidos por aves y murciélagos como en el caso de *Cephalocereus*, *Mitrocereus* y *Neobuxbaumia* (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). En algunas ocasiones, el paso de las semillas por el tracto digestivo de vertebrados incrementa la germinación como en *Stenocereus gummosus* (León de la Luz & Cadena, 1991), mientras que en otras especies como *Carnegiea gigantea* y *S. griseus*, la tasa de germinación decrece o simplemente no se ve afectada (Steenbergh & Lowe, 1977, Silvius, 1995).

Fleming & Sosa (1994) han encontrado en el Desierto Sonorense, que el murciélago *L. curasoae* puede remover del 10 al 80 % de las semillas disponibles de la cactácea columnar *Pachycereus pringlei* por noche. *Leptonycteris curasoae* resulta ser un dispersor importante de las semillas de cactáceas columnares siempre que excrete o escupa las semillas cuando descansa debajo de los árboles o arbustos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet, 2000). De ahí que los murciélagos frugívoros sean de vital importancia para la dispersión de semillas a las plantas nodriza las cuales constituyen sitios propicios para el establecimiento de plántulas.

Establecimiento

Las cactáceas son especies de lento crecimiento (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). A lo largo de su ciclo de vida, sus diferentes etapas como semilla, plántula, juvenil, adulto y planta senil, se encuentran expuestas a diferentes factores de mortalidad, relacionados con los altos niveles de radiación, estrés hídrico, competencia y depredación (Valiente-Banuet & Godínez-Álvarez, 2002). Es por esto que las etapas de semilla y plántula son consideradas como las más críticas para el mantenimiento y viabilidad de las poblaciones en campo (Steenbergh & Lowe, 1969, 1977, Valiente-Banuet & Ezcurra, 1991).

En condiciones naturales, los principales factores que afectan la germinación de semillas son: agua, temperatura y luz (Gibson & Nobel, 1986, Nolasco *et al.*, 1997, Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Dubrovsky (1996, 1998), encontró que en algunas cactáceas del Desierto Sonorense como *Carnegiea gigantea*, *Ferocactus peninsulæ*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Stenocereus gummosus* y *S. thurberi*, las semillas germinan más rápidamente y acumulan una mayor biomasa cuando son sujetas a ciclos de hidratación-deshidratación. Este fenómeno es conocido como “memoria de hidratación de la semilla” y facilita el proceso de germinación, dando de esta manera una mayor probabilidad de sobrevivencia a las plántulas (Dubrovsky, 1996).

El establecimiento de plántulas de cactáceas en el desierto se presenta bajo condiciones impredecibles de precipitación y en suelos con altas temperaturas y bajo contenido de agua (Valiente-Banuet & Godínez-Álvarez, 2002). Es por esto que las plantas perennes que amortiguan la aridez y que actúan como plantas nodriza son necesarias para el establecimiento de nuevos individuos (Turner *et al.*, 1966, Steenbergh & Lowe, 1969, 1977, Valiente-Banuet & Ezcurra, 1991). Sosa y Fleming (2002), consideran a una planta nodriza como cualquier planta leñosa bajo cuya copa se desarrolle un cacto columnar. La sombra de estas plantas nodriza reduce la evapotranspiración y amortigua la temperatura, incrementando de esta manera la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Sin embargo, en algunos casos, las plantas nodriza provocan efectos negativos afectando de esta manera el crecimiento de la plántula (i.e. competencia por agua) (Valiente-Banuet

& Godínez-Álvarez, 2002). Cuando se presenta una asociación cacto-nodriza, ésta inicia con un proceso de facilitación y en algunas ocasiones termina como una exclusión competitiva (Yeaton, 1978, McAuliffe, 1988).

Sosa y Fleming (2002), proponen tres mecanismos para explicar el origen y mantenimiento de la asociación cacto-nodriza: 1) la dispersión de semillas es dirigida hacia los árboles y arbustos ya sea por aves u otros grupos de vertebrados que concentran una cantidad mínima, pero crucial de semillas bajo sus copas, 2) algunas de estas semillas y plántulas escapan a los depredadores al quedar ocultas en la hojarasca de la planta nodriza o entre las ramillas caídas, y 3) las plántulas sobrevivientes se benefician del amortiguamiento térmico de la sombra producida por la nodriza.

La evidencia disponible indica que las plantas nodriza proveen microambientes favorables para la sobrevivencia de plántulas mitigando las temperaturas extremas, contribuyendo a la fertilidad del suelo debajo de su sombra y ayudando a las plántulas a escapar de la depredación (Sosa & Fleming, 2002). Sin embargo, nuestro conocimiento sobre el impacto de la perturbación en la interacción cacto-nodriza es aún muy pobre.

SECCIÓN II ESPECIES INVASORAS

Especies invasoras como parte del cambio global

Durante las últimas dos décadas, el potencial de las especies no nativas que alteran la estructura y función de los ecosistemas ha sido ampliamente reconocido como un componente significativo del cambio global (Vitousek *et al.*, 1996, 1997). El crecimiento de la industria y la agricultura en los últimos 200 años ha promovido al menos seis componentes identificables, los cuales han tenido serias consecuencias en el cambio global: el incremento en el CO₂ atmosférico, la alteración de los ciclos biogeoquímicos, la persistencia de compuestos orgánicos, los cambios en el uso del suelo y cubierta vegetal, la cosecha de poblaciones naturales y por último las invasiones biológicas (Vitousek *et al.*, 1996). Estos componentes han alterado directamente el ambiente y han reducido la diversidad biológica del planeta, en algunos casos, la magnitud de estos efectos puede ser estimada, pero las interrelaciones que presentan no han sido completamente apreciadas (Vitousek *et al.*, 1994). De estos seis componentes, las invasiones biológicas son consideradas como una de las principales causas de la extinción de especies nativas (Vitousek *et al.*, 1996), además de tener un impacto importante en los ecosistemas de la tierra (Vitousek *et al.*, 1997). Sin embargo, otros autores consideran a las invasiones biológicas como consecuencias indirectas de la alteración de hábitats y no como agentes causales de la pérdida de la biodiversidad (Didham *et al.*, 2005). Es por esto que se requiere un mejor conocimiento de los efectos que ocasionan las especies invasoras en los ecosistemas y sobre todo en las dinámicas poblacionales de las especies nativas (Shea & Chesson, 2002).

Definiciones sobre plantas invasoras

En la actualidad, Richardson *et al.* (2000) mencionan que existe mucha confusión en cuanto a los términos utilizados para referirse a plantas invasoras y demás conceptos asociados. En ciertas ocasiones, algunos autores han utilizado estos conceptos de manera errónea, imprecisa o contradictoria. Por esta razón,

Richardson y colaboradores (2000) recomiendan la siguiente terminología en la ecología de plantas invasoras. **Plantas no nativas ó exóticas**; plantas que llegan a un área determinada debido a una introducción intencional o accidental como resultado de la actividad humana. **Plantas exóticas ocasionales**; plantas no nativas que pueden prosperar e incluso reproducirse ocasionalmente en un área dada, pero no forman poblaciones auto-sostenibles, y su persistencia depende de la introducción constante de propágulos. **Plantas naturalizadas**; plantas no nativas que se reproducen constantemente y son capaces de sostener sus poblaciones durante muchos ciclos de vida sin la intervención directa de la actividad humana. Estas plantas a menudo producen descendencia, generalmente cerca de las plantas adultas pero que no necesariamente invaden ecosistemas naturales, seminaturales o los creados por humanos. **Plantas invasoras**; plantas naturalizadas que producen descendencia reproductiva, a menudo numerosa, a distancias considerables de los sitios de introducción (> 100 m, < 50 años para la propagación por semillas; > 6 m/3 años para la propagación por raíces, rizomas, estolones o ramas rastreras) y tienen el potencial de extenderse sobre un área considerable. **Malezas**; plantas (no necesariamente exóticas) que crecen en sitios donde no son deseadas y usualmente tienen un efecto detectable ya sea ambiental o económico. Las malezas ambientales generalmente invaden comunidades naturales afectando la diversidad biológica y el funcionamiento de los ecosistemas. **Plantas Transformadoras**; subconjunto de plantas invasoras que cambian el carácter, la condición, forma o naturaleza de los ecosistemas sobre un área considerable de una región.

Características biológicas de especies invasoras

Generalmente una invasión inicia con la introducción de propágulos de plantas no nativas, las cuales en un tiempo dado llegan a formar poblaciones que se extienden rápidamente (Mack *et al.*, 2000). Algunas plantas introducidas pueden llegar a colonizar rápidamente hábitats alterados, sin embargo, no siempre logran extenderse a comunidades vegetales sin perturbación debido a severas condiciones de competencia (McIvor, 2003). De esta manera, algunas plantas introducidas son capaces de colonizar áreas perturbadas, pero incapaces de invadir áreas de vegetación sin perturbación aparente. Inicialmente, si las

condiciones ambientales del nuevo sitio son adecuadas, la persistencia de las plantas introducidas se puede facilitar. Sin embargo, en la mayoría de los casos, éstas se extinguen rápidamente por diversas causas (Mack *et al.*, 2000). En algunas ocasiones las plantas introducidas resultan ser mejores competidores cuando se enfrentan a plantas nativas logrando un aprovechamiento más efectivo de los recursos disponibles (D'Antonio & Mahall, 1991), sin que esto necesariamente implique que todas las especies nativas tengan menor habilidad competitiva.

Las plantas introducidas pueden llegar a expresar una serie de características biológicas que las hacen más propensas para colonizar y establecerse en nuevos hábitats. Baker (1965, 1974), sugiere que estas características pueden ser: habilidad de reproducirse sexual y asexualmente, un rápido crecimiento de la etapa de plántula a la etapa de la madurez sexual, rápida adaptación a los ambientes estresantes (plasticidad fenotípica) y una amplia tolerancia a la heterogeneidad ambiental. Así también, los individuos que pueden autofertilizarse son considerados buenos colonizadores dado que no requieren polinizadores (Baker, 1965). Sin embargo, algunas especies con múltiples estrategias reproductivas (i.e. reproducción sexual y asexual) o plantas con una producción masiva de semillas son considerados colonizadores exitosos (Sakai *et al.*, 2001).

Después de una colonización inicial exitosa, el siguiente paso se caracteriza por el establecimiento de una población autosostenible (Sakai *et al.*, 2001). Algunas especies no nativas pueden alcanzar el establecimiento autosostenible en una población determinada, debido a que poseen semillas muy pequeñas y un periodo de la etapa juvenil corto (Rejmanek & Richardson, 1996). De esta manera cuando las especies exóticas son introducidas, pueden llegar a desplazar de su hábitat a la mayoría de las especies nativas (D'Antonio & Mahall, 1991).

Impacto de especies invasoras a nivel de población, comunidad y ecosistema

Levine *et al.* (2003) han detectado que las plantas invasoras tienen un impacto significativo en diferentes niveles de organización: población, comunidad y ecosistema. El efecto de las plantas invasoras a nivel poblacional se detecta principalmente reduciendo la regeneración natural de las especies nativas y afectando la abundancia y el crecimiento poblacional de las mismas (Parker *et al.* 1999). A nivel comunitario el efecto es sobre la composición y la diversidad de especies, mientras que en el ecosistema, los impactos más severos son en la alteración del régimen de fuegos y cambios en el ciclo de nutrientes (Parker *et al.* 1999).

Impacto a nivel poblacional

Levine *et al.* (2003) sugieren que cuando las plantas introducidas llegan a colonizar y establecerse, éstas empiezan a desplazar a la vegetación natural a través de sus efectos en la regeneración de especies nativas. En algunas ocasiones, los pastos invasores tienden a dominar el sotobosque del área invadida llegando a inhibir el crecimiento y la fotosíntesis de plántulas, afectando drásticamente la regeneración de las plantas nativas (Cabin *et al.*, 2000). Tal es el caso de *Diospyros sandwicensis*, cuya regeneración en el bosque de Kaupulehu en Hawai se ve afectada por la presencia del pasto invasor *Pennisetum setaceum* (Cabin *et al.*, 2000). Caso similar es el de *Heteropogon contortus* en O´ahu dentro de las islas Hawaianas, donde el desplazamiento de este pasto nativo por tres pastos africanos (*Pennisetum ciliare*, *P. setaceum* y *Panicum maximum*) ha afectado significativamente la regeneración de las plantas nativas del lugar. En la mayoría de las veces, cuando un área es invadida, ésta responde con cambios en la abundancia y estructura poblacional de las especies nativas que se traducen en cambios a nivel de comunidad (Parker *et al.*, 1999).

Impacto a nivel comunidad

Mediante un análisis de estudios que documentan el impacto de invasoras en comunidades naturales, Levine *et al.* (2003) han encontrado que la competencia es el mecanismo principal por medio del cual se altera la estructura de una comunidad. Por ejemplo, D'Antonio & Mahall (1991) encontraron que la invasión de la planta perenne *Carpobrotus edulis* reduce la disponibilidad de agua en el suelo lo cual reduce el crecimiento y reproducción de los arbustos nativos en el chaparral costero en California. De la misma forma, Melgoza *et al.* (1990) sugieren que la invasión de *Bromus tectorum* reduce la cantidad de agua disponible en el suelo para otras plantas en los pastizales de Nevada. Asimismo diferentes estudios han documentado que las especies invasoras son la principal causa de la modificación de la composición y reducción de la diversidad de especies en una comunidad (Parker *et al.*, 1999, Levine *et al.* 2003). Tal es el caso de *Mimosa pigra* en el norte de Australia, donde esta especie modificó miles de hectáreas de humedal, acompañado por una pérdida particular de la flora nativa (Lonsdale & Braithwaite, 1988). Así también diferentes autores han encontrado que la composición florística en la región de Queensland, Australia, se ha visto gravemente afectada por el establecimiento de pastizales no nativos, como el caso de la introducción de praderas de buffel, lo cual ha reducido significativamente la diversidad de especies de las comunidades vegetales de la región (Fairfax & Fensham 2000, Jackson, 2005). De igual forma, los bosques tropicales de Hawaii han sido seriamente degradados debido al sobrepastoreo y la invasión de especies no nativas provenientes de África, lo cual ha reducido la diversidad de especies (Blackmore & Vitousek, 2000).

