



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

INTERACCIONES ECOLÓGICAS
ENTRE CACTÁCEAS COLUMNARES
Y PLANTAS PERENNES A LO LARGO
DE UN GRADIENTE DE ESTRÉS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

BIÓL. NADIA DEL CARMEN RUIZ NÚÑEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

MÉXICO D. F.



JUNIO DE 2007



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.

Envío a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Nadia del Carmen Ruiz Núñez

FECHA: 11/11/07

SERMA: [Firma]

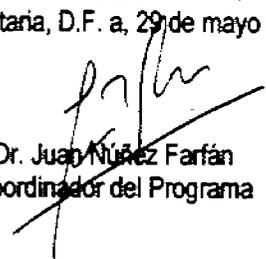
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de enero del 2007, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna **Nadia del Carmen Ruiz Núñez** con número de cuenta **96532487** con la tesis titulada: **"Interacciones ecológicas entre cactáceas columnares y plantas perennes a lo largo de un gradiente de estrés"** bajo la dirección del **Dr. Alfonso Valiente Banuet**.

Presidente:	Dr. Alejandro Casas Fernández
Vocal:	Dra. Clara Tinoco Ojanguren
Secretario:	Dr. Alfonso Valiente Banuet
Suplente:	Dra. Rocío Cruz Ortega
Suplente:	Dr. Miguel Martínez Ramos

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 29 de mayo del 2007


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

RECONOCIMIENTO A LOS APOYOS RECIBIDOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para llevar a cabo mis estudios de maestría, así como a la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM por el complemento de beca que recibí.

Al financiamiento que hizo posible esta investigación proveniente de la DGAPA, proyecto PAPIIT No. IN 227605-3, otorgado al Dr. Alfonso Valiente Banuet.

Al Dr. Alfonso Valiente Banuet, Dr. Miguel Martínez Ramos y Dr. Alejandro Casas Fernández, miembros del Comité Tutorial.

*A las oaxaqueñas y oaxaqueños dignos que
con su lucha justa alumbran el futuro*

A mi amado Sergio

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer muy especialmente al Dr. Alfonso Valiente Banuet, "mi maestro", por la formación académica recibida, por todas sus valiosas enseñanzas y sobre todo, por haberme dado muy generosamente, la oportunidad de desarrollar la idea de esta investigación. Gracias Vali por tu ayuda y disposición para resolver todas mis dudas y contratiempos, por tu confianza y excelente opinión de mi trabajo. Gracias por tu amistad y apoyo incondicional en momentos difíciles de mi vida.

A los miembros del comité tutorial, al Dr. Alejandro Casas Fernández por sus valiosos comentarios para el mejoramiento de la tesis y por su interés y colaboración en todo momento. Alejandro eres "la honra de un pueblo" y al Dr. Miguel Martínez Ramos por sus interesantes sugerencias y aportaciones al trabajo y su ayuda en los análisis de resultados.

Agradezco de todo corazón a la Dra. Rocío Cruz Ortega por su ayuda y colaboración invaluable en el proceso de extracción de ácido málico de las muestras. Por fomentarme el gusto por el maravilloso mundo de la fisiología vegetal. Por sus consejos y ánimos en los momentos difíciles y sobre todo por alimentarme para que dejará de "fotosintetizar" en el momento más intenso del análisis de muestras.

También agradezco a la Dra. Clara Tinoco Ojanguren por su gran disponibilidad para la revisión de este trabajo y principalmente, por su contribución fundamental en la parte fisiológica. Muchas gracias, aprendí mucho y la tesis dió otro salto cualitativo.

A las autoridades de Santa María Tecomavaca, Santiago Quiotepec, Coxcatlán y Zapotitlán de las Salinas que me otorgaron todas las facilidades para trabajar en sus tierras. En particular, al presidente de bienes comunales de Tecomavaca don Efraín y a su esposa, a don Alejo, juez de paz de San Rafael y a don Maurino y doña Vicky encargados del Jardín Botánico en Zapotitlán.

A mis ayudantes y ayudantas de campo por su invaluable participación en la parte más agotadora de una investigación. Gracias al M. en C. Adolfo Vital Rumebe, al Arnoldo, al Chinto, a Sergio, a Elena y a Osquitar, a Paco Beto, a Ana, a Carlos, a Ana Isabel, a Vali y a los ayudantes de Ana y Beto.

Muchas gracias a Sergio Bourguet por la formación de la tesis y la elaboración de imágenes, gráficas y cuadros. Por segunda ocasión contribuye con lo mejor de su arte para mi trabajo, además de su paciencia, comprensión y amor para mi persona.

A mi querida "prima" Elena por sus enseñanzas estadísticas y académicas, y sus opiniones y contribuciones a la tesis. Gracias por las porras y tu gran amistad.

Al Biol. Rubén Pérez Ishiwara por sus comentarios para el diseño de toma de fotografías hemisféricas y en el análisis de las fotos.

Quiero agradecer también a mis compañeros de laboratorio, los presentes y los que ya no están, a Pedro, Juan Pablo, Adolfo, Mirna, Javier, Luguí, Elena, Ana, José, Margarita, Sandra, Amelia, Arnoldo, Tamara, Rocío y Lety por la retroalimentación y los buenos momentos juntos. Gracias por sus ánimos.

Finalmente quisiera agradecer con toda mi alma a mis amigas de toda la vida que junto con mi familia me impulsan a seguir creciendo académicamente y como ser humano. Gracias ma', pa', hermanos, son un gran ejemplo para mí.

ÍNDICE

<i>Reconocimiento a los apoyos recibidos</i>	4
<i>Agradecimientos.</i>	6
<i>Resumen</i>	9
<i>Abstract</i>	10
INTRODUCCIÓN	11
MATERIALES Y MÉTODOS	16
Zonas de estudio, 16	
Relación del estado hídrico del suelo y el gradiente de precipitación, 18	
Estructura poblacional de <i>N. tetetzo</i> y <i>C. columna-trajani</i> en los sitios méxicos, 18	
Distribución espacial de cactáceas con respecto a plantas perennes, 19	
Fase experimental. Remoción de vecinos, 20	
Medición de parámetros fisiológicos: ganancia de carbono, 22	
Relación entre luz y abundancia de cactáceas, 23	
RESULTADOS	25
Relación del estado hídrico del suelo y el gradiente de precipitación, 25	
Estructura poblacional de <i>N. tetetzo</i> y <i>C. columna-trajani</i> en los sitios méxicos vs. xé- ricos, 26	
Distribución espacial de cactáceas con respecto a plantas perennes, 29	
Remoción de vecinos, 35	
Ganancia de carbono en <i>Neobuxbaumia tetetzo</i> y <i>Cephalocereus columna-trajani</i> , 39	
Relación entre luz y abundancia de cactáceas, 40	
DISCUSIÓN	44
CONCLUSIONES	50
APÉNDICES	51
Apéndice 1, 51	
Descripción de la vegetación en el extremo más húmedo del gradiente, 51	
Similitud florística de las comunidades vegetales muestreadas en el gradiente, 53	
Apéndice 2, 53	
Apéndice 3, 58	
BIBLIOGRAFÍA	59

RESUMEN

La identificación de los factores que explican la distribución y abundancia de especies que determinan patrones diferenciales de diversidad en las comunidades, es un tema central de investigación en ecología. En años recientes un enfoque promisorio ha sido determinar el papel que tiene el ambiente físico sobre el balance entre facilitación y competencia en interacciones planta-planta, hipotetizándose que en un gradiente de estrés, las interacciones pasan de positivas a negativas en ambientes de alto a bajo estrés, respectivamente. En este trabajo se hipotetizó que a lo largo de un gradiente de precipitación en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, la distribución y la abundancia de cactáceas estarían determinadas por interacciones de facilitación en los ambientes más xéricos, en tanto que en los ambientes más húmedos la competencia sería el mecanismo determinante. Se analizó la distribución espacial, la abundancia y la riqueza de especies de cactáceas para determinar el efecto de las interacciones; y se incluyó una fase experimental que evaluó el efecto de la remoción de vecinos sobre el desempeño de plántulas y juveniles de *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus columna-trajani*. Los resultados mostraron que en hábitats xéricos, las cactáceas están asociadas a plantas perennes y que esta asociación aumenta su riqueza debido a que la facilitación es un mecanismo incluyente de especies en las comunidades. En cambio, en los sitios más húmedos, la riqueza de cactáceas decrece, se distribuyen más uniformemente y presentan un efecto de repulsión relacionado con la disminución en la cantidad de luz necesaria para alcanzar el punto de saturación de luz. En ambientes más húmedos, los individuos de *N. tetetzo* con exclusión de vecinos tuvieron un mejor desempeño que los tratamientos control, en tanto que *C. columna-trajani* mostró un efecto neutro ya que los suelos donde crece restringen la infiltración hídrica y la vegetación se asemeja más a un ambiente de mayor estrés. En los sitios más áridos (matorrales xerófilos), los individuos focales de ambas especies disminuyeron su desempeño cuando les fueron excluidos sus vecinos. Los resultados indican que, a lo largo del gradiente, las interacciones de competencia predominan en ambientes más húmedos pero que éstas cambian a facilitación al aumentar las condiciones de aridez. Este trabajo presenta nueva evidencia empírica que explica los patrones de riqueza de cactus columnares en una de las zonas cactológicas más importantes de México.