Impacto a nivel ecosistema

Aunque la competencia es el principal mecanismo implicado en la alteración de una comunidad, el régimen de fuegos es un mecanismo ampliamente reconocido como el causante de severos impactos tanto en comunidades como en ecosistemas (Levine *et al.*, 2003). El incremento en la frecuencia de fuegos en sitios invadidos por gramíneas no nativas promueven la proliferación de pastos

adaptados al fuego lo cual resulta en una baja diversidad de la vegetación arbórea y arbustiva (Vitousek, 1996). Las plantas invasoras que alteran el régimen de fuegos han sido el tema de considerables estudios (D'Antonio *et al.*, 2000). Los pastos son identificados como un grupo de especies invasoras que han ocupado grandes áreas en casi todos los continentes (D'Antonio & Vitousek, 1992). Las invasiones con pastos han incrementado la frecuencia de fuegos cuando éstos son introducidos e invaden sitios dominados por especies arbóreas, creando una cama continua de combustible (Levine *et al.*, 2003). Por ejemplo, en el oeste de los Estados Unidos, durante el último siglo, la frecuencia de fuegos se ha incrementado dramáticamente en los matorrales desérticos, debido a la invasión de pastos anuales provenientes de la región Mediterránea (Levine *et al.*, 2003). Esto ha resultado en una extensa conversión del matorral a pastizal, teniendo efectos significativos en la biodiversidad (Whisenant, 1990, D'Antonio & Vitousek, 1992). Sin embargo, los pastos no nativos además de alterar la frecuencia de fuegos en sitios invadidos, pueden también incrementar su intensidad (Levine *et al.*, 2003). Esto sucede en hábitats donde el fuego ocurre de manera regular pero los pastos invasores son más productivos que las especies nativas reemplazadas, incrementando de esta manera el material combustible (Levine *et al.*, 2003).

Otro mecanismo que afecta los procesos de un ecosistema es el efecto que tienen las especies invasoras en el ciclo de nutrientes (Levine *et al.*, 2003). En particular, el ciclo del nitrógeno ha sido ampliamente estudiado en áreas invadidas. Diversos estudios han encontrado que las plantas invasoras pueden llegar a alterar el nitrógeno disponible del área que invaden (Parker *et al.*, 1999). Tal es el caso de la especie *Myrica faya* introducida en Hawaii, donde su establecimiento afecta la disponibilidad de nitrógeno logrando alterar la diversidad de plantas residentes (Vitousek, 1990). Asimismo, Montijo (2000) ha encontrado que en los suelos donde llega a establecerse el zacate buffel (*Pennisetum ciliare*), se presenta una disminución del nitrógeno disponible así como también de la materia orgánica.

Efecto de plantas invasoras en áreas convertidas a pastizal

Actualmente los ecosistemas terrestres se encuentran expuestos a diferentes impactos como la fragmentación del hábitat y/o la conversión de la vegetación natural a praderas y campos agrícolas. Estos tipos de perturbación del hábitat afectan de diversas maneras las poblaciones de plantas y animales (Hobbs & Yates, 2003). La fragmentación ha modificado grandes extensiones de vegetación natural en parches de diferente tamaño provocando diversos efectos tal como el caso del efecto de borde. Estos parches pueden verse afectados también por especies no nativas (Hobbs & Yates, 2003). Sin embargo, la conversión de las comunidades naturales a praderas o campos agrícolas ha provocado una multitud de cambios en el medio local (Maass *et al.*, 1988). Generalmente, la conversión trae cambios en la erosión del suelo, en la composición de nutrientes del suelo y cambios en la productividad (Maass, 1995). La erosión del suelo es uno de los procesos más dañinos durante la transformación del hábitat. Dado que ésta se caracteriza por la pérdida de la cubierta del suelo, la posibilidad de restauración del área se ve ampliamente reducida (Maass *et al.*, 1988). Asimismo, la pérdida de nutrientes (i.e. N, P orgánico, y S) como consecuencia de la quema, tiene un efecto significativo en la composición de nutrientes del suelo (Raison *et al.*, 1985). Aunque la productividad en un suelo recién transformado puede ser alta, en poco tiempo disminuye debido a la degradación como consecuencia del cambio de uso del suelo (Maass, 1995).

La conversión de comunidades naturales a praderas transforma radicalmente el hábitat. Las plantas nativas que persisten en estos sitios generalmente se exponen a un ambiente físico y biótico radicalmente diferente. Cunningham (2000) ha sugerido que la perturbación de hábitats puede ocasionar cambios significativos en la biología de la reproducción de plantas nativas que persisten en sitios perturbados. Moody-Weis & Heywood (2001) han encontrado que a los polinizadores les resultan menos atractivas las poblaciones de plantas que presentan algún tipo de perturbación del hábitat, por lo que estos tipos de sitio reciben menos visitantes.

En la mayoría de los casos la perturbación reduce de manera directa el tamaño poblacional, afectando la persistencia de las especies en los sitios que

han sufrido conversión (Cascante *et al.*, 2002). Asimismo, la reducción en el número de individuos reproductivos en una población como consecuencia de la perturbación disminuye el número de donadores de polen, además de provocar un decremento en la abundancia de los polinizadores (Powell & Powell, 1987, Sih & Baltus, 1987, Jennersten, 1988, Klein, 1989, Aizen & Feinsinger, 1994, Cunningham, 2000). Quesada *et al.* (2003) reportan que dos de tres especies de murciélagos que funcionan como polinizadores efectivos para el árbol neotropical *Ceiba grandiflora* distribuido en la costa del Pacífico de México, visitan flores con mayor frecuencia en hábitats sin perturbación, en comparación con hábitats perturbados, lo que provoca efectos significativos en la producción de frutos. Quesada *et al.*, (2003) sugieren que en sitios perturbados de las selvas del Pacífico mexicano se reducen las tasas de visita de los polinizadores y disminuye la eficiencia reproductiva de algunas poblaciones de plantas. Diversos autores sugieren que la perturbación de hábitats afecta directamente las interacciones planta-animal, principalmente la polinización y dispersión de semillas (Feinsinger, 1987, Bawa, 1990). Sin embargo, para el caso de cactáceas columnares, el conocimiento sobre cómo la perturbación de hábitats afecta directamente la abundancia de polinizadores y eficiencia reproductiva de plantas es aún limitada. El impacto de las especies no nativas en diversos componentes de los ecosistemas terrestres está comenzando a documentarse (Mooney & Cleland, 2001). En México, el conocimiento actual sobre la biología de especies invasoras y su impacto en las poblaciones y comunidades naturales es aún pobre.

Degradación de las áreas naturales en México

México ha perdido una gran parte de su cobertura de bosque original (Rzedowski & Reyna-Trujillo, 1990). Por ejemplo, se estima que los bosques tropicales en la actualidad han sido reducidos al 10% de su área original (Rzedowski, 1978). Masera *et al.* (1997) han encontrado que en los años 80's, aproximadamente 668,000 hectáreas fueron deforestadas anualmente alcanzando una tasa anual de deforestación del 1.29%, concentrándose un 75% principalmente en los bosques tropicales. En nuestro país, la deforestación ha afectado a casi todos los tipos de vegetación. Asimismo, las principales

actividades asociadas a ésta resultan ser las ganaderas y agrícolas (Tabla 1). No obstante, la expansión de la ganadería ha sido en gran medida el factor principal de la deforestación (Dirzo & García, 1991, Toledo, 1990, Masera *et al.*, 1997). Actualmente, extensas zonas de matorral desértico y bosque tropical han sido convertidos a praderas de pastos para facilitar las actividades ganaderas (Masera *et al.*, 1997, Franklin *et al.*, 2006). En la mayoría de los casos, los ganaderos han optado por establecer pastos no nativos para la producción de alimento, ya que aparentemente incrementan la productividad y el número de vacas que se pueden sostener por unidad de área. Sin embargo, cuando los pastos introducidos son sembrados, en algunos casos llegan a invadir áreas adyacentes sin perturbación, como el caso del zacate buffel en el noroeste de México (Cox *et al.*, 1988).

Tabla 1.- Niveles de deforestación en diferentes tipos de vegetación y regiones de México (Masera *et al.*, 1997, Trejo & Dirzo, 2000, Castellanos *et al.*, 2002).

Región	Tipo de Vegetación	Tasa de Deforestación (%/año)	Factores de Deforestación
Los Tuxtlas, Veracruz	Selva Alta Perennifolia	4.3 % anual 1976-1986	Ganadería
Selva Lacandona	Selva Alta Perennifolia	1.6 % anual 1981-1991	Ganadería, Agricultura
Chamela, Jalisco	Selva Baja Caducifolia	3.8 % anual 1982	Ganadería, Agricultura
Estado de Morelos	Selva Baja Caducifolia	1.4 % anual 1973-1989	Ganadería, Agricultura, Asentamientos humanos
Sierra Purepecha, Michoacán	Bosque Templado de Coníferas	1.5-2 % anual 1985-1987	Tala clandestina, Conflictos entre pobladores
Región Central de Sonora	Matorral Desértico Micrófilo	0.94 % anual 1975-1992	Ganadería, Desmonte para introducción de zacate buffel

A pesar de que la deforestación ha sido documentada en la mayoría de los tipos de vegetación de México, nuestro conocimiento sobre la deforestación en las zonas áridas de México es aún pobre (Masera *et al.*, 1997). No obstante, Martin *et al.* (1995), han encontrado que en la región Noroeste de México 440,000 hectáreas de vegetación natural han sido convertidas a praderas de zacate buffel

para la producción de forraje y el desarrollo ganadero. Asimismo, en la Región Central de Sonora (RCS), la principal causa de conversión de áreas naturales son los desmontes para plantación de zacate buffel (Tabla 1). Solamente en 17 años (1975-1992), 115,838 hectáreas fueron convertidas a praderas de este pasto (Castellanos *et al.*, 2002). Sin embargo, Franklin *et al.* (2006), con la ayuda de imágenes de satélite Landsat han determinado que en el año 2000 son ya 140,000 hectáreas las que han sido convertidas a praderas de buffel ocupando el 8% de las planicies de Sonora. Yánes (1999) & COTECOCA, han determinado en la RCS el incremento en hectáreas convertidas a praderas de zacate buffel desde los años 70's (Fig. 1), y estiman que en 10 años esta cifra se podría elevar a 3 millones de hectáreas (Castellanos *et al.*, 2002).

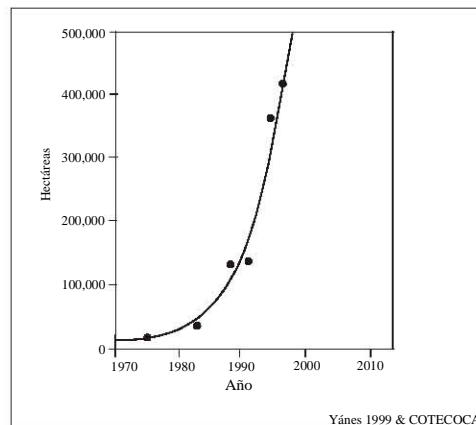


Fig. 1. Incremento exponencial de áreas convertidas a praderas de zacate buffel en 30 años en la Región Central de Sonora.

SECCIÓN III

EL ZACATE BUFFEL (*Pennisetum ciliare*)

El zacate buffel en la Región Noroeste de México

A menudo, la introducción de especies a nuevos ambientes se hace con fines económicos, como es el caso de plantas forrajeras que incrementan la productividad local en sistemas agropecuarios (Baker, 1974). La mayoría de los pastos económicamente importantes de las zonas tropicales son originarios de África (Parsons, 1972). Tal es el caso del zacate buffel (*Pennisetum ciliare*) que actualmente está afectando a las comunidades y poblaciones del noroeste de México. En 1946, el zacate buffel fue introducido en el sur de Texas a partir de material proveniente de África (Ibarra *et al.*, 1987, Martín *et al.*, 1995, PATROCIPES, 1995). Posteriormente, el servicio de conservación de suelos del Departamento de Agricultura liberó una variedad de buffel denominado T-4464, que dio origen en 1949 al inicio de la colonización en Norteamérica (Holt, 1985, Ibarra *et al.*, 1995, PATROCIPES, 1995, Castellanos *et al.*, 2002). En 1954, la semilla fue transportada por primera vez a México y desde entonces se ha establecido en extensas superficies a lo largo de las costas este y oeste del país (PATROCIPES, 1995, Ibarra *et al.*, 1995, Martín *et al.*, 1995, Castellanos *et al.*, 2002).

Se cree que la introducción del zacate buffel en el Desierto Sonorense ha modificado sustancialmente la diversidad biológica y la estructura de los matorrales desérticos. Se estima que algunos grupos de plantas son particularmente vulnerables a la introducción de invasoras debido a su sensibilidad al fuego como el caso de las cactáceas (McLaughlin & Bowers, 1982). Dentro del estado de Sonora, las principales amenazas que enfrentan las especies nativas, específicamente las cactáceas son: pérdida del hábitat por los desmontes producto del desarrollo agrícola y ganadero, el sobrepastoreo, el cambio de la vegetación natural por comunidades dominadas por especies no nativas para producción de forrajes, el uso de vehículos fuera de los caminos, pero sobre todo, la introducción del zacate buffel (Paredes *et al.*, 2000).

Asimismo, la conversión de matorrales a praderas de buffel afecta la disponibilidad de recursos limitantes (i.e. agua y nutrientes), además de cambiar las condiciones microclimáticas (i.e. temperatura) del sitio donde se establece esta gramínea (Castellanos *et al.*, 2002). De la misma manera, el zacate buffel podría afectar la disponibilidad de algunos nutrientes en las áreas que invaden. Ibarra *et al.* (1995, 1999) han encontrado bajos niveles de nitrógeno, magnesio y fósforo disponible en algunos suelos donde se siembra este pasto. La evidencia disponible indica que la conversión a praderas de buffel modifica sustancialmente varios procesos funcionales del ecosistema como consecuencia del desmonte y el establecimiento de este pasto (Castellanos *et al.* 2002). Sin embargo, nuestro conocimiento sobre los procesos y mecanismos que operan durante la transformación de los matorrales en comunidades dominadas por el zacate buffel es aún pobre.

En Sonora, se cree que el mecanismo por el cual el buffel reduce la diversidad biológica en las comunidades naturales es a través de la competencia, la cual en la mayoría de los casos, logra desplazar a las especies nativas (Castellanos *et al.*, 2002). Sin embargo, poco se sabe acerca de cómo las especies nativas son desplazadas.

En el caso del zacate buffel, la escasa evidencia disponible sobre el comportamiento de este pasto (McIvor, 2003) no permite concluir nada definitivo sobre su carácter colonizador o invasor en el noroeste de México. Nuestras observaciones indican que este pasto puede ser considerado como invasor y/o colonizador dependiendo del contexto ya que en algunas laderas parece comportarse como invasor de comunidades naturales mientras que en algunas planicies puede ser solo colonizador de hábitats perturbados. Sin embargo, es obvio que se necesitan estudios ecológicos más detallados (Didham *et al.*, 2005) donde se explore cuidadosamente el potencial invasor de este pasto para poder determinar si se trata de una colonizadora o una planta invasora.

Establecimiento de praderas de buffel

Actualmente, el establecimiento de praderas de zacate buffel por los ganaderos de Sonora inicia con prácticas de desmonte o aclareo de vegetación natural. Sin embargo, para poder realizar prácticas de desmonte, es necesario presentar un aviso ante la Secretaría de Medioambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) contemplando las Normas Oficiales Mexicanas vigentes. El desmonte consiste en eliminar hierbas, arbustos y árboles que interfieran con la siembra de praderas en el agostadero (PATROCIPES, 1995). Se conocen 2 tipos de desmonte: parcial y total. Anteriormente, el desmonte total arrasaba con toda la vegetación y era realizado con maquinaria pesada. Actualmente las prácticas de desmonte utilizadas son sólo de desmonte parcial. Estas consisten en derribar intercaladamente sólo las especies que se consideran de poco o nulo valor forrajero, de esta manera es posible sembrar especies con más valor forrajero en los espacios aclareados (PATROCIPES, 1995). Después del desmonte parcial, las semillas de zacate buffel son sembradas utilizando maquinaria (sembradoras) o al voleo (manualmente) (PATROCIPES, 1995). En la práctica los desmontes parciales eliminan la mayor parte de la vegetación y sólo dejan algunos árboles como sombra para el ganado. Debido a que las Normas Oficiales Mexicanas establecen procedimientos y lineamientos para las prácticas de desmonte que impiden la eliminación total de la vegetación (NOM-062-ECOL-1994, NOM-059-ECOL-2001, NOM-020-RECNAT-2001), los ganaderos han optado por dejar a las cactáceas columnares en los sitios convertidos a praderas de buffel. Sin embargo, se desconoce el impacto que tiene la conversión en la dinámica poblacional de las especies nativas que persisten en las praderas de buffel.

Planteamiento del problema de estudio

En Sonora, el zacate buffel ha sido establecido en una gran cantidad de hectáreas y ha colonizado grandes extensiones de hábitats perturbados y comunidades vegetales sin perturbación aparente. Asimismo, se ha observado que grandes áreas han sido perturbadas por el efecto de las prácticas inducidas por el hombre como son los desmontes para plantación del zacate buffel. Además, existen indicios de que la conversión de matorrales a praderas y la colonización por el zacate buffel pueden reducir la riqueza de especies en la comunidad (Saucedo-Monarque *et. al.*, 1997). Sin embargo, a pesar de la magnitud de las áreas plantadas e invadidas por el zacate buffel, desconocemos aspectos básicos de su impacto ecológico.

Observaciones preliminares realizadas en algunas localidades del estado de Sonora, indican que la conversión de los matorrales a praderas dominadas por el zacate buffel ha eliminado parcialmente a las plantas nodriza (arbustos y árboles). Aparentemente, la conversión tiene un efecto directo en las poblaciones de plantas nativas, eliminando a la mayoría de las plántulas y juveniles. Además, la conversión puede afectar la regeneración sexual de las plantas que persisten en las praderas, dando como consecuencia que las poblaciones queden constituidas solamente por individuos adultos que poco a poco irán siendo eliminados (Obs. Pers). También se ha sugerido que la perturbación de hábitats puede ocasionar cambios significativos en la biología de la reproducción de las plantas nativas que llegan a persistir en los sitios alterados. Sin embargo, poco se ha documentado sobre el efecto de la conversión en la estructura poblacional y biología reproductiva de cactáceas columnares.

En este estudio se documenta el efecto que tiene la conversión de matorrales en comunidades dominadas por el zacate buffel en la reproducción y regeneración de la cactácea columnar *Pachycereus pecten-aboriginum*. Este trabajo provee una excelente oportunidad para evaluar los procesos y mecanismos que operan sobre las poblaciones naturales cuando son transformadas a causa de la introducción de una especie no nativa. En este proyecto, se estudiaron los efectos de la conversión en la estructura poblacional y abundancia de plantas de *P. pecten-aboriginum* en dos ambientes, matorral y

pradera de buffel. Asimismo, se estudiaron diferentes aspectos reproductivos de esta cactácea como son: la proporción de plantas que florecen, la composición de visitantes, la eficiencia reproductiva y la fecundidad. Por otra parte, se documenta el efecto de la conversión del matorral en comunidades dominadas por el zacate buffel sobre la germinación y el establecimiento de plántulas de *P. pecten-aboriginum* ya que observaciones previas sugieren que la regeneración de esta cactácea columnar se ve gravemente afectada en los sitios de pradera, lo cual podría traer grandes consecuencias en el futuro a estas poblaciones.

Hipótesis

En base a los antecedentes sobre el efecto de la conversión de matorrales a praderas de zacate buffel en procesos poblacionales, se plantean las siguientes hipótesis:

- 1.- Se espera encontrar diferencias significativas en la distribución de tamaños entre las poblaciones de *P. pecten-aboriginum* de praderas y de matorral ya que el desmonte elimina plántulas y juveniles y aparentemente el zacate buffel no permite la regeneración.
- 2.- Se espera que los polinizadores sean menos abundantes en las praderas de buffel en comparación con el matorral natural y que estas diferencias tengan impacto en la fecundidad entre plantas *P. pecten-aboriginum* de pradera y matorral.
- 3.- Se espera que la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de *P. pecten-aboriginum* sea mayor en los sitios de matorral que en las praderas de zacate buffel.

Objetivo General

- Evaluar el impacto ecológico que tiene la conversión de matorrales a praderas de zacate buffel (*Pennisetum ciliare*) sobre varios aspectos de la reproducción y regeneración de la cactácea columnar *Pachycereus pecten-aboriginum*

Objetivos específicos

Estimar en parcelas pareadas de matorral y praderas de zacate buffel:

- La abundancia de *Pachycereus pecten-aboriginum*
- La estructura poblacional de *Pachycereus pecten-aboriginum*
- La proporción de plantas adultas que florecen
- La composición de los visitantes y las tasas de visita a las flores
- Eficiencia reproductiva
- Fecundidad
- La germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de *Pachycereus pecten-aboriginum*

Materiales y métodos

Pachycereus pecten-aboriginum es un cactus columnar cuya distribución abarca desde el istmo de Tehuantepec (ca. 16° N), en el Estado de Oaxaca, (Bravo-Hollis 1978, Gama 1994) hasta la parte Central de Sonora (ca. 29° N) y Sur de Baja California (Turner *et al.*, 1995). En el estado de Sonora, es un cactus columnar dominante en la selva baja caducifolia y su abundancia disminuye en el matorral espinoso costero de piedemonte (Paredes *et al.*, 2002).

Área de estudio

Considerando la distribución de *P. pecten-aboriginum* (Turner *et al.*, 1995), se seleccionaron 3 poblaciones localizadas al oriente de Hermosillo, entre San José de Pimas y Tecoripa, Sonora (Fig. 2).

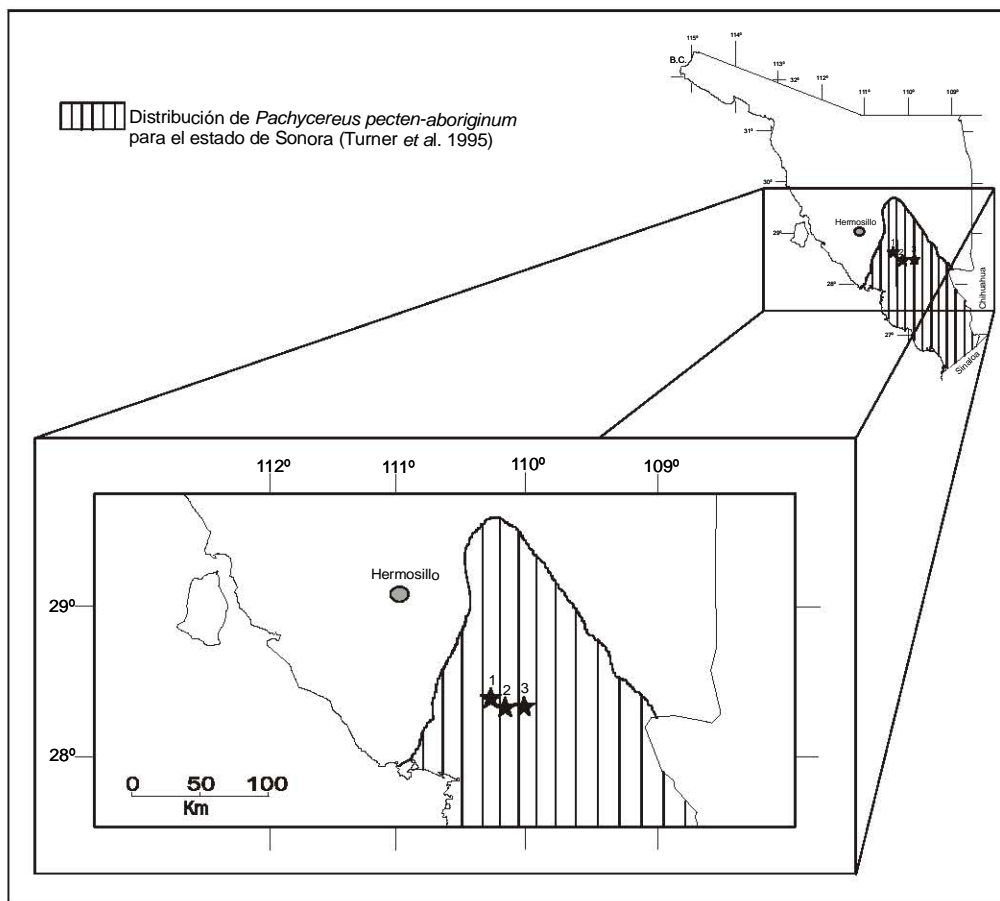


Fig. 2. Distribución natural de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Turner *et al.* 1995) y localización de los sitios de estudio.

Una porción considerable de los matorrales de esta zona han sido convertidos en praderas de buffel. Los tres sitios se seleccionaron porque cada uno presentaba poblaciones de *P. pecten-aboriginum* tanto en zonas sin evidencia de perturbación como en sitios adyacentes convertidos en pradera, ambos con un mismo tipo de suelo y geomorfología.

Tabla 2. Ubicación geográfica y tiempo de conversión de los tres sitios de estudio dentro del Estado de Sonora.

Sitios	Latitud	Longitud	Tiempo de conversión
Rancho El Diamante	28° 41' 11''	110° 15' 49''	1 año
Rancho El Sahuarito	28° 36' 30''	110° 07' 45''	10 años
Rancho Las Mercedes	28° 37' 25''	110° 02' 53''	5 años

Sin embargo, cada sitio presenta diferencias en la edad o el tiempo de la conversión en pradera de buffel: Rancho El Diamante, 1 año de conversión, Rancho El Sahuarito, 10 años de conversión y Rancho Las Mercedes, 5 años de conversión. La inclusión de praderas con diferentes tiempos de conversión nos permitirá evaluar el impacto de la conversión en el corto y mediano plazo, y si hay reclutamiento, las escalas de tiempo a las que ocurre.

Trabajo de campo

Abundancia y estructura poblacional

En cada sitio se realizaron muestreos pareados en áreas adyacentes de matorral sin perturbación y en praderas de buffel, utilizando en cada área 5 parcelas de una hectárea. Con la ayuda de una varilla telescópica y un vernier de 50 cm, en cada una de las 10 parcelas de cada sitio se midió la altura y el diámetro basal respectivamente de todos los individuos de *P. pecten-aboriginum*. Los individuos detectados dentro de las parcelas se clasificaron en 8 categorías de altura en metros (0-1, 1.01-2, 2.01-3, 3.01-4, 4.01-5, 5.01-6, 6.01-7 y > 7.01) y 6 categorías de diámetro en centímetros (0-10, 10.1-20, 20.1-30, 30.1-40, 40.1-50 y > 50.1).

Para determinar la abundancia de *P. pecten-aboriginum*, se calculó el promedio y la desviación estándar del número total de plantas por hectárea en los sitios con praderas con buffel y en los sitios sin perturbación. Igualmente se

calculó la abundancia de los individuos mayores de 5 metros. Utilizando la prueba no paramétrica de Wilcoxon, con la ayuda del programa JMP (SAS Institute, 1997) se compararon los valores promedio para determinar si la conversión de la vegetación natural a praderas de zacate buffel afecta significativamente la abundancia total de *P. pecten-aboriginum*, así como la abundancia de individuos mayores de 5 metros.