ABSTRACT

*The ecological processes determining the distribution and abundance of species leading to differential patterns of species richness in communities is a central topic of ecological research. Recently, analyzing the role of physical environment on the balance between facilitation and competition has been a promissory approach. The main hypothesis in this approach is that through a stress gradient, plant interactions shift from positive in high abiotic stress conditions, to negative in relatively more benign environments. In this study we hypothesized that along a hydric gradient in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, the distribution and abundance of cacti would be determined by facilitation in the most stressful conditions, whereas in the more mesic areas negative interactions will be prevalent. We analyzed patterns of association-repulsion between cacti and other perennial plants as well as their abundance and richness along the gradient mentioned. In addition, through experimental removal of perennial plant neighbors we assessed the performance of young individuals of two columnar cacti species, *Neobuxbaumia tetetzo* and *Cephalocereus columna-trajani*. It was found that in xeric sites species richness of cacti was the highest showing a clumped distribution pattern associated to perennial plants. In contrast, in mesic sites species richness was lower than in xeric sites and individual plants of cacti had a repulsion effect with respect to trees and shrubs. The experiments showed that in less stressful environments, the performance of individual plants of *N. tetetzo* improved when their neighbors were removed, whereas in more stressed environments targeted individuals had a lower performance. In conclusion, the results show new evidence indicating that along the environmental gradient in one of the most important centers of biodiversity of cacti, facilitation explains the highest cactus richness by including species to communities, whereas competition has the reverse effect.*

INTRODUCCIÓN

La distribución y la diversidad de las especies vegetales varían a lo largo de gradientes geográficos y ambientales, y su variación en diferentes sitios puede ser causada por factores históricos, geográficos, estocásticos, bióticos y abióticos (Bond *et al.*, 2001; Gaston, 2002; Rahbeck, 2005). Desde un punto de vista ecológico, la especialización fisiológica y principalmente el balance neto de las interacciones ecológicas que se desarrollan entre especies son los principales procesos que explican los patrones de riqueza y distribución de las comunidades (Bond *et al.*, 2001; Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002).

Así, por ejemplo, el balance entre interacciones de competencia y facilitación desempeña un papel central en la dinámica de las poblaciones y en la estructura de las comunidades (Callaway, 1995; Pugnaire *et al.*, 1996; Callaway y Walker, 1997; Armas y Pugnaire, 2005). Este balance cambia a lo largo de gradientes de disponibilidad de recursos, por lo que la productividad o la adecuación de las especies interactuantes estará determinada por las condiciones ambientales en las que se desarrollan los organismos (Pugnaire y Luque, 2001). Desde un punto de vista funcional, bajo condiciones de alto estrés ambiental, la habilidad que tienen las plantas para convertir energía a biomasa se ve fuertemente limitada al reducir su productividad, y con ello se reduce el papel de la competencia y son favorecidas las especies tolerantes al estrés (Grime, 1982).

La "hipótesis del gradiente de estrés" formaliza conceptualmente la relación entre estrés abiótico e interacciones, y predice que la facilitación será más intensa o importante en condiciones más severas y que ésta cambiará a competencia en ambientes comparativamente más benignos (Bertness y Callaway, 1994; Brooker *et al.*, 2005). Este patrón se ha verificado en zonas subalpinas y alpinas en diferentes partes del mundo, donde se ha detectado que procesos competitivos entre especies a bajas elevaciones, en ambientes relativamente benignos y con poca herbivoría, cambian a facilitación en elevaciones mayores donde los ambientes son más extremosos y existe mayor herbivoría (Callaway *et al.*, 2002).

Por lo tanto, las relaciones positivas entre especies mejoran el desempeño de las plantas beneficiadas cuando los factores abióticos limitan su crecimiento y su supervivencia (Bertness y Hacker, 1994; Greenlee y Callaway, 1996; Pugnaire y Luque, 2001; Tewksbury y Lloyd, 2001; Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002), o cuando hay perturbación en el ambiente (Callaway y Walker, 1997; Brooker y Callaghan, 1998). Por el contrario, las interacciones negativas son relevantes cuando los factores ambientales no son limitantes, condiciones bajo las cuales, al aumentar la biomasa y la productividad de las especies, algunas adquieren los recursos más fácilmente que otras, produciendo un efecto negativo que contribuye al decremento en la tasa de crecimiento y en la adecuación de las especies

afectadas (Bertness y Hacker, 1994; Greenlee y Callaway, 1996; Callaway y Walker, 1997; Brooker y Callaghan, 1998; Holzapfel y Mahall, 1999; Pugnaire y Luque, 2001; Tewksbury y Lloyd, 2001; Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002).

Este balance entre facilitación y competencia también varía de acuerdo con las etapas del ciclo de vida, la fisiología de los organismos y los efectos indirectos de otras especies (Valiente-Banuet *et al.*, 1991a; Aguiar *et al.*, 1992; Pugnaire *et al.*, 1996; Holmgren *et al.*, 1997; Callaway y Walker, 1997; Callaway, 1998; Brooker y Callaghan, 1998; Goldberg *et al.*, 1999; Armas y Pugnaire, 2005). Por ejemplo, Espigares *et al.* (2004) encontraron que al establecerse *Retama sphaerocarpa*, presenta interacciones de competencia con plantas herbáceas, mientras que en la etapa adulta tiene interacciones de facilitación con estas mismas especies. En otro estudio, Callaway *et al.* (1996) encontraron que *Pinus monophylla*, una especie tolerante a la sequía, es facilitada por *Artemisia tridentata* en el desierto; en cambio, *Pinus ponderosa*, especie menos tolerante a la sequía, compete por agua con *A. tridentata* en ambientes más secos debido a su poca eficiencia en el uso de este recurso.

El efecto de ambos tipos de interacciones puede ocurrir simultánea y bidireccionalmente (Holzapfel y Mahall, 1999). Algunas plantas facilitan el establecimiento de otras al mejorar condiciones ambientales, como por ejemplo, aumentando la materia orgánica o disminuyendo las fluctuaciones de temperatura (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Maestre *et al.*, 2003); pero a su vez pueden tener efectos negativos sobre las plantas beneficiadas al reducir la luz o al excretar sustancias alelopáticas (Franco y Nobel, 1989; Holmgren *et al.*, 1997; Callaway y Walter, 1997; Jones *et al.*, 1997; Brooker y Callaghan, 1998; Holzapfel y Mahall, 1999; Pagès *et al.*, 2003). De hecho, el efecto neto de las interacciones bióticas es la suma desigual de la competencia y la facilitación (Holzapfel y Mahall, 1999; Choler *et al.*, 2001; Liancourt *et al.*, 2005). Este efecto, que depende del ambiente físico, se ve reflejado a largo plazo en la distribución y abundancia de las especies en gradientes ambientales (Callaway, 1997).

En zonas áridas y semiáridas, el estrés ambiental es un factor que limita la producción fotosintética (Brooker y Callaghan, 1998) debido a la escasez de agua y nutrientes, así como a la alta radiación y las temperaturas extremas. Por tanto, las interacciones positivas representan mecanismos de amortiguamiento al estrés, mediante plantas benefactoras que modifican el ambiente debajo de sus copas, formando islas de fertilidad que favorecen el reclutamiento, el crecimiento y la supervivencia de las plantas beneficiadas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Pugnaire *et al.*, 1996; Tewksbury y Lloyd, 2001; Callaway *et al.*, 2002).

Al formar microambientes que facilitan la germinación de otras, las plantas facilitadoras o benefactoras se convierten en "plantas nodriza" que funcionan como "ingenieras" del ecosistema creando y manteniendo hábitats y modificando la disponibilidad y el efecto de los recursos sobre las plantas beneficiadas (Jones *et al.*, 1997). También promueven las interacciones con organismos be-

néficos como micorrizas, bacterias o polinizadores, y algunas veces, eliminan y protegen a las plantas de posibles competidores y depredadores (Callaway, 1995; Jones *et al.*, 1997).

En ambientes xéricos, las plantas nodriza propician una disminución de la radiación y la temperatura, así como un aumento de la humedad edáfica y la disponibilidad de los nutrientes en el suelo; factores que, en su conjunto, son las causas principales para que las plantas beneficiadas se encuentren en una distribución espacial agregada (*e. g.* Yeaton y Romero Manzanares, 1986; Hutto *et al.*, 1986; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991a; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Pugnaire y Luque, 2001; Tirado y Pugnaire, 2003). Sin embargo, al ir creciendo, las especies beneficiadas llegan a competir por agua y luz con sus benefactoras (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1991a; Callaway y Walker, 1997), reduciendo su crecimiento y afectando su supervivencia hasta que la especie nodriza es reemplazada y desaparece la asociación (Yeaton, 1978; McAuliffe, 1984; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b).

En el caso de los hábitats méxicos sucesionales en bosques templados y en selvas tropicales húmedas, también se han reportado interacciones de facilitación, que al parecer se dan como respuesta al incremento del estrés ambiental causado por la disminución de la cubierta vegetal (Callaway, 1998; Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002). Challenger (1998) afirma que en las selvas subhúmedas y húmedas, el ambiente puede ser muy hostil para las semillas y las plántulas en las primeras etapas sucesionales, debido a que las temperaturas en la superficie del suelo y la radiación solar incidente son muy elevadas; por consiguiente, algunas especies necesitan de otras plantas que amortigüen estas condiciones para germinar y establecerse. Sin embargo, la competencia es la interacción que predomina. La competencia entre especies por agua o luz (Callaway, 1997; Holmgren *et al.*, 1997; Pugnaire y Luque, 2001) se debe a la sombra que genera la densidad del estrato arbóreo y arbustivo (Challenger, 1998), lo cual disminuye el crecimiento y la supervivencia de las plantas (Pagès *et al.*, 2003). Por ejemplo, Tewksbury y Lloyd (2001) encontraron que el árbol *Olneya tesota* tenía efectos negativos sobre la riqueza de plantas anuales y que éstos, estaban relacionados directamente con la competencia hídrica y la disminución de la luz asociada con el tamaño de su copa.

A lo largo de gradientes de disponibilidad de luz y agua, la respuesta de las plantas a los efectos combinados de luz y humedad está caracterizada por la disyuntiva entre tolerancia a la sequía o a la sombra. Smith y Huston (1989) (citados por Holmgren *et al.*, 1997) sostienen que las plantas no pueden ser tolerantes a ambos factores, por lo que proponen que las plantas son menos tolerantes a la sombra bajo condiciones de sequía. Esta idea es contradictoria con lo que sucede generalmente en el establecimiento de plantas en zonas áridas y semiáridas, cuyas plántulas preferentemente crecen bajo las copas de las nodrizas. Holmgren *et al.* (1997) explican esta paradoja mediante un modelo que simula el efecto que tiene la disponibilidad de agua y luz en el establecimiento, creci-

miento y supervivencia de las plantas. El modelo enfatiza que las plantas facilitadoras pueden tener simultáneamente efectos positivos y negativos sobre las plantas beneficiadas. Por consiguiente, la facilitación únicamente ocurre cuando la disponibilidad de agua bajo el dosel excede el costo de los bajos niveles de luz, y las plantas siguen siendo tolerantes a la sequía. Por tanto, la facilitación es el único patrón posible para el establecimiento de plantas en ambientes xéricos al incrementarse el estrés hídrico en espacios abiertos (Holmgren *et al.*, 1997).