Para comparar la distribución de tamaños de plantas en praderas con buffel y en los sitios sin perturbación de cada sitio se obtuvo el promedio y la desviación estándar del número de plantas de cada categoría de altura (m) por hectárea. Se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1999) para determinar si la conversión afecta significativamente la distribución de tamaños de plantas de *P. pecten-aboriginum* en praderas con buffel y en los sitios sin perturbación.

Proporción de plantas adultas que florecen

Durante la época de floración, las plantas mayores a 4 metros fueron clasificadas como adultas reproductivas y no reproductivas con base en la presencia de estructuras reproductivas (botones, flores y/o frutos). En el caso de las plantas reproductivas, éstas se dividieron en dos categorías: plantas reproductivas con menos de 10 estructuras reproductivas por planta y plantas reproductivas con más de 10 estructuras reproductivas por planta. Para determinar la proporción de plantas adultas que florecen, se realizaron recorridos por los sitios seleccionados de matorral y de pradera. Se registraron dentro de cada parcela todas aquellas plantas con más de 10 estructuras reproductivas por planta y con menos de 10 estructuras reproductivas por planta.

El promedio y la desviación estándar se calculó con base en la proporción de plantas mayores de 4 metros que florecen en las parcelas. Se utilizó la prueba de χ^2 para evaluar si la conversión afecta significativamente la proporción de adultos que se reproducen, usando el programa JMP (SAS Institute, 1997). De igual forma, se utilizó la prueba de χ^2 para evaluar si la conversión afecta significativamente la proporción de plantas que producen más de 10 estructuras reproductivas.

Observaciones de visitantes florales

La observación de los visitantes florales de *P. pecten-aboriginum* se llevó a cabo en 2 períodos de 3 días cada uno en el Rancho El Sahuarito (22-24 de febrero y 15-17 de marzo de 2005). Se seleccionó este sitio debido a que las plantas de *P. pecten-aboriginum* presentaron una mayor cantidad de estructuras florales en comparación con los otros sitios. Se observaron de 3 a 5 plantas con 2 a 4 flores/planta en cada período de observación. En el caso de los murciélagos, éstos fueron observados tres veces durante la noche usando intervalos de ½ hr. para cada sitio (con buffel y sin buffel); de esta manera se obtuvieron los siguientes intervalos de 1 hr. de observación: 20:00-21:00, 23:00-00:00, y 02:00-03:00. De la misma manera, las aves fueron observadas 2 veces durante el día: 07:00-08:00 y 11:00-12:00. Los murciélagos fueron observados desde la base de la planta estando a 4-5 m de distancia de las flores. Utilizando unos binoculares (Bushnell 7x35), las aves fueron observadas desde un punto de 10-15 m de distancia de las flores donde el observador se escondía detrás de un arbusto. Las aves fueron identificadas usando una guía de campo (Peterson & Chalif, 1989). Asimismo, se colocaron redes de niebla durante la noche para la captura de murciélagos para su identificación. Además se realizaron algunas visitas a diferentes cuevas cercanas para determinar la especie de murciélago visitante de las flores de *P. pecten-aboriginum*. Tanto en aves como en murciélagos, se registraron únicamente las visitas donde se observó el contacto directo con la flor.

Eficiencia Reproductiva

En cada sitio de estudio se seleccionaron aleatoriamente 20 plantas que se encontraban reproductivas, 10 en el sitio con buffel y 10 del sitio de matorral sin perturbación. En cada planta se marcaron 10 botones florales de diferentes tamaños colocando un banderín próximo a la areola con el objetivo de seguir el paso de flor a fruto. En total se marcaron 200 botones por sitio (100 en el área con buffel y 100 en el área sin buffel) para así tener un total de 600 botones florales marcados dentro de los 3 sitios. Al terminar la etapa de floración se localizaron las

marcas y se determinó la eficiencia reproductiva de cada planta como el cociente de frutos producidos dividido entre los 10 botones marcados.

Se calculó el promedio y la desviación estándar de la eficiencia reproductiva de los grupos de 10 plantas y se empleó la prueba de χ^2 para evaluar si la conversión afecta significativamente la eficiencia reproductiva (fruto/flor).

Fecundidad

La fecundidad se estimó contando el número de frutos totales producidos por cada una de las plantas adultas mayores de 4 metros en cada una de las parcelas localizadas en las praderas de zacate buffel y en las áreas de matorral sin perturbación.

Se calculó el promedio y la desviación estándar del total de frutos de todas las plantas adultas reproductivas por cada sitio. Se utilizó la prueba de **t** para evaluar si la conversión afecta significativamente la fecundidad de *P. pecten-aboriginum*, usando el programa JMP (SAS Institute, 1997).

Germinación y establecimiento

Se montó un experimento de germinación y establecimiento de plántulas de *P. pecten-aboriginum* para evaluar el efecto de la conversión, la depredación y la radiación en el establecimiento de plántulas. Se colectaron frutos maduros de diferentes plantas de *P. pecten-aboriginum* para la obtención de semillas frescas. El experimento se llevó a cabo en el Rancho El Diamante, localizado a 80 Km. de la ciudad de Hermosillo. Se seleccionaron 2 sitios adyacentes en donde hay plantas de este cacto columnar, uno en praderas de buffel y otro en matorral sin perturbación. Dentro de cada sitio se establecieron 4 tratamientos: sombra de una nodriza con exclusión de depredadores, sombra pero expuesto a los depredadores, en sol con exclusión y en sol expuesto a los depredadores. En los tratamientos de sombra, las semillas fueron colocadas debajo de plantas de mezquite (*Prosopis juliflora*) tanto en la pradera de buffel como en la de matorral. En cada tratamiento y con la ayuda de una cuadrilla de aluminio, se colocaron 30 semillas en 10 secciones de la cuadrilla para un total de 300 semillas por unidad

experimental. Cada tratamiento se replicó 3 veces, teniendo de esta manera un total de 3600 semillas sembradas por sitio. El primer registro de germinación se realizó 15 días después de sembradas las semillas y el seguimiento de la sobrevivencia de plántulas fue registrado cada 60 días durante 270 días.

La germinación fue analizada con los datos obtenidos del primer censo (15 días). Para evaluar el efecto de la conversión, la radiación y la depredación en la germinación, se hizo un análisis de varianza (ANOVA) con la ayuda del programa JMP (SAS Institute, 1997). Previo al análisis se utilizó la transformación arcoseno del porcentaje de las semillas germinadas de las tres réplicas utilizadas para cada tratamiento (Zar, 1999).

En cuanto al establecimiento, se cuantificó el total de plántulas sobrevivientes en cada uno de los tratamientos en el matorral y la pradera durante 8 meses. Los datos de sobrevivencia de plántulas en los diferentes tratamientos fueron comparados estadísticamente con la prueba *LR* de Peto & Peto (en Pyke & Thompson, 1986):

$$LR = \frac{(d_{12} - E_{12})^2}{E_{12}} + \frac{(d_{21} - E_{21})^2}{E_{21}}$$

donde $d_{j,i}$ es el número de individuos en el tratamiento j que mueren en el intervalo i , y $E_{j,i}$ es el número esperado de muertes basado en la mortalidad total en cada intervalo.

Para analizar el efecto de la conversión, la radiación y la depredación en la sobrevivencia de plántulas de pradera y matorral, se utilizaron las siguientes condiciones: sobrevivencia total en pradera vs. sobrevivencia total en matorral, sobrevivencia total en sombra de plantas nodriza vs. sobrevivencia total en espacios abiertos y sobrevivencia total con exclusión vs. sobrevivencia total sin exclusión. Además se hizo una comparación entre los tratamientos de pradera/sombra/exclusión vs. matorral/sombra/exclusión.

Resultados

Abundancia

Los resultados obtenidos en las muestras pareadas en los 3 sitios de estudio (Ranchos: El Diamante, El Sahuarito y Las Mercedes), en áreas de matorral sin perturbación y con conversión a praderas de zacate buffel, muestran diferencias aparentes en la abundancia total de plantas (Fig. 3).

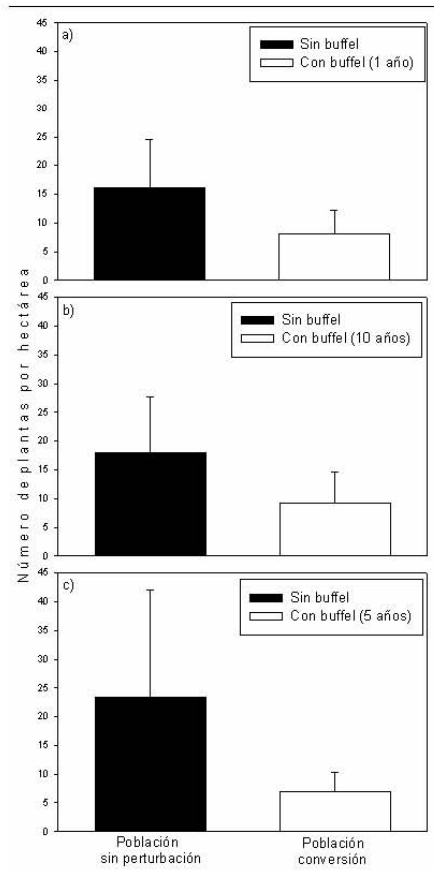


Fig. 3. Número de plantas por ha en áreas con matorral y en áreas convertidas a praderas de zacate buffel. a) El Diamante, b) El Sahuarito y c) Las Mercedes, se muestran las medias + 1 desviación estándar.

Aunque la tendencia en la abundancia de plantas es la misma para los 3 sitios, el análisis estadístico detectó diferencias significativas solo en el Rancho El Diamante ($Z = 3.962$, g. l. = 1, $P < 0.05$), mientras que en los Ranchos El Sahuarito ($Z = 3.172$, g. l. = 1, $P > 0.05$) y Las Mercedes ($Z = 2.151$, g. l. = 1, $P > 0.05$) las diferencias no fueron significativas.

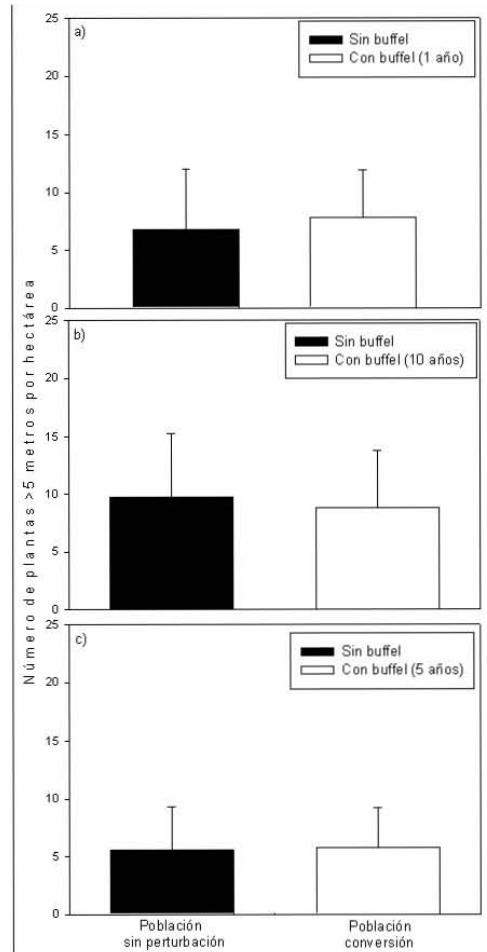


Fig. 4. Número de plantas >5 m/ha en áreas sin perturbación y en áreas convertidas a praderas de zacate buffel. a) El Diamante, b) El Sahuarito y c) Las Mercedes, se muestran las medias + 1 desviación estándar.

En términos de abundancia de plantas mayores de 5 metros de altura, el análisis estadístico no detectó diferencias significativas entre las poblaciones de matorral y las praderas de zacate buffel, incluso después de 10 años de la conversión (El Diamante: $Z = 0.7067$, g. l. = 1, $P > 0.05$, El Sahuarito: $Z = 0.0000$, g. l. = 1, $P > 0.05$, y Las Mercedes: $Z = 0.1000$, g. l. = 1, $P > 0.05$) (Fig. 4).

Estructura poblacional

El efecto inicial más claro que tiene el desmonte que se realiza para establecer el zacate buffel dentro de los sitios de estudio es la eliminación de individuos pequeños, dejando a las poblaciones conformadas solamente por algunos individuos jóvenes y adultos (Fig. 5). Los resultados también muestran que después de 10 años de la conversión, no se detecta regeneración de plantas

de *P. pecten-aboriginum*, pues los pocos individuos juveniles detectados, fueron en todos los casos plantas que escaparon y persistieron al desmonte (Obs. Pers.).

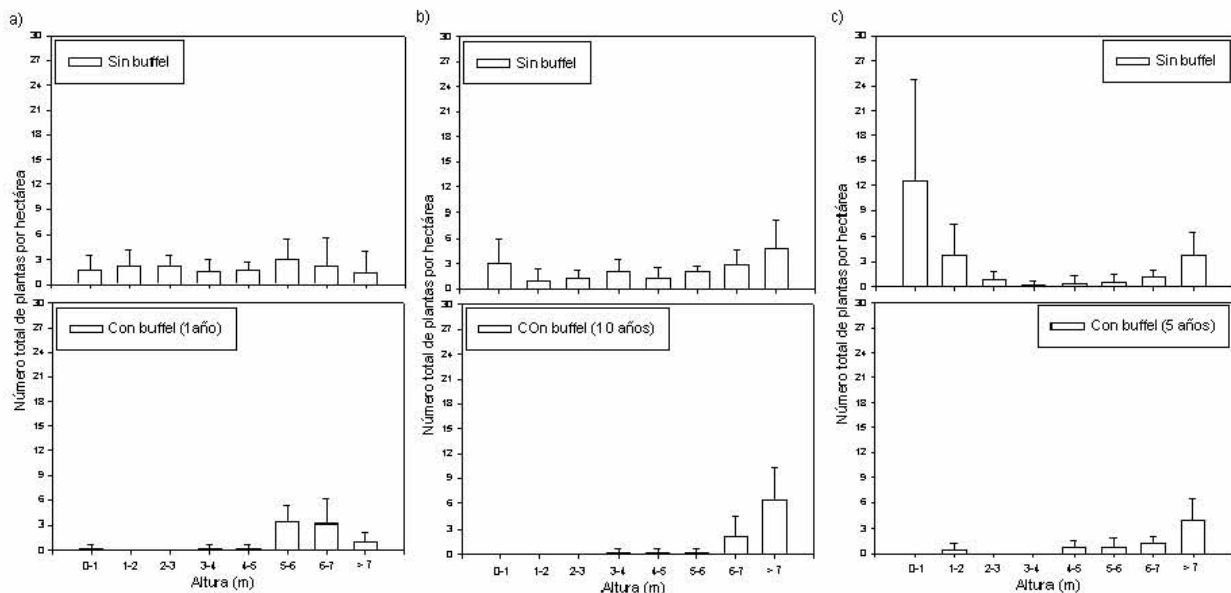


Fig. 5. Distribución de tamaños de *P. pecten-aboriginum* en áreas sin perturbación y en áreas convertidas a pradera de zacate buffel. a) El Diamante, b) El Sahuarito y c) Las Mercedes, se muestra el promedio y la desviación estándar del número de plantas por hectárea.

El análisis estadístico realizado para comparar la distribución de tamaños entre las plantas que se encuentran en matorral y las plantas que se encuentran en pradera, muestra claras diferencias significativas para cada uno de los 3 sitios de estudio (prueba Kolmogorov-Smirnov: a) El Diamante: $D = 0.5315$, g. l. = 1, $P < 0.01$, b) El Sahuarito: $D = 0.5126$, g. l. = 1, $P < 0.01$ y c) Las Mercedes: $D = 0.6779$, g. l. = 1 $P < 0.01$).

Proporción de plantas adultas que florecen

Aunque no hubo consistencia entre las tres poblaciones estudiadas, las plantas que se encuentran en las praderas de buffel tienden a reproducirse más en comparación con las plantas que se encuentran en matorral (Fig. 6). Al realizar el análisis estadístico, sólo observamos diferencias significativas en la proporción de plantas que florecen en el sitio El Diamante ($\chi^2 = 4.99$, g. l. = 1, $P < 0.05$). Para

los otros dos sitios no se presentaron diferencias significativas (El Sahuarito: $\chi^2 = 0.74$, g. l. = 1, $P > 0.05$ y Las Mercedes: $\chi^2 = 1.29$, g. l. = 1, $P > 0.05$).

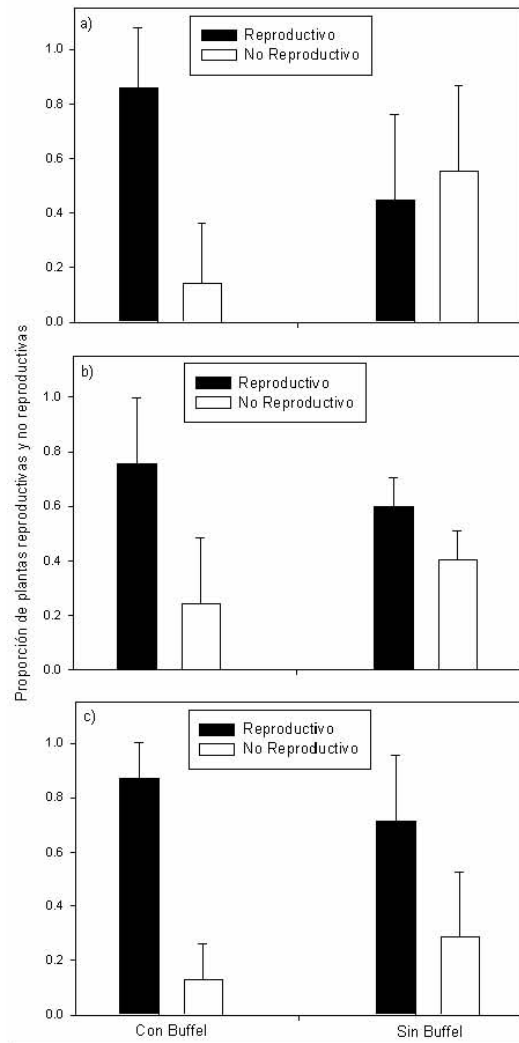


Fig. 6. Proporción de plantas reproductivas y no reproductivas en áreas sin perturbación y en áreas convertidas a praderas de zacate buffel. a) El Diamante, b) El Sahuarito y c) Las Mercedes, se muestran los promedios + 1 desviación estándar.

Cuando hacemos una comparación de las proporciones de plantas que producen menos o más de 10 estructuras reproductivas en los sitios de pradera y matorral, sólo se detectaron diferencias para El Sahuarito (Fig. 7). Aparentemente, la mayoría de las plantas reproductivas que se encuentran en la pradera de este sitio producen una mayor cantidad de estructuras reproductivas. Este es el único sitio en el cual el análisis estadístico presenta diferencias significativas ($\chi^2 = 5.47$, g. l. = 1, $P < 0.05$). En cambio, en las poblaciones El Diamante ($\chi^2 = 0.85$, g. l. = 1,

$P > 0.05$) y Las Mercedes ($\chi^2 = 0.13$, g. l. = 1, $P > 0.05$), los resultados no fueron significativos.

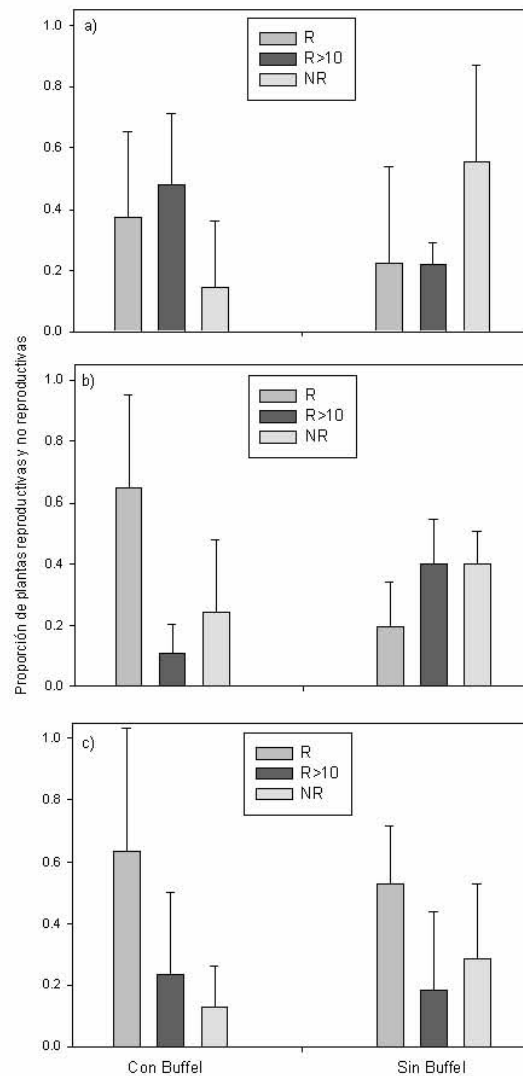


Fig. 7. Proporción de plantas reproductivas con más de 10 estructuras reproductivas por planta (R), reproductivas > 10 (R>10) y no reproductivas (NR) en áreas sin perturbación y en áreas convertidas a praderas de zacate buffel. a) El Diamante, b) El Sahuarito y c) Las Mercedes, se muestran las medias + 1 desviación estándar.

Observaciones de visitantes florales

Dentro del Rancho El Sahuarito, aparentemente las flores de los sitios convertidos a praderas de zacate buffel y de las flores de los sitios de matorral son visitadas tanto por polinizadores diurnos como nocturnos (Fig. 8a). En cuanto a los visitantes diurnos se encuentran principalmente 2 carpinteros (*Melanerpes uropygialis* y *Colaptes auratus*), los visitantes nocturnos fueron una especie de murciélago el cual no pudo ser claramente identificado. Durante el segundo

período de observación, no se logró obtener datos del sitio de matorral debido a que no se encontraron flores abiertas (Fig. 8b), por lo cual solamente se observaron las flores de las plantas de *P. pecten-aboriginum* que se encontraron en el sitio de pradera.

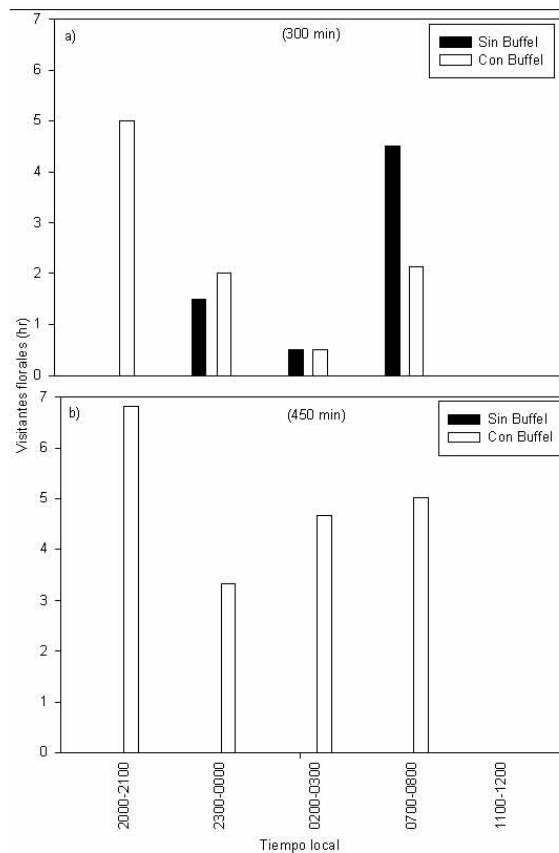


Fig. 8. Visitantes florales diurnos y nocturnos de *P. pecten-aboriginum* durante dos períodos de observación (a y b) realizadas en el Rancho El Sahuarito.

Eficiencia reproductiva

El análisis estadístico mostró que sólo en la población de El Sahuarito, la eficiencia reproductiva de las plantas de las praderas es mayor que en el matorral ($\chi^2 = 4.89$, g. l. = 1, $P < 0.05$) (Fig. 9). En cambio, en las otras dos poblaciones no se detectaron diferencias significativas (El Diamante: $\chi^2 = 1.74$, g. l. = 1, $P > 0.05$, y Las Mercedes: $\chi^2 = 0.63$, g. l. = 1, $P > 0.05$).

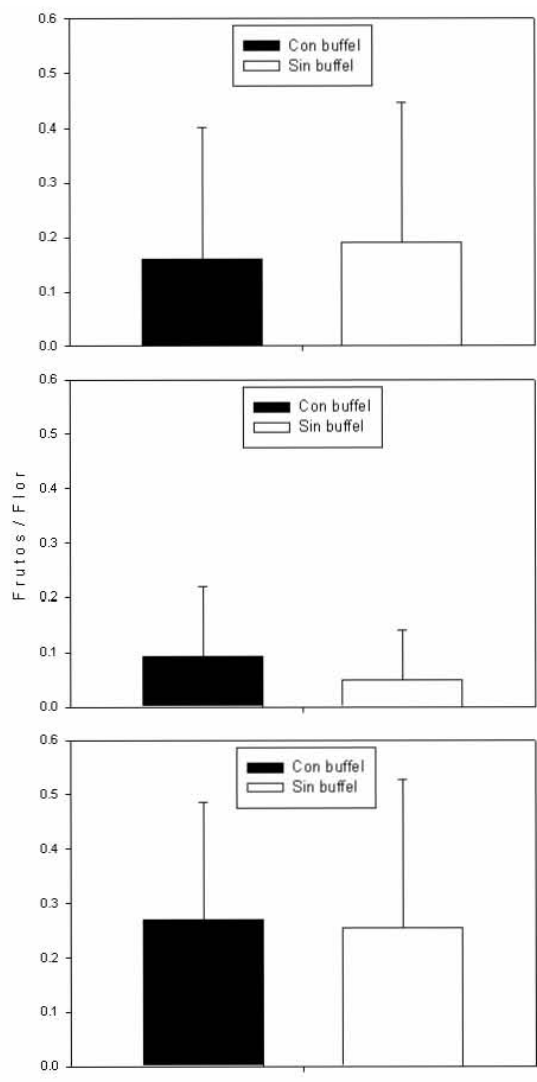


Fig. 9. Eficiencia reproductiva de plantas de *P. pecten-aboriginum* dentro de los sitios de estudio, a) El Diamante, b) El Sagarito y c) Las Mercedes, se muestra el promedio y la desviación estándar.

Fecundidad

En general, las plantas de las praderas de buffel aparentemente producen más frutos por planta (Fig. 10). Sin embargo, el análisis estadístico mostró que en ninguno de los 3 sitios se presentan diferencias significativas (El Diamante: $t = 0.37$, g. l. = 1, $P > 0.05$, El Sagarito: $t = 1.88$, g. l. = 1, $P > 0.05$, y Las Mercedes: $t = 1.29$, g. l. = 1, $P > 0.05$).