En cambio, las plantas que viven en ambientes méxicos son más tolerantes a la sombra. Holmgren *et al.* (1997) plantean que bajo condiciones de poca luz puede haber tanto interacciones de facilitación como de competencia, dependiendo de la cantidad de agua que haya en el sitio y de que las tasas de crecimiento de las plantas sean mayores que en las de plantas de zonas áridas. Excepto en la más profunda sombra, las plántulas pueden establecerse, crecer y sobrevivir a lo largo del gradiente dosel-espacio abierto porque la pérdida de humedad puede ser muy reducida y de esta manera, se amortigua la competencia por luz.

Sin embargo, a lo largo de este gradiente, siempre hay un punto en el que el establecimiento y desempeño de las plántulas disminuye conforme se alejan del dosel (Holmgren *et al.*, 1997). Al ser plantas más tolerantes a la sombra, necesitan grandes cantidades de agua para crecer y sobrevivir, por lo que se esperaría que fueran más sensibles al estrés hídrico y que las interacciones de facilitación puedan suceder en ambientes méxicos (Smith y Huston, 1989, citados por Holmgren *et al.*, 1997). Por otra parte, también se ha visto que hay plantas poco tolerantes a la sombra que presentan mayor reclutamiento y crecimiento en espacios abiertos en estos ambientes. Esto se debe a que la sombra genera un exceso de humedad que dificulta el establecimiento y el crecimiento de plántulas al bajar sus niveles de productividad y su capacidad de compensar la herbivoría (Holmgren *et al.*, 1997).

Pagès *et al.* (2003) determinaron el efecto negativo de la sombra sobre la biomasa en un experimento de facilitación indirecta con dos especies de pinos y dos de angiospermas, encontrando que en las especies tolerantes a la sombra el efecto negativo se compensó por el aumento del nitrógeno que proporcionaban las demás plantas que crecían junto a ellas, debajo de las copas de los árboles. Esto coincide con lo que señala el modelo de Holmgren *et al.* (1997), el cual establece que cuando la luz es insuficiente, aumentan los requerimientos de agua y nutrientes, y si estos recursos están disponibles compensarán la falta de luz, haciendo que las plantas se vuelvan más tolerantes a la sequía y a la sombra.

En el valle de Tehuacán-Cuicatlán, las cactáceas columnares son los elementos fisonómicos y estructurales dominantes de la vegetación a lo largo de un gradiente ambiental marcado principalmente por la altitud y la precipitación (Valiente-Banuet *et al.*, 2000, 2002). Este gradiente recorre el valle de noroeste (más seco) a sureste (más húmedo) entre los estados de Puebla y Oaxaca, con una variación altitudinal que va de los 1900 m de altitud a los 550 m, y de 376.4

a los 700 mm de precipitación (Valiente, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 2000). Esta variación en la precipitación tiene una relación directa con la productividad primaria de los hábitats, determinando la presencia de matorrales xerófilos en las porciones de clima más seco hasta selvas bajas caducifolias en las más húmedas (Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

En los matorrales xerófilos se han reportado altas tasas de regeneración de cactáceas, y a la par, el exceso de radiación incidente es el factor principal que explica la mayor mortalidad de plántulas en la fase de establecimiento (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Flores *et al.*, 2004). En cambio, en las selvas bajas caducifolias, las tasas de regeneración de cactáceas son aparentemente menores que en los matorrales. Si el efecto modulador del estrés ambiental sobre el balance entre competencia y facilitación es correcta, los mecanismos que controlan la distribución y la abundancia de cactáceas en el valle de Tehuacán-Cuicatlán serán de facilitación en los ambientes xéricos y de competencia en los ambientes méxicos.

Bajo este contexto, cabría esperar que en los sitios de mayor estrés hídrico la dinámica de regeneración esté determinada por procesos de interacción positiva y las cactáceas muestren consistentemente distribuciones asociadas a plantas perennes, en tanto que en los ambientes méxicos se esperarían relaciones espaciales de repulsión con respecto a plantas perennes si la competencia regula la dinámica de regeneración y la supervivencia. Consecuentemente, la eliminación de los vecinos más cercanos tendría efectos positivos sobre la ganancia de carbono y sobre el crecimiento en plántulas y juveniles de cactáceas columnares en los sitios méxicos, mientras que en los ambientes xéricos ocurrirá lo contrario. Partiendo de la premisa de que a mayor precipitación y biomasa del dosel habrá una menor radiación fotosintéticamente activa (RFA), uno de los propósitos de este trabajo fue verificar si la RFA afecta la distribución y abundancia de cactáceas, considerando que al ser éstas plantas CAM, necesitan superar el punto de compensación de luz para tener ganancia neta de carbono, crecer y aumentar la probabilidad de supervivencia. Entonces se podría esperar una relación significativa entre cantidad de luz y abundancia de cactáceas. Si la riqueza y la densidad de estas plantas disminuyen conforme aumenta la continuidad del dosel, entonces las interacciones de competencia por luz estarán predominando; y si la radiación incrementa, entonces las interacciones de facilitación aumentarán la riqueza y la densidad de cactáceas al protegerlas del exceso de radiación.

El objetivo central de esta investigación fue analizar estas hipótesis para el caso del cardón *Cephalocereus columna-trajani* y el tetecho *Neobuxbaumia tetetzo*, las dos especies de cactus columnares más importantes del valle de Tehuacán-Cuicatlán, pues ocupan cientos de km² como dominantes de la vegetación con densidades de hasta 1200 ind ha⁻¹ (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 2002).

MATERIALES Y MÉTODOS

Zonas de estudio

El estudio se llevó a cabo a lo largo de un gradiente en dirección noroeste-sureste ubicado entre los estados de Puebla y Oaxaca. A continuación se detallan las características ambientales de cada sitio (figura 1).

1. *Jardín Botánico "Helia Bravo"*. Este sitio se localiza en el municipio de Zapotitlán de las Salinas, Puebla ($18^{\circ} 20' N$ y $97^{\circ} 28' O$) a una elevación de 1407 msnm. El clima es $BS_0 h w(e) gw$ y corresponde a un clima seco, semiárido con lluvias en verano con cuatro meses típicos lluviosos (junio a septiembre) y una canícula marcada (García, 1988). La precipitación media anual va de 376.4 a 385.3 mm (Valiente, 1991, Comisión Nacional del Agua, 1997) con un máximo de lluvias que se presenta en junio con 96.5 mm y una temperatura promedio de $21.2^{\circ} C$. La vegetación es un matorral xerófilo dominado por cactáceas columnares (Rzedowski, 1994; Osorio *et al.*, 1996). Específicamente se trabajó en el Jardín Botánico donde predomina una tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo* y el cardonal de *Cephalocereus columna-trajani* que ocupan una posición contigua entre sí.
2. *San Rafael, Coxcatlán, Puebla*. Se localiza a los $18^{\circ} 16' N$ y $97^{\circ} 09' O$, a una altitud de 1010 m s.n.m. El clima es $BS_0 (h')w(w) (e)gw$ y corresponde a un clima seco, cálido con lluvias en verano (García, 1988). La precipitación media anual va de 394.6 a 404.4 mm (Valiente, 1991; Comisión Nacional del Agua) con un máximo de lluvia que se presenta en junio y julio con 109.53 mm y una temperatura promedio de $23.8^{\circ} C$. El tipo de vegetación es una selva baja caducifolia (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996). El sitio de muestreo se ubicó en los alrededores de la Cueva del maíz, en una tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo*.
3. *Santa María, Tecomavaca, Oaxaca*. Esta comunidad se localiza a los $17^{\circ} 57' N$ y $97^{\circ} 01' O$, a una elevación de 660 m s.n.m. El clima es $BS_0 (h')w(w) (e)gw$ y corresponde a un clima seco muy cálido, con lluvias en verano (García, 1988). La precipitación media anual es de 508.4 mm de acuerdo a los registros del INEGI y la temperatura promedio es de $25.5^{\circ} C$. El tipo de vegetación es una selva baja caducifolia. Dentro de esta localidad se ubicaron dos áreas de muestreo. Una en la tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo* en la subida al cañón del Sabino y en la localidad Los compadres, ubicada en el camino antiguo a Santa María Ixcatlán, en el cardonal de *Cephalocereus columna-trajani*.
4. *Santiago, Quiotepec, Oaxaca*. Esta comunidad se localiza a los $17^{\circ} 54' N$ y $96^{\circ} 58' O$, a una elevación de 545 m s.n.m. El clima es $BS_0 (h')w(w) (e)gw$

y corresponde a un clima seco, cálido con lluvias en verano (García, 1988). La precipitación media anual es de 513.2 mm de acuerdo a los registros de la Comisión Nacional del Agua (1997), con una temperatura promedio de 25.1° C. La vegetación predominante es la selva baja caducifolia pero por las condiciones fisiográficas se establece una selva mediana subperennifolia, ubicada a lo largo del río Cacahuatal y el río Grande (Valiente-Banuet, com. pers.). En este lugar se ubicó el último sitio de muestreo y debido a que la vegetación no había sido descrita, en el Apéndice 1 se presenta una caracterización de la vegetación hecha durante el desarrollo de este estudio.

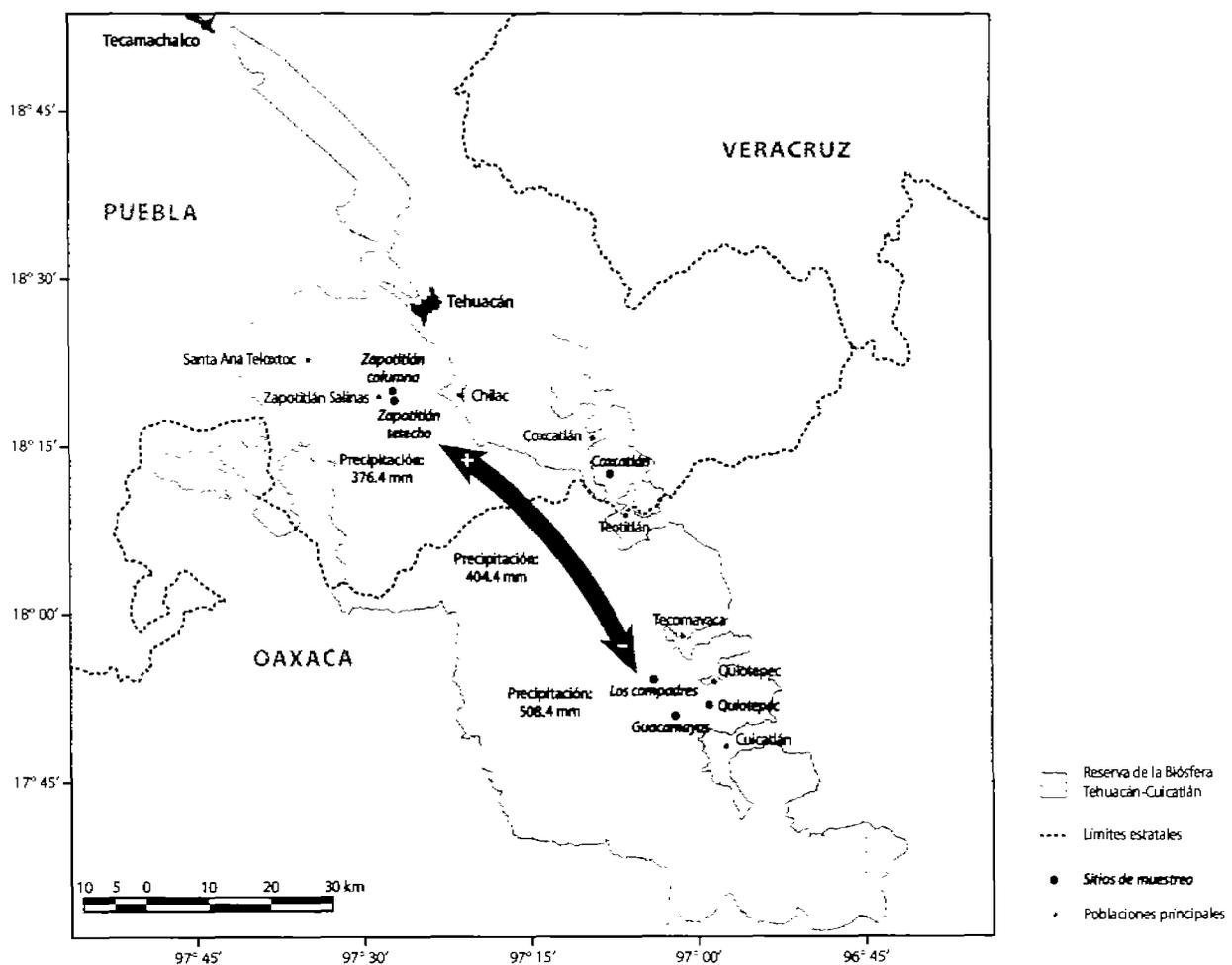


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio en el valle de Tehuacán-Cuicatlán. La flecha indica el gradiente de estrés hídrico de acuerdo a los valores de precipitación media anual en los sitios.

Relación del estado hídrico del suelo y el gradiente de precipitación

Las características edáficas como la presencia de carbonatos de calcio y la textura afectan la infiltración superficial y subterránea del agua de lluvia y, por lo tanto, la disponibilidad hídrica (Hamerlynck *et al.*, 2000). Debido a esto se realizó una determinación del contenido hídrico en el suelo de las seis localidades de muestreo. En cada una de ellas se tomaron tres muestras de suelo bajo el dosel de árboles o arbustos. Este muestreo se realizó en un solo día posterior a un evento lluvioso durante la época de lluvias (septiembre).

Cada muestra se tomó a una profundidad entre 5 y 10 cm y se quitó la capa superficial de materia orgánica y fragmentos de roca. Las muestras de suelo se depositaron en cápsulas de sellado hermético y fueron pesadas en una báscula (OHAUS modelo CT200 con una precisión de $200 \times 0.01\text{g}$). El contenido de humedad se determinó mediante el método gravimétrico. En el laboratorio las muestras fueron secadas en una estufa (Riossa), a 110°C , durante siete días hasta que llegaron a un peso constante.

La humedad de las muestras de suelo se obtuvo por la diferencia de pesos húmedo (inicial) y seco (final). La humedad del suelo se expresó en porcentaje referido a peso del suelo por medio de la siguiente ecuación (Maderey y Jiménez, 2005):

$$W = \frac{100 \times (pm - pd)}{pd}$$

Donde: W = % de humedad por peso
 pm = peso de la muestra húmeda
 pd = peso de la muestra seca

Se compararon los valores promedio entre localidades con base en un análisis de la varianza y una prueba de Tukey (JMP 5.0, 2002), habiendo evaluado previamente la homogeneidad y la homocedasticidad de la varianza mediante la prueba de Shapiro-Wilk y el test de Levene (JMP 5.0, 2002).

Estructura poblacional de *N. tetetzo* y *C. columna-trajani* en los sitios méxicos

Para conocer y comparar la estructura de la población de *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus columna-trajani* en las selvas y en los matorrales xerófilos se realizaron muestreos en las dos localidades de selva baja en Santa María Tecomavaca, siguiendo la metodología propuesta por Valiente-Banuet *et al.* (1991b) para el matorral xerófilo. En cuadrantes de $20 \times 50\text{ m}$ se midió la altura a todos los individuos de *N. tetetzo* y de *C. columna-trajani*, y se contó cuantas plantas menores e iguales a 1.50 m se encontraban a la sombra de plantas leñosas y en espacio abierto.

Con los datos registrados se construyó la estructura de las poblaciones mediante un histograma de frecuencias de alturas de los individuos, considerando la altura como estimador de la edad. Los resultados de *N. tetetzo* se convirtieron a proporciones para las diferentes categorías de tamaños y se compararon con los datos obtenidos para esta especie por Godínez-Álvarez *et al.* (1999) en los matorrales xerófilos. Con *C. columna-trajani* no se pudieron comparar los resultados del histograma por no contar con la información para esta especie en los matorrales xerófilos.

Distribución espacial de cactáceas con respecto a plantas perennes

Para determinar si las relaciones espaciales entre cactáceas y plantas leñosas presentaban un efecto de agregación o de repulsión generado por facilitación o competencia respectivamente, se marcaron 30 puntos aleatoriamente en coordenadas cartesianas (X, Y) en cuadrantes de 20 × 30 m. A cada cactácea más cercana al punto aleatorio se le midió la distancia a la planta perenne más cercana (arbusto o árbol), y su media (d_j) se comparó con la media de una distribución esperada al azar obtenida de medir la distancia de cada punto aleatorio al árbol o arbusto más cercano (d_i).

Bajo la hipótesis nula $H_0: d_j/d_i = 1$; es decir, que las cactáceas se distribuyen aleatoriamente con respecto a los árboles o arbustos, se consideró que si hay un efecto de repulsión por efecto de competencia entonces el cociente de la distancia $d_j/d_i > 1$. En cambio si $d_j/d_i < 1$ entonces habría agregación. La hipótesis nula se planteó como un cociente a fin de eliminar el efecto de la abundancia de los árboles y arbustos en los datos del muestreo.

Los resultados se analizaron mediante una prueba de t-student pareada con el programa JMP 5.0 (2002); y se graficaron las medias de la distancia observada entre cactáceas y plantas perennes (d_j) con la cantidad de luz de cada sitio (FSD), cuyo método de obtención se describe más adelante.

Adicionalmente se llevó a cabo un análisis de distribución espacial de cactáceas con respecto a plantas perennes en las dos localidades de selva baja en Santa María Tecomavaca, similar al realizado por Valiente-Banuet *et al.* (1991b) para el matorral xerófilo en el extremo seco del gradiente. En cuadrantes de 20 × 50 m se midieron los dos diámetros perpendiculares de las copas de los árboles y arbustos y su altura; y se registró el número de individuos y la especie debajo de la copa de plantas perennes.

Con los datos obtenidos se calculó la cobertura con base en la siguiente fórmula:

$$C = \left(\frac{d_1 + d_2}{4} \right)^2 \pi$$

Donde: C = Cobertura promedio

d_1 = Primer diámetro de cobertura de la copa

d_2 = Segundo diámetro de cobertura de la copa

$\pi = 3.1416$

El número observado de cactáceas se comparó con el número esperado asumiendo que éste sería proporcional a la cobertura de cada especie perenne. La comparación se hizo mediante un análisis estadístico de G . Para evaluar la significancia de cada asociación se utilizó el análisis de residuales estandarizados y ajustados, d_{ij} considerando que si $d_{ij} \geq |2|$ entonces habría una diferencia significativa entre el valor observado y el valor esperado. Valores positivos significativos indicarían valores mayores que los esperados por azar, en tanto que valores negativos indicarían un número significativamente menor.

Los datos de individuos asociados y no asociados tanto de matorrales xerófilos como de selvas bajas caducifolias se analizaron por medio de una ji-cuadrada para determinar las diferencias en la distribución espacial.

Fase experimental. Remoción de vecinos

Se realizó un experimento de campo para determinar el efecto de la remoción de vecinos sobre la ganancia de carbono y crecimiento de plántulas y juveniles de las dos especies de cactáceas columnares a lo largo del gradiente. En cada localidad se marcaron 60 individuos de *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus columna-trajani*, entre los 3 y 75 cm de altura, y se mantuvo fija la orientación sur de las laderas. A cada individuo focal se le midió la altura antes de que empezara la época de lluvias (junio de 2005).

La remoción de los vecinos se hizo mediante podas totales de la cobertura vegetal de árboles y arbustos, a 2 m de radio de la planta focal ($N = 30$) y los controles permanecieron sin poda ($N = 30$). Antes y después de la poda se tomaron fotografías hemisféricas junto a cada cactácea, así como a las plantas control para conocer la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que estaba incidiendo sobre las cactáceas columnares. Tanto las podas como las fotografías hemisféricas se hicieron en época de lluvias. La variable de respuesta fue el crecimiento de las plantas un año después de iniciado el experimento en el mes de marzo del 2006 (época de secas).