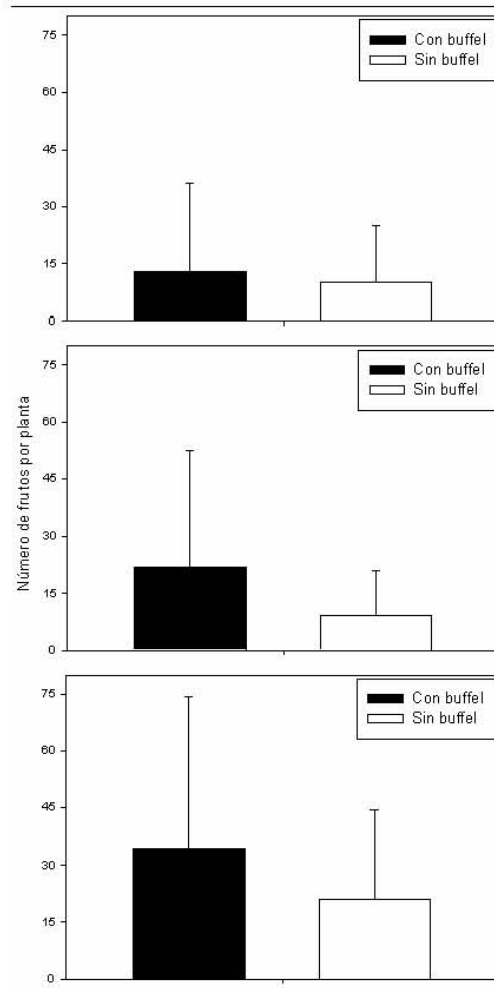


Fig. 10. Número de frutos por planta de *P. pecten-aboriginum* a) El Diamante, b) El Sahuarito y c) Las Mercedes, se muestra el promedio y la desviación estándar.

Germinación y establecimiento

La germinación fue evaluada 15 días después de colocadas las semillas. Inicialmente se observó la emergencia de plántulas en los 4 tratamientos del sitio con buffel. En contraste, en el sitio de matorral la germinación se observó solamente en los tratamientos con sombra. Sin embargo, en ninguno de los casos los porcentajes alcanzaron el 1% de emergencia (Fig. 11). El análisis estadístico mostró que sólo los factores de conversión y depredación tuvieron un efecto significativo ($F= 5.347$, g. l. = 1, $P < 0.05$ para conversión y $F= 4.672$, g. l.= 1, $P < 0.05$ para depredación). Aparentemente la radiación no tiene ningún efecto en la germinación ($F= 2.743$, g. l. = 1, $P > 0.05$). Probablemente la baja germinación y la falta de plántulas en los tratamientos sin exclusión en ambos sitios, está asociada con la remoción y depredación de semillas por parte de algunos granívoros.

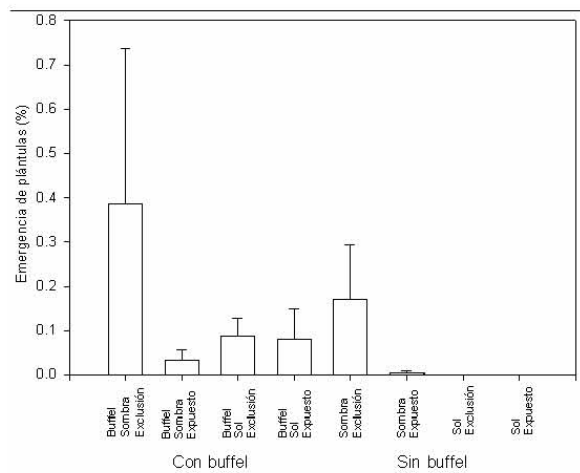


Fig. 11. Porcentaje de semillas germinadas en pradera y en matorral. Se muestra la media + 1 desviación estándar.

En cuanto a la sobrevivencia de plántulas en los diferentes tratamientos del experimento de establecimiento, inicialmente, el número de plántulas durante las primeras semanas es alto en los tratamientos bajo la sombra con exclusión tanto en la pradera de buffel como en el sitio sin perturbación (Fig. 12). Sin embargo, después de dos meses, las plántulas que persistieron fueron sólo aquellas que se encontraban bajo la sombra con exclusión de depredadores en el área de matorral. En la pradera, algunas plántulas murieron aparentemente por desecación y otras murieron pisoteadas por el ganado (Obs. Pers.). Durante la realización de los últimos censos, en el área de pradera no se encontró ninguna plántula viva y todas las protecciones de malla utilizadas para el tratamiento de exclusión se encontraron destrozadas debido al paso del ganado.

Al comparar la sobrevivencia de plántulas entre la pradera y el matorral, encontramos diferencias significativas ($LR = 2666.5$, g. l. = 1, $P < 0.001$). Cuando comparamos la sobrevivencia de plántulas en sombra y espacios abiertos ($LR = 3519.64$, g. l. = 1, $P < 0.001$), y la sobrevivencia de plántulas con exclusión y sin excluir ($LR = 6580.53$, g. l. = 1, $P < 0.001$) también detectamos diferencias significativas. De igual forma, en la comparación de la sobrevivencia de los tratamientos de pradera/sombra/exclusión y matorral/sombra/exclusión se encontraron diferencias significativas ($LR = 218.4$, g. l. = 1, $P < 0.001$). En resumen, los resultados del análisis estadístico mostraron efectos significativos de

la conversión, radiación y depredación en la sobrevivencia de plántulas. Las plántulas de *P. pecten-aboriginum* tienen una mayor probabilidad de sobrevivencia cuando se encuentran en sitios desprovistos de zacate buffel, en sombra y excluidos de depredadores. Los resultados también sugieren que en las condiciones de las praderas de zacate buffel, las plántulas de *P. pecten-aboriginum* no se establecen.

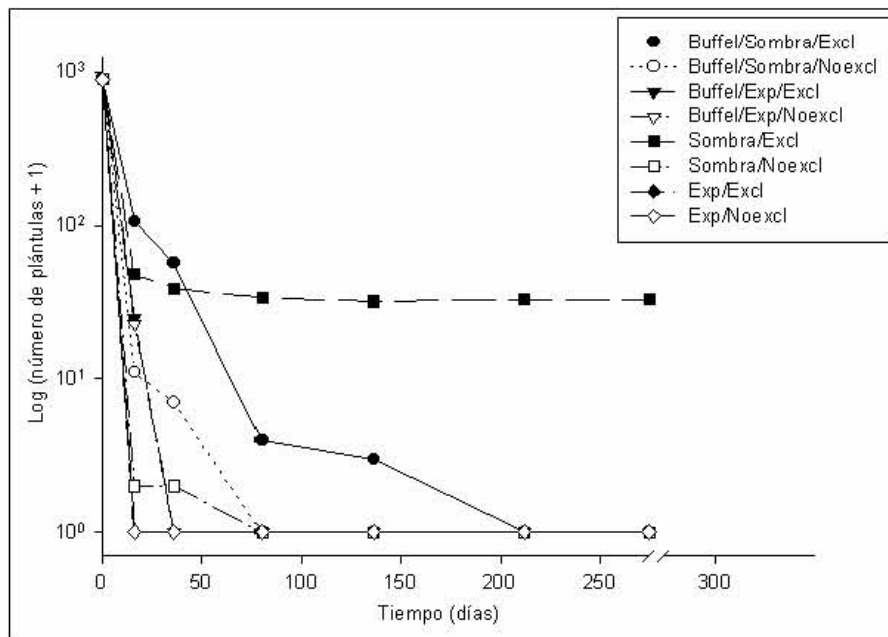


Fig. 12. Sobrevivencia de plántulas de *P. pecten-aboriginum* en sitios convertidos a praderas de zacate buffel y en sitios de matorral sin perturbación.

Tabla 3.- Se muestran los efectos (+, -, 0) de la conversión en varios atributos de las plantas de *Pachycereus pecten-aboriginum*.

Resultados	Efecto de la conversión a pradera de zacate buffel			Observaciones
	El Diamante	El Sahuarito	Las Mercedes	
Abundancia de individuos de <i>P. pecten-aboriginum</i>	SI (-)	NO (0)	NO (0)	Aunque la tendencia es similar para los 3 sitios, solo dentro del rancho el diamante, el análisis estadístico muestra un efecto significativo. De la misma forma tampoco se observa algún efecto para los $ind > 5m$ ts incluso luego de 10 años.
Estructura poblacional	SI (-)	SI (-)	SI (-)	Se presentan claras diferencias entre los sitios convertidos a praderas de buffel y los sitios de matorral afectando considerablemente la regeneración de plántulas incluso luego de 10 años.
Proporción de plantas adultas que florecen	SI (+)	NO (0)	NO (0)	No se presentó consistencia entre poblaciones pero las plantas de las praderas tienden a reproducirse más que las plantas de matorral. (solo se detectaron diferencias significativas en la población de El Diamante).
Proporción de plantas adultas que florecen ($R > 10$)	NO (0)	SI (+)	NO (0)	El Sahuarito es la única población que presenta diferencias significativas. Aparentemente este sitio de matorral convertido a pradera es el que produce más flores.
Composición de visitantes y tasas de visita a las flores	----	----	----	Tanto las plantas de pradera como las de matorral reciben visitantes diurnos y nocturnos. En este caso no se pudo realizar el análisis estadístico debido a que los días de observación fueron pocos.
Eficiencia reproductiva	NO (0)	SI (-)	NO (0)	Solo se presentan diferencias significativas en el sitio el Sahuarito mientras que en los otros dos sitios no se detectaron diferencias.
Fecundidad	NO (0)	NO (0)	NO (0)	Las plantas de las praderas aparentan producir mas frutos por planta, sin embargo, no se presentan diferencias significativas en ninguno de los 3 sitios.
Germinación y establecimiento	SI (-)	----	----	Las plántulas de <i>P. pecten-aboriginum</i> no pueden establecerse en pradera, aún cuando estas se encuentren debajo de la copa de nodrizas y excluidas de depredadores. En el establecimiento hubo un efecto significativo de la conversión, la depredación y la radiación.

Discusión

Actualmente, un gran número de plantas no nativas con potencial de invasora son introducidas intencionalmente a nuevos hábitats con la finalidad de soportar una actividad productiva específica (Castellanos *et al.*, 2002). En algunas regiones del mundo donde se han establecido praderas de buffel, generalmente los impactos generados han sido altamente negativos como es el caso de la disminución de la diversidad de plantas en Australia (Fairfax & Fensham, 2000, Clarke *et al.*, 2005, Jackson, 2005). En Sonora, a pesar de que el zacate buffel se encuentra establecido en una gran cantidad de hectáreas, desconocemos los efectos que ocasiona en las poblaciones y comunidades vegetales. Así mismo, se desconoce la magnitud de los efectos de la conversión en las poblaciones de cactáceas columnares. En este estudio evaluamos algunos de los efectos que puede ocasionar la conversión del matorral a praderas de buffel en algunos aspectos de la reproducción y regeneración de *P. pecten-aboriginum*.

Abundancia

En la Región Central de Sonora, las prácticas de desmonte para el establecimiento del zacate buffel, tienden a la eliminación de un gran número de especies de plantas (Saucedo-Monarque *et al.*, 1997, Castellanos *et al.*, 2002). Sin embargo, no todos los desmontes se realizan con la misma intensidad. En algunos casos, los ganaderos dejan cada vez mayores parches de vegetación (i.e. árboles y cactáceas columnares) como sombra para el ganado (Obs. Pers.). No obstante, estas prácticas afectan negativamente la vegetación natural en muchos sentidos. Al eliminar parte de la vegetación natural por efecto de la conversión y el establecimiento de praderas con alta densidad de pastos invasores, se reduce drásticamente la posibilidad de regeneración de plantas nativas (Cabin *et al.*, 2000). En nuestro caso, los desmontes realizados para el establecimiento de praderas de zacate buffel en los ranchos El Diamante, El Sahuarito y las Mercedes, han eliminado a los individuos más pequeños de *P. pecten-aboriginum*. Sin embargo, las diferencias en abundancia total de individuos ocasionadas por el desmonte entre los sitios de matorral y los sitios de pradera no llegan a ser

estadísticamente significativas. Solamente dentro del Rancho El Diamante se detectaron diferencias significativas. No sabemos con certeza a que se pueda deber esta heterogeneidad entre los sitios. Sin embargo, es probable que se pueda deber a diferencias en el tipo de desmonte que en última instancia elimina proporciones diferentes de adultos que generan diferencias en abundancia. Probablemente debido a las restricciones de reclutamiento de nuevas plantas, con el paso del tiempo las diferencias podrían surgir en los otros sitios. Es evidente que un lapso de 10-15 años no es suficiente para que se expresen diferencias en abundancia entre praderas y matorral, debido a la longevidad de los adultos.

Estructura poblacional

Es conocido que las actividades antropogénicas pueden afectar drásticamente la estructura poblacional de las plantas de desierto. Una de las más significativas dentro del Desierto Sonorense, son los desmontes de matorral para el establecimiento de praderas de zacate buffel. En nuestro caso, en los sitios convertidos a praderas de zacate buffel no se encontraron individuos pequeños de *P. pecten-aboriginum*. Nuestros datos indican que incluso después de 15 años de la conversión, no se detecta regeneración alguna de plántulas. En todos los sitios se detectaron diferencias significativas en la distribución de tamaños, indicando consistencia en el efecto de la conversión. La principal consecuencia de un desmonte dentro de las poblaciones de *P. pecten-aboriginum*, es la eliminación de una gran parte de individuos pequeños de esta cactácea columnar y otras especies nativas. Esto tiene como consecuencia que las poblaciones estén conformadas sólo por individuos adultos que posiblemente mueren poco a poco y se extinguen localmente como consecuencia de la falta de regeneración.

De manera natural, el reclutamiento de plántulas de cactáceas solamente se presenta durante eventos infrecuentes de precipitación abundante (i.e. fenómeno del niño) (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003), como ha ocurrido con *Neobuxbaumia tetetzo* y *N. macrocephala* en el Valle de Tehuacán (Godínez-Álvarez *et al.*, 1999). En nuestro caso, en los sitios de pradera observamos que no se pueden establecer nuevas plántulas de *P. pecten-aboriginum* ya que aparentemente el buffel impide el establecimiento y crecimiento de plántulas

durante las primeras etapas. Por otra parte también observamos el constante pastoreo del ganado en las áreas con buffel, el cual por la acción del pisoteo, es probable que elimine cualquier plántula (Obs. Pers.). Probablemente ésta sea la razón por la cual los sitios de pradera no tengan regeneración y se encuentren conformados por plantas adultas las cuales los ganaderos han optado por dejarlas, y en los sitios de matorral se encuentren plantas de todas las categorías de tamaño. De esta forma, las poblaciones de *P. pecten-aboriginum* están siendo afectadas por la conversión del matorral a praderas de zacate buffel. También, la vegetación nativa posiblemente sufre del mismo efecto, tanto del pisoteo por parte del ganado como las restricciones en el establecimiento y/o crecimiento de nuevas plántulas. De esta manera a largo plazo, la comunidad tenderá a ser alterada ya que todos los efectos de la conversión mencionados anteriormente se encuentran asociados con cambios en la erosión del suelo (Maass *et al.*, 1998), en la dinámica de nutrientes (Maass, 1995) y en la productividad primaria (Mass, 1995, Kauffman *et al.*, 2003). Sin embargo, es recomendable realizar un estudio más amplio para explorar si la estructura detectada en las poblaciones de *P. pecten-aboriginum* en pradera es típica de la gran mayoría de las especies nativas.

Proporción de plantas adultas que florecen

En cactáceas columnares (i.e. *Carnegieia gigantea*) se ha encontrado que la combinación de la iluminación directa a los tallos y la temperatura del aire adecuada inducen el desarrollo de flores (Johnson, 1924). No obstante, también se sabe que la disponibilidad de agua resulta de vital importancia en los eventos reproductivos (Bowers, 1996). En nuestro caso no se presentó consistencia entre las 3 poblaciones de estudio con respecto a la proporción de plantas que florecen en pradera y matorral. Sin embargo, aparentemente la proporción de plantas que florecen en algunas praderas tiende a ser mayor en comparación con las plantas de matorral. Al haber eliminado la mayor parte de la vegetación por efecto del desmonte, quizás esto haya disminuido la interferencia por agua y nutrientes entre las plantas que persisten. De esta manera las plantas de *P. pecten-aboriginum* podrían contar con mas recursos para utilizarlos en la reproducción si acaso el buffel es incapaz de usar el agua y nutrientes del subsuelo (mayor profundidad).

Los resultados obtenidos en las áreas de pradera dentro del Rancho El Diamante muestran una mayor proporción de plantas que se reproducen con respecto a las plantas del matorral. Probablemente el sitio El Diamante, por tratarse de un sitio nuevo en cuanto al establecimiento de la pradera (1 año), haya tenido una mayor disponibilidad de agua y nutrientes debido a la perturbación reciente del suelo para el establecimiento de la pradera, en comparación con los otros dos sitios en los cuales el zacate buffel se encuentra bien establecido. Sin embargo, es necesario documentar la variación inter-anual para saber realmente si este patrón es consistente en praderas nuevas.

En cactáceas columnares, se conoce poco acerca de los factores que inducen a las areolas fértiles a producir flores (Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner, 2000). No obstante, se ha encontrado que algunos factores ambientales como la radiación inducen la formación de nuevos órganos (Nobel, 1996). En los sitios de pradera donde se eliminó casi por completo la vegetación natural, las plantas de *P. pecten-aboriginum* quedaron más expuestas a la radiación solar. Sin embargo, los resultados muestran que en dos de tres poblaciones la conversión no afectó significativamente la producción de flores. En una población (El Sahuarito) se detectaron diferencias en la proporción de plantas que producen más de 10 estructuras reproductivas, sugiriendo que las plantas de la pradera de este sitio producen más flores ya que fue la única población donde casi todas las plantas de la pradera produjeron estructuras reproductivas. Sin embargo, un solo año de observación no resulta suficiente para poder establecer si realmente existen diferencias entre las condiciones de matorral y pradera. Sería necesario tener mas observaciones ya que la variación entre años pudiera ser muy grande (Petterson, 1991).

Observaciones de visitantes florales

Diferentes autores han encontrado que la perturbación y la fragmentación en diferentes hábitats, afectan directamente las interacciones planta-animal (Aizen & Feinsinger, 1994, Cunningham, 2000, Cascante *et al.*, 2002). En algunos casos, la polinización y el éxito reproductivo se ven seriamente afectados debido a la perturbación del hábitat (Quesada *et al.*, 2003). En nuestro estudio, tanto las plantas de *P. pecten-aboriginum* dentro del sitio El Sahuarito que se encuentran en pradera así como las plantas de matorral, reciben visitantes diurnos y nocturnos. Nuestras observaciones indican que los visitantes diurnos y nocturnos forrajean en las áreas convertidas a praderas de buffel así como también en las áreas de matorral. Este resultado es consistente con la evaluación de la fecundidad, donde no se obtuvieron diferencias significativas entre pradera y matorral. Al parecer, los polinizadores visitan por igual ambas áreas y la conversión no parece afectar seriamente las visitas de polinizadores.

Eficiencia reproductiva

En algunas cactáceas columnares, se ha encontrado que la eficiencia reproductiva como resultado de la polinización abierta es alta (i.e. 65 % en Sahuaro) (Fleming, 2002). Sin embargo, la eficiencia reproductiva puede verse limitada debido a varios factores: los recursos almacenados y disponibles para la reproducción, disponibilidad de polen, agua disponible, y la depredación de frutos inmaduros por animales (i.e. insectos de larvas) (Fleming, 2002). En nuestro estudio, no encontramos diferencias significativas en la eficiencia reproductiva entre pradera y matorral en 2 de 3 poblaciones, solo detectamos diferencias para el sitio El Sahuarito. No obstante, al no detectar diferencias en las otras dos poblaciones, podemos suponer que en general la polinización de flores no difiere entre los sitios de pradera y matorral. Las diferencias detectadas en el sitio El Sahuarito coinciden con las encontradas en la producción de flores, donde se observó que las plantas de pradera de este sitio producen una mayor cantidad de estructuras reproductivas en comparación con las plantas de matorral. Probablemente, la mayor cantidad de flores en el sitio de pradera de El Sahuarito

atrajo a más polinizadores y por eso detectamos una mayor eficiencia reproductiva. Sin embargo, se requieren experimentos formales en los que se evalúe el papel de los recursos (nutrientes, agua) y los polinizadores para conocer realmente que determina la eficiencia reproductiva de las plantas de pradera y matorral.

Fecundidad

Diversos estudios han sugerido que la abundancia de visitantes florales tiene efectos en el desempeño reproductivo de las cactáceas columnares trayendo consecuencias en la fecundidad (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, Valiente-Banuet *et al.*, 1997a,b). Se ha documentado que la producción exitosa de frutos en este tipo de plantas, depende de la participación de distintas especies de aves y murciélagos. En nuestro trabajo no se detectaron diferencias significativas en cuanto a la producción de frutos en ninguno de los sitios estudiados. Este resultado coincide con los obtenidos en la observación de visitantes donde aparentemente las áreas de pradera y matorral son visitadas tanto por polinizadores diurnos como nocturnos. No obstante, el haber encontrado pocos frutos en las áreas de matorral y pradera podría deberse a que la producción de flores de *P. pecten-aboriginum* fue baja en el año de estudio en comparación con otros años. Probablemente, el estudio de la reproducción a largo plazo nos permitirá detectar si existen diferencias en estos ambientes de matorral y pradera de buffel.

Germinación y establecimiento

Es conocido que las semillas de casi todas las especies de cactáceas tienen una mayor probabilidad de germinación cuando disponen de agua y se encuentran debajo de una nodriza (Valiente-Banuet, 1991, Valiente-Banuet & Ezcurra, 1991). Diferentes autores coinciden en que los principales factores que afectan la germinación de semillas de cactáceas son el agua, la temperatura y la luz. De estos factores, la disponibilidad de agua es el más importante, ya que resulta ser el factor limitante bajo las condiciones que prevalecen en el desierto

(Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). También, la depredación por roedores, aves y hormigas son otros factores a los cuales se enfrentan las semillas (Sosa & Fleming, 2002). En nuestro estudio, la germinación de semillas fue mayor en los tratamientos del sitio de pradera, aunque las plántulas emergidas comenzaron a disminuir durante las primeras semanas. Con el comienzo de las lluvias de verano, probablemente las condiciones para la germinación en la pradera hayan sido inicialmente mejores en este sitio. Es probable que el bajo número de plántulas encontrado en los sitios de matorral y pradera haya sido consecuencia de la depredación de semillas por parte de algunos granívoros, ya que en algunas ocasiones se encontraron cáscaras de semillas alrededor de las pozas donde fueron colocadas. Estos resultados indican que la depredación de semillas de *P. pecten-aboriginum* juega un papel importante en la germinación.

En cactáceas columnares, el establecimiento y sobrevivencia de las plántulas en sus primeras etapas de crecimiento resultan ser las fases más sensibles del ciclo de vida (Valiente-Banuet *et al.* 2002). Se ha documentado que las plantas nodriza proveen de un micro-ambiente favorable para el establecimiento. Así también, se ha mencionado ampliamente que el principal beneficio que reciben los cactus columnares de la planta nodriza es el escape a la depredación (Sosa & Fleming, 2002). En nuestro caso, aparentemente la eliminación de las plantas nodriza, el establecimiento de praderas y el constante pastoreo del ganado disminuye la sobrevivencia de plántulas de cactáceas columnares. El resultado obtenido en este experimento coincide con el resultado de la evaluación de la estructura poblacional, donde se observó que todas las áreas de pradera se encuentran desprovistas de plántulas e individuos juveniles, estando conformadas únicamente por individuos adultos que posiblemente morirán poco a poco. Así también, en nuestro trabajo encontramos que el establecimiento de praderas de zacate buffel (como consecuencia de las actividades ganaderas) en áreas con poblaciones de *P. pecten-aboriginum*, afecta gravemente la regeneración de plántulas de esta cactácea columnar. De esta manera, proponemos dos mecanismos que pudieran explicar la falta de regeneración en los sitios de pradera de buffel: 1) el zacate buffel resulta ser un competidor superior que impide el establecimiento de plántulas, y 2) el constante pastoreo y pisoteo del ganado no permite el establecimiento de nuevas plántulas,

incluso debajo de las plantas nodriza que llegan a persistir. Así, es necesario evaluar más a fondo los efectos de la conversión de matorral a pradera ya que la sobrevivencia de plántulas resulta ser un factor clave que puede alterar la dinámica de las poblaciones de cactáceas columnares. En este contexto, un análisis de proyección demográfico comparativo entre los ambientes de matorral y pradera, nos proporcionaría estimaciones de las tasas de crecimiento poblacional y nos permitiría hacer inferencias sobre los escenarios de extinción local en las áreas convertidas a pradera. Así también, a largo plazo podrían ser planteados programas de restauración de praderas donde se consideren estrategias para lograr la regeneración de *P. pecten-aboriginum* y las comunidades de plantas nativas. Dichos programas de restauración podrían ser llevados a cabo utilizando métodos de remoción (i.e. remoción manual, herbicidas, etc.) y de restauración de la fertilidad del suelo que han sido aplicados en otras localidades donde las plantas introducidas han provocado efectos considerables a nivel de comunidad y ecosistema. Programas como el que ha sido llevado a cabo con éxito en un Parque Nacional en Hawai, donde la remoción manual de *Melinis minutiflora* y *Schizachyrium condensatum* incrementó las tasas de crecimiento y de reclutamiento de algunos arbustos nativos del lugar (Hughes & Vitousek, 1993) podrían tomarse como modelo a seguir.

Perspectiva general

Los resultados presentados en este estudio documentan el efecto de la conversión de praderas en algunos aspectos de la estructura poblacional y biología reproductiva de *Pachycereus pecten-aboriginum*. Dado que las cactáceas columnares son plantas que llegan a vivir entre 125 y 175 años (Steenbergh & Lowe, 1977), resulta difícil determinar los efectos a largo plazo del zacate buffel en plantas de *P. pecten-aboriginum*. Sin embargo para tener una estimación más realista del efecto de la conversión sobre poblaciones de esta cactácea columnar, es esencial llevar a cabo estudios de largo plazo (i.e. décadas) que consideren los procesos de reproducción, establecimiento, crecimiento y sobrevivencia. En otras regiones del mundo, el zacate buffel es conocido como una planta invasora causante de muchas perturbaciones ecológicas. Los efectos de la conversión y la invasión son variados y operan a diferentes niveles de organización, es por eso que se requieren estudios multidisciplinarios que evalúen el impacto ecológico del buffel a diferentes niveles y escalas.

Nuestro trabajo no evalúa directamente el impacto de la invasión del zacate buffel en comunidades naturales donde *P. pecten-aboriginum* sea un elemento conspicuo. Sin embargo, nuestro trabajo tiene implicaciones importantes sobre las posibles consecuencias de la invasión del buffel. Es muy probable que la invasión del buffel en comunidades naturales afecte significativamente la regeneración de las especies nativas e inicie un proceso de alteración de la demografía de las especies nativas que en última instancia se traduzca en cambios a nivel de comunidad. De ahí que resulte crucial entender el impacto ecológico del zacate buffel a tiempo y poder tomar medidas pertinentes que minimicen sus consecuencias ecológicas.