Como la altura inicial de las plántas no fue uniforme, se calculó la tasa de crecimiento relativa con el objeto de eliminar el efecto de la diferencia del tamaño inicial de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$\text{Tasa de crecimiento} = \frac{hf - hi}{hi}$$

Donde:

hi = altura inicial de la planta

hf = altura final.

Se utilizó un diseño factorial con dos factores: factor sitio con tres niveles (Guacamayas, Coxcatlán y Zapotitlán-tetecho) para *N. tetetzo*, y dos niveles (Los

compadres y Zapotitlán-columna) para *C. columna-trajani*, y el factor vecinos con dos niveles: presencia o ausencia de vecinos. Se compararon los valores de las tasas de crecimiento entre tratamientos y controles mediante un análisis de la varianza de dos vías y una prueba de Tukey (JMP 5.0, 2002) para determinar en qué sitios el crecimiento había sido afectado por las podas. Previamente se evaluó la homogeneidad y la homocedasticidad de la varianza de los datos por medio de la prueba de Shapiro-Wilk y el test de Levene (JMP 5.0, 2002). Estos valores fueron además correlacionados con la radiación fotosintéticamente activa por medio de un análisis de regresión (JMP 5.0, 2002).

Con los valores promedio de las tasas de crecimiento de las dos especies se calculó el índice de efecto relativo de los vecinos (RNE) (Callaway *et al.* 2002), el cual evalúa el efecto de los vecinos X , como una estimación del desempeño de la planta en presencia (c) o en ausencia (t) de plantas vecinas y donde x es el valor más alto de (X_t y X_c).

El índice RNE tiene la siguiente fórmula:

$$\text{RNE} = \frac{X_t - X_c}{x}$$

Los valores de RNE están entre +1 y -1; los cuales al ser negativos indican facilitación y los positivos competencia. Para efectos de una mejor comprensión de los resultados, todos los valores fueron multiplicados por -1 para invertir los signos: positivo para facilitación y negativo para competencia.

Las fotografías hemisféricas se tomaron con una cámara digital Nikon Coolpix 8700, con un adaptador del objetivo ojo de pez FC-E9 y con un trípode Manfrotto. La cámara se programó en el modo automático y con una posición de foco al infinito. La cámara y el trípode se colocaron a una distancia del suelo de 40 cm junto a la cactácea focal bajo la planta nodriza. La cámara se orientó con el pentaprisma hacia el norte para tener un punto de referencia al momento de analizar las fotografías y con un nivel se aseguró que la cámara estuviera en posición horizontal. Las fotos se tomaron en días nublados durante el día, y en días despejados se tomaron muy temprano en la mañana entre las 6:30 y 8:00 y por la tarde entre las 5:00 y 6:00 con el fin de evitar que el reflejo de los rayos de luz directa provocaran en la lente un aro de luz que modificara la imagen real del dosel. También se evitó tomar fotografías en momentos de viento que pudieran modificar la estructura del dosel.

El análisis de las fotografías se hizo con el programa WinSCANOPY Pro V 2005b Regent Instruments Inc. En cada una de las fotografías analizadas se consideraron los valores de PPFD de radiación directa como valores de la radiación fotosintéticamente activa debajo del dosel (*sensu* WinSCANOPY Pro V 2005b).

Medición de parámetros fisiológicos: ganancia de carbono

Para evaluar el efecto de la poda sobre la ganancia de carbono se hizo un muestreo sin reemplazo con la mitad de los individuos marcados más grandes ($N = 30$, rango 20-75 cm de altura): 15 individuos con poda y 15 individuos sin poda en cada uno de los sitios de muestreo. Se cuantificó la acumulación nocturna de ácido málico en los tejidos, tomando dos muestras de la parte apical de cada individuo, al amanecer y dos al atardecer. Las muestras se colectaron con un sacabocado de 1 cm de diámetro (0.785 cm^2 por cada muestra) a una profundidad de 1 cm y los orificios en las plantas fueron sellados con cal viva (carbonato de calcio). Las muestras se tomaron únicamente en época de lluvias.

Las muestras se congelaron en nitrógeno líquido y la cuantificación de la cantidad de ácido málico se realizó por medio de titulación con KOH (0.01N) hasta neutralizar con un pH entre 6.8 y 7.0 medido con un potenciómetro marca iHANNA instruments. La extracción de ácido málico se hizo moliendo el tejido con nitrógeno líquido hasta obtener un polvo fino que fue diluido en 30 ml de agua destilada. Posteriormente las muestras se centrifugaron a 4000 rpm durante 15 minutos a 4°C en una centrífuga. La ganancia de carbono se calculó sustrayendo a la cantidad obtenida en la mañana (acumulación nocturna máxima de ácido málico), la cantidad de la tarde después de la descarboxilación diurna del ácido málico. La concentración de ácido málico se calculó con base en la fórmula utilizada por Sortibrán (1999):

$$N = \frac{\# \text{ equivalentes}}{1000 \text{ ml de solución}}$$

Donde N es la Normalidad, y la N de KOH es igual a 0.01 equivalentes en 1000 ml, y por lo tanto, el # de equivalentes de KOH titulados es igual al # de equivalentes de ácido málico. Entonces,

$$\# \text{ eq. de ácido málico} = \frac{\text{ml KOH} \times 1000 \text{ ml}}{0.01 \text{ eq.}}$$

La ganancia de carbono se expresa como μeq de ácido málico en cm^{-2} de área proyectada. Los resultados de la ganancia de carbono se compararon mediante un ANOVA de dos vías (JMP 5.0, 2002) bajo un diseño factorial con dos factores: factor sitio con tres niveles (Guacamayas, Coxcatlán y Zapotitlán-tetecho) o dos niveles (Los compadres y Zapotitlán-columna), para *N. tetetzo* y *C. columna-trajani* respectivamente, y factor cobertura vegetal con dos niveles, con exclusión y sin exclusión.

Relación entre luz y abundancia de cactáceas

Para conocer el ambiente lumínico y poder relacionarlo con la densidad de cactáceas de cada sitio estudiado se tomaron fotografías hemisféricas cada 10 m, a lo largo de cinco transectos de 50 m, señalados por un clavo enterrado con una banda de color, a una altura de 40 cm (25 fotografías por sitio). Las fotografías hemisféricas se tomaron bajo el mismo procedimiento que ya fue descrito anteriormente.

Las fotos se tomaron en época de lluvias y en época de secas con el objeto de que se pudieran comparar las diferencias en la penetración de la luz en los dos periodos del año, debido al cambio en el follaje de las copas de las plantas. El análisis de las fotografías se hizo con el programa WinSCANOPY Pro V 2005b Regent Instruments Inc.

Para cada una de las fotografías se consideraron los valores del factor de sitio directo (FSD), los valores de PPFd de radiación total para espacio abierto (radiación directa + radiación difusa) y PPFd de radiación directa o radiación fotosintéticamente activa debajo del dosel (*sensu* WinSCANOPY Pro V 2005b). El FSD es la proporción de luz directa, generada por la integración del total de rayos de luz que incide en una zona, a partir de una trayectoria solar definida para una latitud y mes dado, a lo largo de un día (Rich, 1988, 1990).

En este programa el valor está generado por la siguiente relación:

$$\text{Factor de Sitio Directo} = \frac{\text{Promedio de la radiación directa diaria recibida bajo el dosel}}{\text{Promedio de la radiación directa diaria recibida sobre el dosel}}$$

Por lo tanto, se consideró que este valor, podría brindar información más precisa acerca de las diferentes condiciones de luz en las que potencialmente se podrán establecer las cactáceas a lo largo de todo el gradiente ambiental. El rango del factor va de 0 para obscuridad absoluta a 1 para espacio abierto.

Los valores de la cantidad de luz (FSD) en época de lluvia y secas se analizaron bajo un diseño factorial de dos factores: factor sitio con seis niveles (Quio-tepec, Guacamayas, Los compadres, Coxcatlán, Zapotitlán-tetecho y Zapotitlán-columna), y factor temporada con dos niveles, época de lluvia y época de secas. Los valores promedio del FSD se compararon mediante un análisis de la varianza (ANOVA) de dos vías y una prueba *a posteriori* de t-Student (JMP 5.0, 2002).

A la par, a lo largo de los transectos donde se tomaron las fotografías hemisféricas, se establecieron parcelas circulares de 5 m de radio, de tal manera que el clavo determinó el centro de la parcela. Por lo tanto, a cada parcela le corresponde una foto hemisférica. En cada clavo se amarró una cuerda de 5 m de largo y conforme se marcaba la circunferencia de la parcela se realizaron conteos del número de individuos de todas las especies de cactáceas halladas dentro de la circunferencia.

En total se cubrió un área de 1963.5 m² en cada uno de los 5 sitios de estudio. Los registros totales de densidad y riqueza obtenidos por sitio se correlacionaron con la precipitación media anual por sitio y la media del FSD de cada localidad. Al tener el registro de luz del extremo húmedo del gradiente donde no se encontraron cactáceas en el suelo, se consideró necesario incluir en la regresión el extremo de radiación total (espacio abierto) donde tampoco se establecen las cactáceas. Por cada regresión se determinó el valor de la r^2 y su significancia (JMP 5.0, 2002). Además los datos fueron analizados mediante el programa EstimateS (Version 7.5.0) y Ecosim para determinar si el tamaño de la muestra representaba la densidad y la riqueza de cactáceas por sitio. En el Apéndice 3 se muestran los resultados del análisis de estos programas.

RESULTADOS

Relación del estado hídrico del suelo y el gradiente de precipitación

La humedad volumétrica del suelo en cada localidad mostró una relación positiva significativa con el incremento de la precipitación media anual (figura 2), siendo los valores promedios diferentes significativamente ($F = 11.5732$; g. l. 5; $p = 0.0003$) (figura 2, cuadro 1). Los sitios xéricos (Zapotitlán) presentaron los porcentajes de humedad más bajos (3.99% a 5.87%), seguidos de los sitios Coxcatlán (8.62%) y Los compadres (10.81%), y los porcentajes más altos correspondieron a las localidades mésicas, Guacamayas (14.22%) y Quiotepec (19.59%).

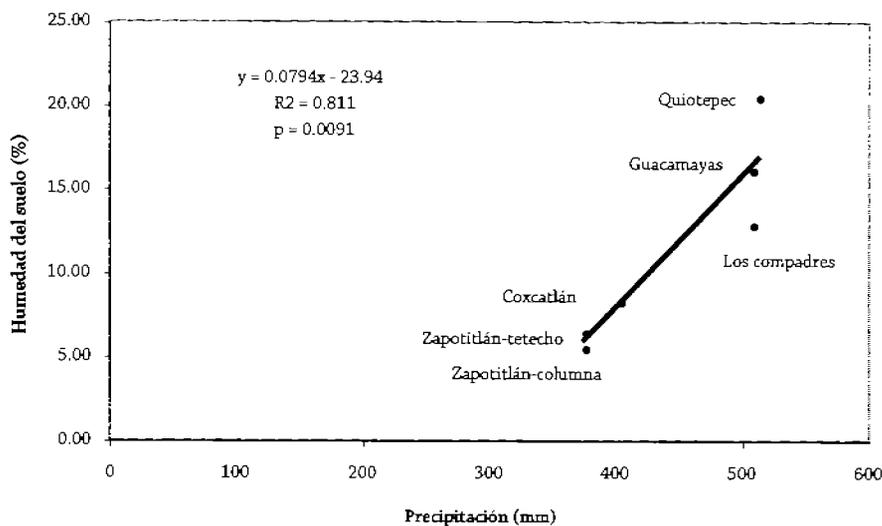


Figura 2. Relación entre la cantidad de lluvia (mm) y la humedad del suelo (%) en cada sitio de estudio. Cada punto representa el promedio de tres muestras de suelo por sitio.

Las medias del contenido de agua en el suelo de los matorrales no difirieron significativamente entre los sitios Coxcatlán y Los compadres, pero sí con el resto de sitios más húmedos (Guacamayas y Quiotepec) (cuadro 1); los sitios mésicos (Quiotepec, Guacamayas y Los compadres) tampoco difirieron entre sí (cuadro 1).

Sitio	Medias de peso (gr)	Comparaciones múltiples (Tukey-Kramer; Alfa = 0.05)	Precipitación (mm)
Quiotepec	20.493 ± 1.745	A	513.2
Guacamayas	16.173 ± 1.745	AB	508.4
Los compadres	12.883 ± 1.745	ABC	508.4
Coxcatlán	8.303 ± 1.745	BC	404.4
Zapotitlán-tetecho	6.450 ± 1.745	C	376.4
Zapotitlán-columna	5.503 ± 1.745	C	376.4

Cuadro 1. Humedad volumétrica del suelo (gr) obtenidos por la diferencia de peso entre las muestras frescas y secas de suelo. Medias con la misma letra no difieren significativamente.

La localidad Los compadres no tuvo diferencias significativas ni con los sitios xéricos ni con los sitios húmedos (cuadro 1), ocupando una posición intermedia aún cuando en este lugar llueve aproximadamente 508.4 mm. En este sitio, el suelo arcilloso, con un estado incipiente de carbonato de calcio a menos de 20 cm, afecta la infiltración, ocasionando que el agua volumétrica (10.81%) de este sitio sea casi la misma que en Coxcatlán (8.62%). Tanto Los compadres como Quiotepec tuvieron residuales significativos de -3.56 y de 3.67 respectivamente, indicando que el suelo de Los Compadres tiene una menor capacidad de mantenimiento de humedad y que la localidad Quiotepec tiene una mayor humedad, lo cual podría estar relacionado con la protección topográfica y la cercanía del río Cacahuatal.

Estructura poblacional de *N. tetetzo* y *C. columna-trajani* en los sitios mésicos vs. xéricos

En los sitios mésicos, la estructura de tamaños de la población de *Neobuxbaumia tetetzo* (N = 608 ind.) y *Cephalocereus columna-trajani* (N = 155 ind.) mostraron que la mayor cantidad de individuos se encuentran en las etapas más tempranas (0 a 0.30 m) y en las etapas maduras de su ciclo de vida (1.51 a \geq 6.50 m) (figura 3a y figura 4).

En el sitio mésico (Guacamayas), la proporción de plántulas y juveniles de la población de *N. tetetzo* registró un reclutamiento bajo, comparado a la proporción de individuos en etapas tempranas que encontraron Godínez-Álvarez *et al.* (1999) para matorrales xerófilos (sitio xérico) (figura 3). También se encontró que en el sitio mésico, los individuos más pequeños están asociados significativamente a plantas leñosas, pero esta situación se comienza a revertir cuando alcanzan tamaños de 1 metro de alto (figura 5).

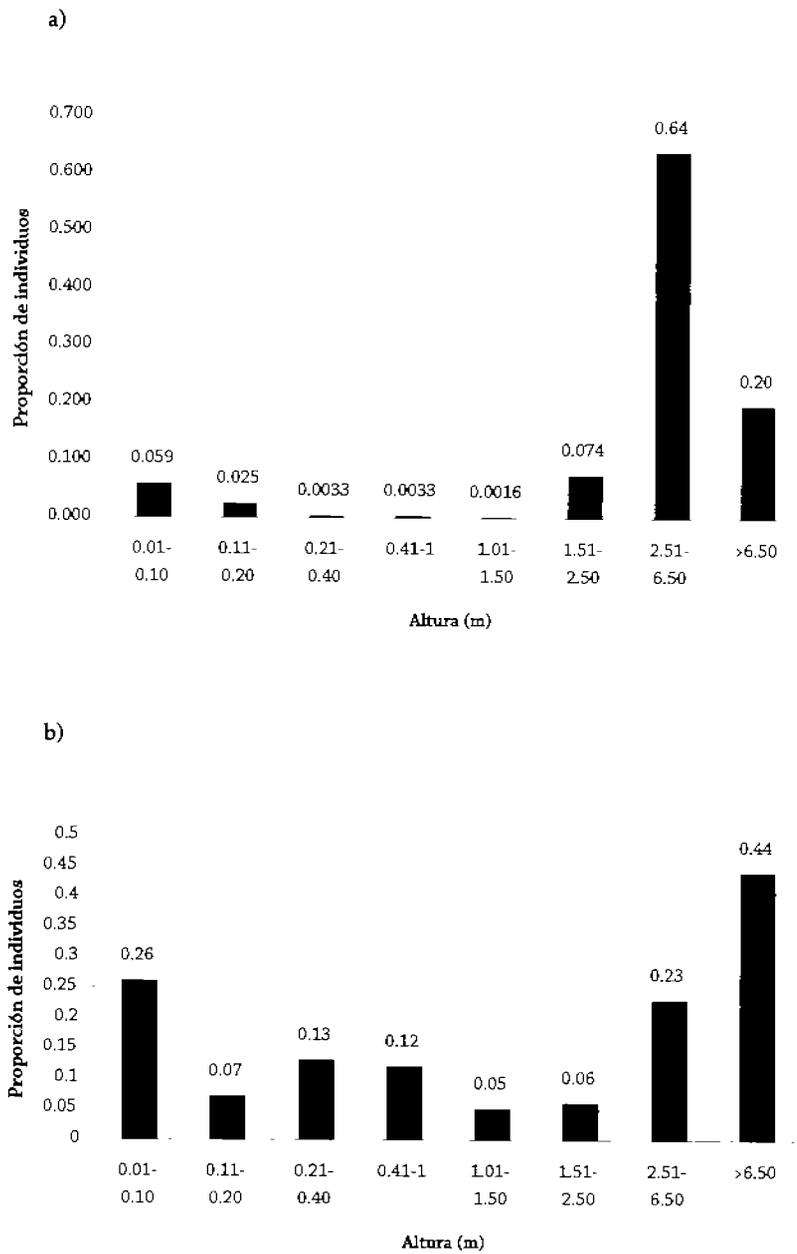


Figura 3. Distribución de alturas de individuos de *Neobuxbaumia tetetzo*: a) en la selva baja caducifolia en la localidad de Guacamayas, y b) los resultados reportados por Godínez-Álvarez *et al.* (1999) para los matorrales xerófilos de Zapotitlán.

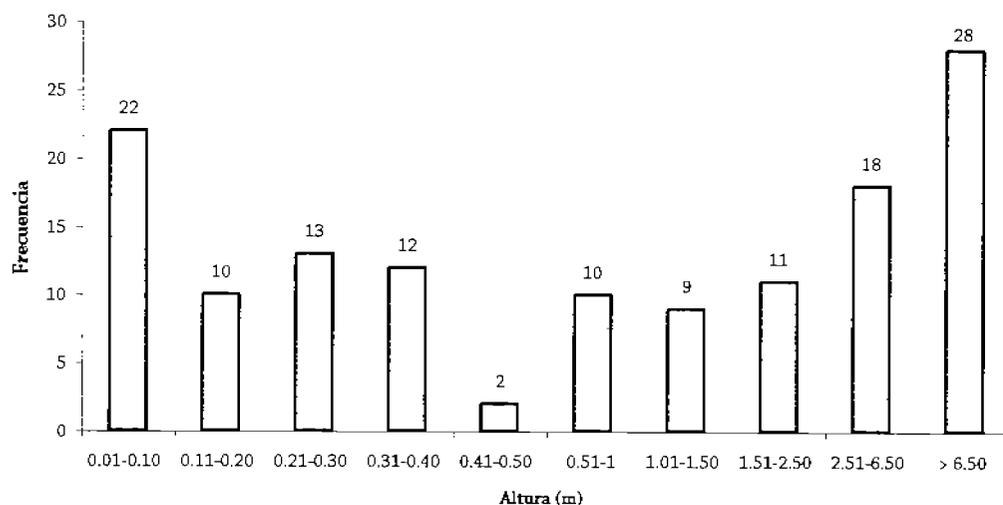


Figura 4. Distribución de frecuencias de alturas de individuos de *Cephalocereus columna-trajani* en la selva baja caducifolia en la localidad Los Compadres, en muestreos de 1000 m².