Bibliografía

- Aizen, M. A. & P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351
- Arias-Montes, S. 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. en: Gio-Argáez, R., López-Ochoterena, E. (Eds.), *Diversidad Biológica en México*. Sociedad Mexicana de Historia Natural, México.
- Baker, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In the *Genetics of Colonizing Species*, ed. HG Baker, GL Stebbins, pp. 147-69. New York: Academic.
- Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 1-24
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rainforests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-342
- Blackmore, M. & P. M. Vitousek. 2000. Cattle grazing, forest loss, and fuel loading in a dry forest ecosystem at Puu Wa'aWa'a Ranch, Hawaii. *Biotropica* 32: 625-632
- Boyle T. H. & E. F. Anderson. 2002. Biodiversity and Conservation. In: Nobel, Park S. (ed). *Cacti: Biology and Uses*. University of California press
- Bowers, J. E. 1996. Environmental determinants of flowering date in the columnar cactus *Carnegiea gigantea* in the Sonoran Desert. *Madroño* 43: 69-84
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F.
- Cabin, R. J., S. G. Weller, D. H. Lorence, T. W. Flynn, A. K. Sakai, D. Sandquist, & L. J. Hadway. 2000. Effects of long-term ungulate exclusion and recent alien species control on the preservation and restoration of a Hawaiian tropical dry forest. *Conservation Biology* 14: 439-453
- Cascante, A., M. Quesada, J. J. Lobo & E. A. Fuchs. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology* 16: 137-147
- Castellanos-Villegas, A., G. Yanes & D. Valdez-Zamudio. 2002. Drought-Tolerant Exotic Buffel-grass and Desertification. *Weeds across Borders*. Edited by Barbara Tellman. The Arizona-Sonora Desert Museum. Tucson, Az.
- Clarke, P. J., P. K. Latz, & D. T. Albrecht. 2005. Long-term changes in semi-arid vegetation: Invasion of an exotic perennial grass has larger effects than rainfall variability. *Journal of Vegetation Science* 16: 237-248

- Cox Jerry R., M. H. Martin-R., F. A. Ibarra-F., J. H. Fourie, N. F. G. Rethman, & D. G. Wilcox. 1988. The influence of climate and soils on the distribution of four African grasses. *Journal of Range Management* 41:127-139
- Cunningham, S. A. 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee woodland. *Conservation Biology* 14: 758-768
- Dávila-Aranda P., S. Arias-Montes, R. Lira-Saade, J. L. Villaseñor & A. Valiente-Banuet. 2002. Phytogeography of the columnar cacti (Tribe Pachycereeae) in México: A cladistic approach. In: Fleming, T. H. and A. Valiente-Banuet (eds). *Columnar cacti and their mutualists*. The University of Arizona press
- D'Antonio, C. M. & B. E. Mahall. 1991. Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and two native shrub species in California coastal scrub. *American Journal of Botany* 78: 885-894
- D'Antonio, C. M. & P. M. Vitousek. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 63-87
- D'Antonio, C. M., J. T. Tunison & R. Loh. 2000. Variation in impact of exotic grass fueled fires on species composition across an elevation gradient in Hawaii. *Australian Ecology* 25: 507-522
- Didham, R. K., J. M. Tylianakis, M. A. Hutchinson, R. M. Ewers & N. J. Gemmell. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change?. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 470-474
- Dirzo, R. & C. García. 1991. "Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical Area in Southeast México". *Conservation Biology* 6: 84-90
- Dubrovsky, J. G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of botany* 83: 624-632
- Dubrovsky, J. G. 1998. Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society* 125: 33-39
- Fairfax, R. J. & R. J. Fensham. 2000. The effects of exotic pasture development on floristic diversity in central Queensland, Australia. *Biodiversity Conservation* 94: 11-21
- Feinsinger P. 1987. Approaches to nectarivore-plant interactions in the new world. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 285-319
- Fleming, T. H. & V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75: 845-851

- Fleming, T. H., M. D. Tuttle & M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41: 257-269
- Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason & J. L. Hamrick. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* 71: 511-530
- Fleming, T. H. 2002. Pollination biology of four species of Sonoran Desert columnar cacti. In: Fleming, T. H. and A. Valiente-Banuet (eds). *Columnar cacti and their mutualists*. The University of Arizona press
- Franklin, K. A., K. Lyons, P. L. Nagler, D. Lampkin, E. P. Glenn, F. Molina-Freaner, T. Markow & A. R. Huete. (2006). Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) land conversion and productivity in the plains of Sonora, Mexico. *Biological Conservation* 127: 62-71
- Gama, L. S., 1994. Análisis morfológico y cariológico de *Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb. Y *Pachycereus aff. Weberi* (J. Coulter) Backeb. (Cactaceae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM, México DF.
- Gibson, A. C. & P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. Cambridge.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet & L. V. Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, México. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208
- Godínez-Álvarez, H. & A. Valiente-Banuet. 2000. Fruit-feeding behaviour of the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seed. *Biotropica* 32: 552-556
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde & P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in Cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173-203
- Hobbs, R. J. & C. J. Yates. 2003. Turner Review No. 7 Impacts of ecosystems fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51: 471-488
- Holt, E. C. 1985. Buffelgrass-A brief history. In: E. C. A. Runge and J. L. Schuster (ed.) *Buffelgrass: Adaptation, management and forage symposium*. Texas Agr. Exp. Sta. MP-1575. College Station
- Hughes, F. & P. M. Vitousek. 1993. Barriers to shrub reestablishment following fire in the seasonal submontane zone of Hawaii. *Oecologia* 93: 557-563
- Ibarra, F. F., M. H. Martín y M. F. Silva. 1987. ¿ Que es un sistema de pastoreo ?. *Boletín Rancho*. Vol. 5 No. 33. PATROCIPES-SARH, Gobierno del Estado de Sonora, U. G. R. S.

- Ibarra, F. F., J. R. Cox, M. H. Martin-R., T. A. Crowl & C. A. Call. 1995. Predicting buffelgrass survival across a geographical and environmental gradient. *Journal of Range Management* 48: 53-59
- Ibarra, F. F., J. R. Cox, M. Martin-Rivera, T. A. Crowl, B. E. Norton, R. E. Banner & R. W. Miller. 1999. Soil physicochemical changes following buffelgrass establishment in Mexico. *Arid Soil Restoration and Rehabilitation* 13: 39-52
- Jackson, j. 2005. Is there a relationship between herbaceous species richness and buffel grass (*Cenchrus ciliaris*)?. *Austral Ecology* 30: 505-517
- Jennersten, O. 1988. Pollination of *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2: 359-366
- Johnson, D. S. 1924. The influence of insolation on the distribution and on the developmental sequence of the flowers of the giant cactus of Arizona. *Ecology* 5: 70-82
- Kauffman, J. B., M. Steele, D. Cummings & V. Jaramillo. 2003. Biomass dynamics associated with deforestation, fire and conversion to cattle pasture in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 176: 1-12
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725
- León de la Luz, J. L., & R. D. Cadena. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 75-87
- Levine, J. M., M. Vilá, M. D. D'Antonio, J. F. Dukes, K. Grigulis & S. Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London series B, Biological Sciences* 270: 775-781
- Lonsdale, W. M. & R. W. Braithwaite. 1988. The shrub that conquered the bush. *New Scientist* 120: 52-55
- Maass, J. M., C. F. Jordan & J. Sarukhan. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *Journal of Applied Ecology* 25: 595-607
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. In: Bullock, S. H., H. A. Mooney and E. Medina (eds). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University press
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. E., M. Clout & F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* 10: 689-710
- Martín, R. M. H., J. R. Cox & F. F. Ibarra. 1995. Climatic effects on buffelgrass productivity in the Sonoran Desert. *Journal of Range Management* 48: 60-63

- Masera, R. M., M. J. Ordóñez & R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35: 265-295
- McAuliffe, J. R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *The American Naturalist* 131: 459-490
- McIvor, J. G. 2003. Competition affects survival and growth of buffel grass seedlings – is buffel grass a coloniser or an invader?. *Tropical Grasslands* 37: 176-181
- McLaughlin, S. P. & J. E. Bowers. 1982. Effects of wildfire on a Sonoran Desert plant community. *Ecology* 63: 246-248
- Melgoza, G., R. S. Nowak & R. J. Tausch. 1990. Soil water exploitation after fire: competition between *Bromus tectorum* (cheatgrass) and two native species. *Oecologia* 83: 7-13
- Molina-Freaner, F., A. Rojas-Martínez, T. H. Fleming & A. Valiente-Banuet. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *Journal of Arid Environments* 56: 117-127
- Montijo, J. A. 2000. Caracterización de suelos en praderas de zacate buffel (*Cenchrus ciliaris*) de la región central del Estado de Sonora. Tesis, Ing. Agrónomo Zootecnista. Universidad de Sonora.
- Moody-Weis, J. & J. S. Heywood. 2001. Pollination limitation to reproductive success in the Missouri evening primrose, *Oenothera macrocarpa* (Onagraceae). *American Journal of Botany* 88: 1615-1622
- Mooney, H. & Cleland. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Science* 98: 5446-5451
- Nobel, P. S. 1996. Shading, osmoticum, and hormone effects on organ development for detached cladodes of *Opuntia ficus-indica*. *International Journal of Plant Science* 157: 722-728
- Nolasco, H., F. Vega-Villasante & A. Díaz-Rondero. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) Under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments* 36: 123-132
- Norma Oficial Mexicana NOM-062-ECOL-1994, que establece las especificaciones para mitigar los efectos adversos sobre la biodiversidad que se ocasionan por el cambio de uso del suelo de terrenos forestales a agropecuarios.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo.

Norma Oficial Mexicana NOM-020-RECNAT-2001, que establece los procedimientos y lineamientos que se deberán observar para la rehabilitación, mejoramiento y conservación de los terrenos forestales de pastoreo.

Paredes-A. R., T. R. Van Devender & R. S. Felger. 2000. Cactáceas de Sonora, México: su Diversidad, Uso y Conservación. IMADES-ASDM Press

Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. H. Williamson, B. Von Holle, P. B. Moyle, J. E. Byers & L. Goldwasser. 1999. Impact: toward a framework to understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1: 3-19

Parsons, J. J. 1972. Spread of African pasture grasses to the American tropics. In *The Africanization of the New World Tropical Grasslands*. Tübingen Geographische Studien 34: 141-153

Patronato del Centro de Investigaciones Pecuarias del Estado de Sonora A. C. (PATROCIPES). 1995. Guía Práctica para el Establecimiento, Manejo y Utilización del Zacate Buffel. PATROCIPES, Hermosillo, Sonora, México

Peterson, R. T. & E. L. Chalif. 1989. Aves de México: guía de campo. Editorial Diana, México D. F.

Petterson, M. W. 1991. Pollination by a guild of fluctuating moth populations: option for unspecialization in *Silene vulgaris*. *Journal of Ecology* 79: 591-604

Powell, H. A. & G. Powell. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176-179

Pyke, D. A. & J. N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67: 240-245

Quesada, M., K. E. Stoner, V. Rosas-Guerrero, C. Palacios-Guevara & J. A. Lobo. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: *Phyllostomidae*) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406

Raison, R. J., P. K. Khanna & P. V. Woods. 1985. Mechanisms of element transfer to the atmosphere during vegetation fires. *Canadian Journal of Forest Resources* 15: 132-140

Rejmanek, M. & D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1660

Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta & C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México D. F.

- Rzedowski, J. & Reyna-Trujillo, T. 1990. "Vegetación Potencial", en: Atlas Nacional de México: Biogeografía, Instituto de Geografía, UNAM, México D. F.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson & S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305-332
- Saucedo-Monarque, E., García-Moya, E., Castellanos-Villegas, A. E. y Flores-Flores, J. L. 1997. La riqueza, una variable de respuesta de la vegetación a la introducción del zacate buffel. *Agrociencia* 31: 83-90
- SAS, Institute. 1997. JMP statistical software package, version 3.1. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Shea, K. & P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 170-176
- Sih, A. & M. Baltus. 1987. Patch size, pollinator behaviour, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679-1690
- Silvius, K. M. 1995. Avian consumers of cardón fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita island, Venezuela. *Biotropica* 27: 96-105
- Sosa, V. J. & T. H. Fleming. 2002. Why are columnar cacti associated with nurse plants?. In: Fleming, T. H. and A. Valiente-Banuet (eds). *Columnar cacti and their mutualists*. The University of Arizona press
- Steenbergh, W. H. & C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at the Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 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 No. 8, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C.
- Tinoco-Ojanguren C. & F. Molina-Freaner. 2000. Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany* 78: 1489-1494
- Toledo, V. M. 1990. "El proceso de la ganaderización y la destrucción biológica y ecológica de México", in Leff, E. (ed.) *Medio Ambiente y Desarrollo en México*, Vol. I, Porrúa Eds., México, D. F.
- Trejo, I. & R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in México. *Biological Conservation* 94: 133-142
- Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin & J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127(2-3): 95-102

- Turner, R. M., J. E. Bowers & T. L. Burgess. 1995. Sonoran Desert Plants: An Ecological Atlas. The University of Arizona Press. Tucson Az.
- Valiente-Banuet A. & E. J. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971
- Valiente-Banuet, A., M. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, & L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 11: 103-119
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M. C. Arizmendi, & P. Dávila, P. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Central México. *American Journal of Botany* 84: 452-455
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, M. C. Arizmendi, & P. Dávila. 1997b. Pollination ecology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arids Environments* 37: 331-341
- Valiente-Banuet, A., M. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, A. Casas, H. Godínez-Álvarez, C. Silva & P. Dávila-Aranda. 2002. Biotic Interactions and population dynamics of columnar cacti. In: Fleming, T. H. and A. Valiente-Banuet (eds). *Columnar cacti and their mutualists*. The University of Arizona press
- Valiente-Banuet, A. & H. Godínez-Álvarez. 2002. Population and community ecology. In: Nobel, Park S. (ed). *Cacti: Biology and Uses*. University of California press
- Vitousek, P. M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integrations of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57: 7-13
- Vitousek, P. M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* 75: 1861-1876
- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope & R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478
- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, M. Rejmáneck & R. Westbrooks. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 2: 1-16
- Whisenant, S. G. 1990. Changing fire frequencies on Idaho's Snake River Plains: ecological and management implications. In: McArthur, E.D., E.V. Romney , S. D. Smith, and P.T. Tueller (eds.). *Proceedings: Symposium on Cheatgrass Invasion, Shrub Die-off, and Other Aspects of Shrub Biology and Management*, Las Vegas, Nv. USDA Forest Service Intermountain Research Station General Technical Report INT-276. Washington, D. C .

Yánes, G. 1999. Evaluación de los patrones de cambio de la cubierta vegetal y uso de suelo de la parte central del Estado de Sonora durante el período de 1970-1992, utilizando imágenes Landsat MSS. Tesis, Maestro en Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.

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

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth edition, Prentice Hall. Department of Biological Sciences, Northern Illinois University