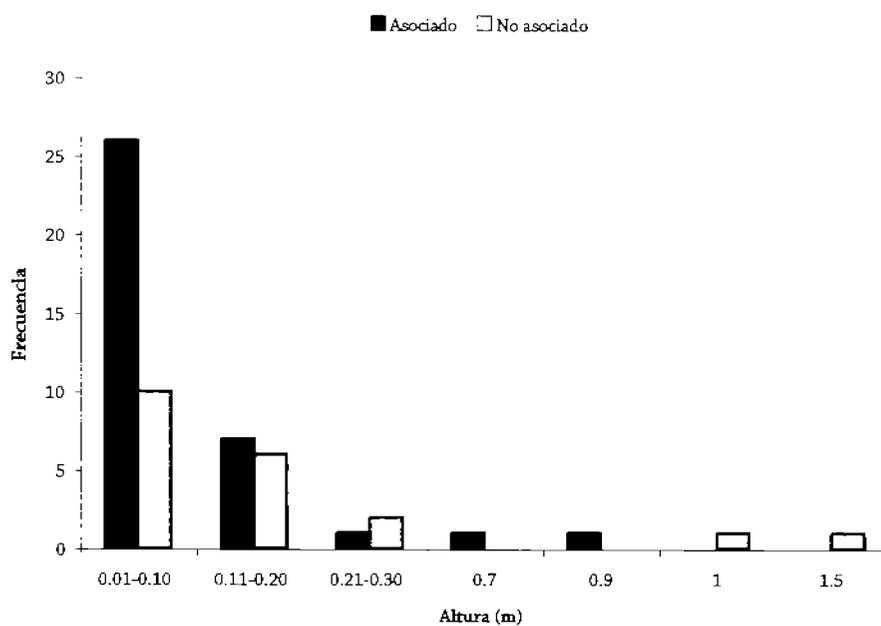


Figura 5. Distribución de individuos por alturas de *Neobuxbaumia tetetzo*, asociadas y no asociadas a plantas perennes en la localidad de Guacamayas en un área de muestreo de 1000 m².

Distribución espacial de cactáceas con respecto a plantas perennes

En las selvas bajas caducifolias en las localidades de Guacamayas y Los compadres se encontró un efecto de repulsión entre cactáceas y plantas perennes. La media del cociente entre la distancia de la cactácea a la planta perenne más cercana (d_j) y la distancia del punto aleatorio al arbusto y/o árbol más cercano (d_i) ($N = 30$) fue significativamente mayor a 1 en estos sitios (cuadro 2). En los sitios de menor humedad (Coxcatlán y Zapotitlán-tetecho) se registró una media significativa del cociente menor a 1, indicando una asociación significativa entre cactáceas y plantas perennes (cuadro 2).

Sitio	d_j	d_i	Media d_j/d_i	t	g. l.	P
Coxcatlán	84.23	158.43	0.693	6.722	29	0.05
Guacamayas	85.58	97.8	1.139	5.326	29	0.05
Los compadres	48.87	73.6	1.181	3.859	29	0.05
Zapotitlán-columna	31.9	35.53	1.506	3.478	29	0.05
Zapotitlán-tetecho	41.3	75.97	0.654	6.761	29	0.05

Cuadro 2. Análisis de t-student pareada del cociente d_j/d_i . d_j = distancia de las cactáceas a la planta perenne más cercana; d_i = distancia del punto aleatorio al arbusto y/o árbol más cercano.

En el matorral xerófilo donde se muestreó *Cephalocereus columna-trajani* (Zapotitlán-columna), la media de la distancia de las cactáceas a la planta perenne más cercana ($N = 30$) resultó ser menor (31.9 ± 4.62 cm) que la media de la distancia del punto aleatorio al arbusto y/o árbol más cercano (35.53 ± 4.63 cm) ($N = 30$), y también fue el menor valor de todos los valores de las medias de d_j de los demás sitios (cuadro 2). Esto indica que los individuos siempre están asociados a plantas perennes, no obstante que la media del cociente fue de 1.51 ± 2.37 ($N = 30$). Este resultado es explicable por la alta varianza encontrada en las distancias (coeficiente de variación = 157.5%) cuyos valores dependieron del efecto de la abundancia de los árboles y arbustos al aplicar el cociente d_j/d_i .

La relación entre las medias de las distancias de la cactácea a la planta leñosa más cercana con su respectiva cantidad de luz en cada sitio muestra que conforme disminuye la proporción de factor de sitio directo, la distancia entre las cactáceas y las plantas leñosas aumenta (figura 6).

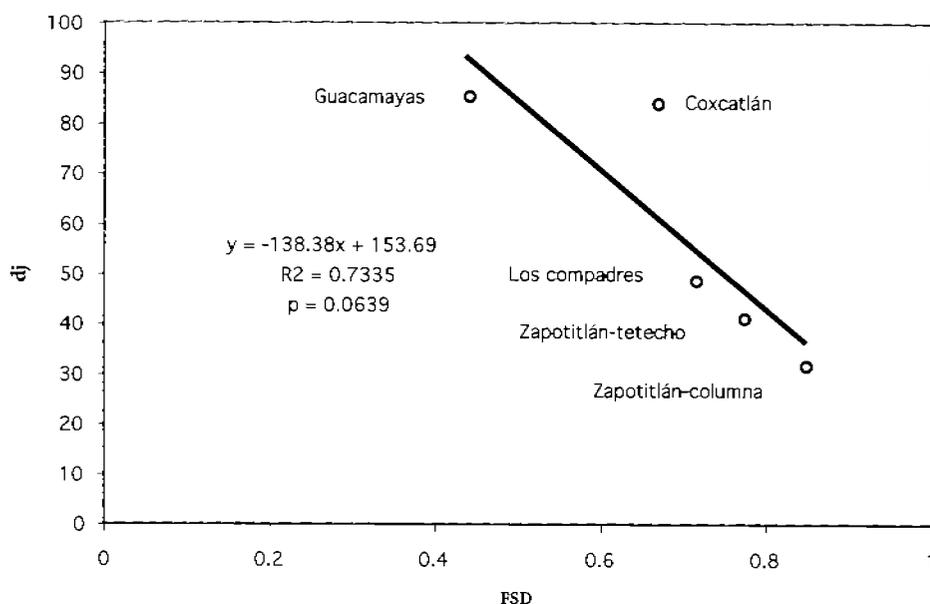


Figura 6. Relación entre la distancia de la cactácea al árbol o al arbusto más cercano (d_{ij}) y la cantidad de luz (FSD) (0 = oscuridad total a 1 = radiación total) para los cinco sitios de estudio.

En la tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo* de la localidad Guacamayas, la vegetación constituida por un total de 24 especies de plantas perennes cubre 67.35% del total del área muestreada. Del total de especies arbustivas y arbóreas, tan solo en 12 especies se encontraron debajo de éstas 462 individuos de siete especies de cactáceas (*Mammillaria carnea*, *M. haageana*, *Myrtillocactus geometrizans*, *N. tetetzo*, *Opuntia pilifera*, *Ferocactus latispinus* y *Coryphanta calipensis*) de un total de 914 individuos.

El número de cactus bajo la copa de diferentes especies no resultó ser proporcional al área ocupada por cada árbol o arbusto ($G = 179.424$; g. l. = 72; $p < 0.001$) (figura 7). Las siete especies de cactáceas se asociaron preferentemente a 10 especies de plantas perennes, principalmente a *Cnidoscopus tehuacanensis*, *Plumeria rubra*, *Gimnosperma glutinosum*, *Bursera schlechtendalii* y *Mascagnia seleriana* como lo indican los residuales estandarizados (D_{ij}) (cuadro 3). En el caso de *Neobuxbaumia tetetzo*, esta especie se asoció significativamente a *Cnidoscopus tehuacanensis* y a *Plumeria rubra* (figura 8). Las especies *Mammillaria carnea*, *M. haageana*, *Opuntia pilifera*, *Ferocactus latispinus* y *Coryphanta calipensis* también presentaron más individuos de lo que se esperaría por azar en espacio abierto (cuadro 3).

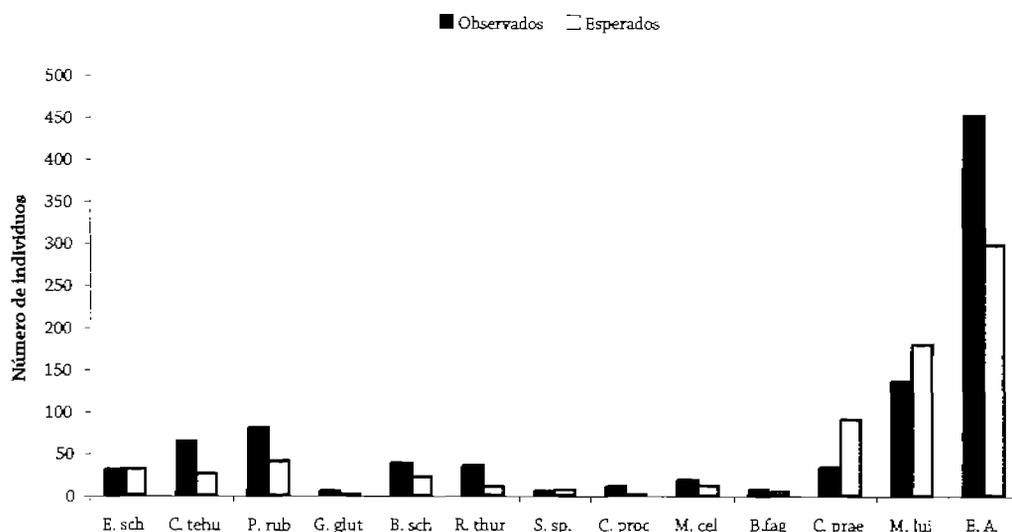


Figura 7. Número de individuos de cactáceas observados y esperados asociados en función de la cobertura de las plantas leñosas en la localidad Guacamayas. E. sch., *Euphorbia schlechtdalii*; C. tehu., *Cnidosculus tehuacanensis*; P. rub., *Plumeria rubra*; G. glut., *Gimnosperma glutinosum*; B. sch., *Bursera schlechtdalii*; R. thur., *Randia thurberi*; S. sp., *Schaefferia stenophylla*; C. proc., *Cyrtocarpa procera*; M. cel., *Mascagnia celeriana*; B. fag., *B.fagaroides*; C. prae., *Cercidium praecox*; M. lui., *Mimosa luisana*; E. A., Espacio abierto.

	<i>M. carnea</i>			<i>M. haageana</i>			<i>M. geometrizaans</i>			<i>N. tetetzo</i>			<i>O. pilifera</i>			<i>F. latispinus</i>			<i>C. calipensis</i>		
	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij
<i>Euphorbia schlechtdalii</i>	30	24.59	2.50	1	2.15	-0.83	0	0.40	-0.65	0	1.81	-1.41	0	0.60	-0.80	0	0.67	-0.84	0	0.44	-0.68
<i>Cnidosculus tehuacanensis</i>	53	20.53	16.70	2	1.79	0.17	2	0.34	3.00	6	1.51	3.90	1	0.50	0.73	0	0.56	-0.78	0	0.36	-0.63
<i>Plumeria rubra</i>	45	32.50	5.16	7	2.84	2.68	2	0.53	2.12	20	2.39	12.28	6	0.80	6.16	0	0.89	-1.00	0	0.58	-0.80
<i>Gimnosperma glutinosa</i>	4	1.15	6.01	0	0.10	-0.33	0	0.02	-0.14	0	0.08	-0.30	0	0.03	-0.17	1	0.03	5.56	0	0.02	-0.14
<i>Bursera schlechtdalii</i>	32	17.67	7.83	2	1.54	0.39	0	0.29	-0.55	2	1.30	0.64	0	0.43	-0.68	0	0.48	-0.72	2	0.31	3.10
<i>Randia thurberi</i>	33	8.41	19.43	1	0.73	0.33	0	0.14	-0.38	0	0.62	-0.83	1	0.21	1.80	0	0.23	-0.49	0	0.15	-0.40
<i>Schaefferia stenophylla</i>	4	5.20	-1.18	0	0.45	-0.70	1	0.09	3.17	0	0.38	-0.64	0	0.13	-0.36	0	0.14	-0.38	0	0.09	-0.31
<i>Cyrtocarpa procera</i>	3	0.69	6.32	7	0.06	29.59	0	0.01	-0.11	0	0.05	-0.23	0	0.02	-0.13	0	0.02	-0.14	0	0.01	-0.11
<i>Mascagnia celeriana</i>	13	9.46	2.61	4	0.83	3.66	1	0.15	2.18	0	0.70	-0.87	0	0.23	-0.49	0	0.26	-0.52	0	0.17	-0.42
<i>Bursera fagaroides</i>	5	3.66	1.58	1	0.32	1.25	1	0.06	3.88	0	0.27	-0.54	0	0.09	-0.30	0	0.10	-0.32	0	0.06	-0.26
<i>Parkinsonia praecox</i>	28	72.25	-11.92	0	6.31	-2.65	3	1.18	1.71	2	5.32	-1.51	0	1.77	-1.37	0	1.97	-1.45	0	1.28	-1.16
<i>Mimosa luisana</i>	116	144.11	-5.70	10	12.58	-0.82	2	2.36	-0.26	4	10.62	-2.27	0	3.54	-2.06	4	3.93	0.04	0	2.56	-1.75
Espacio abierto	367	239.32	26.09	29	20.90	2.59	0	3.92	-2.80	20	17.63	0.82	10	5.88	2.42	15	6.53	4.71	11	4.24	4.65

Cuadro 3. Número de individuos de cactáceas observados (Obs.) y esperados (Esp.) debajo de las copas de árboles y arbustos en la selva baja caducifolia de Tecomavaca, Oax. Residuales estandarizados (Dij) mayores a 2 | indican un mayor número de individuos asociados en tanto que valores negativos indican un número menor que lo esperado por azar.

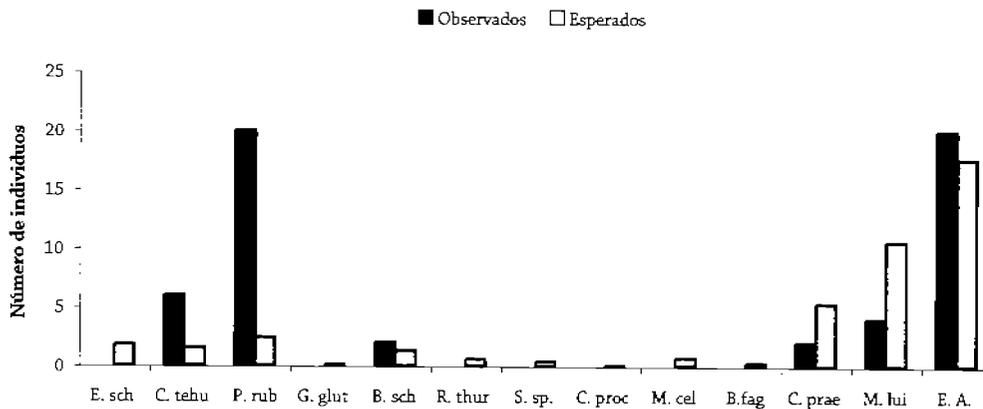


Figura 8. Número de individuos observados y esperados de *Neobuxbaumia tetetzo* asociados en función de la cobertura de las plantas leñosas en la localidad Guacamayas.

La cobertura vegetal de las 34 especies registradas en el cardonal de *Cephalocereus columna-trajani* en Los compadres, cubre el 64.5% de los 1000 m² muestreados. Un total de 53 individuos pertenecientes a las especies *Mammillaria haageana*, *Coryphanta calipensis* y *Cephalocereus columna-trajani* se encontraron asociados a 10 especies de plantas perennes, y 94 individuos se encontraron en espacio abierto (figura 9). En particular, los individuos de *C. columna-trajani* mostraron estar asociados a *Acacia cochliacantha* además de estar creciendo en el espacio abierto (figura 10). La asociación de las cactáceas a las plantas perennes resultó ser proporcional a la cobertura de estas plantas, como lo demostró la no significancia de la prueba de G ($G = 28.63$; g. l. = 20; $p > 0.05$) (figura 9).

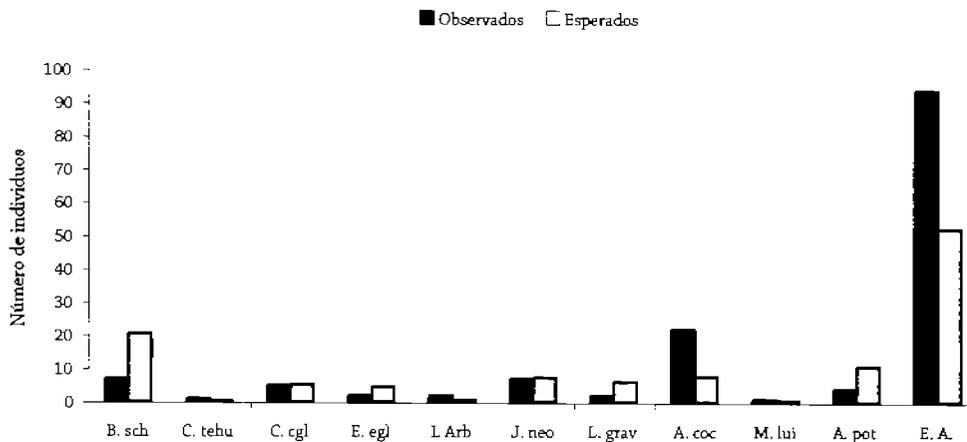


Figura 9. Número de individuos de cactáceas observados y esperados asociados en función de la cobertura de las plantas leñosas en la localidad Los compadres. B. sch., *Bursera schlechtendalii*; C. tehu., *Cnidosculus tehuacanensis*; C. cgl., *Croton ciliato-glandulosus*; E. egl., *Equinopteris eglandulosa*; I. Arb., *Ipomoea arborescens*; J. neo., *Jatropha neopauciflora*; L. grav., *Lippia graveolens*; A. coc., *Acacia cochliacantha*; M. lui., *Mimosa luisana*; A. pot., *Actinocheita potentillifolia*; E. A., Espacio abierto.

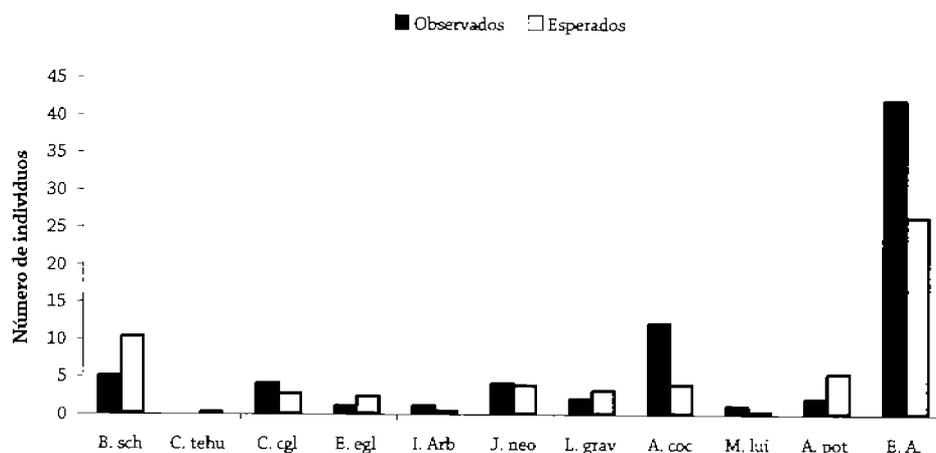


Figura 10. Número de individuos observados y esperados de *C. columna-trajani* asociados en función de la cobertura de las plantas leñosas en la localidad Los compadres.

La información obtenida de los muestreos en las selvas bajas caducifolias se comparó con la distribución espacial de las cactáceas que reporta Valiente-Banuet *et al.* (1991b) para el matorral xerófilo en Zapotitlán de las Salinas, Pue. En este trabajo encuentran que las cinco especies de cactáceas se asocian en función de la cobertura de tres plantas leñosas principalmente ($\chi^2 = 80.94$; $p = 0.005$; g. l. 9) (figura 11).

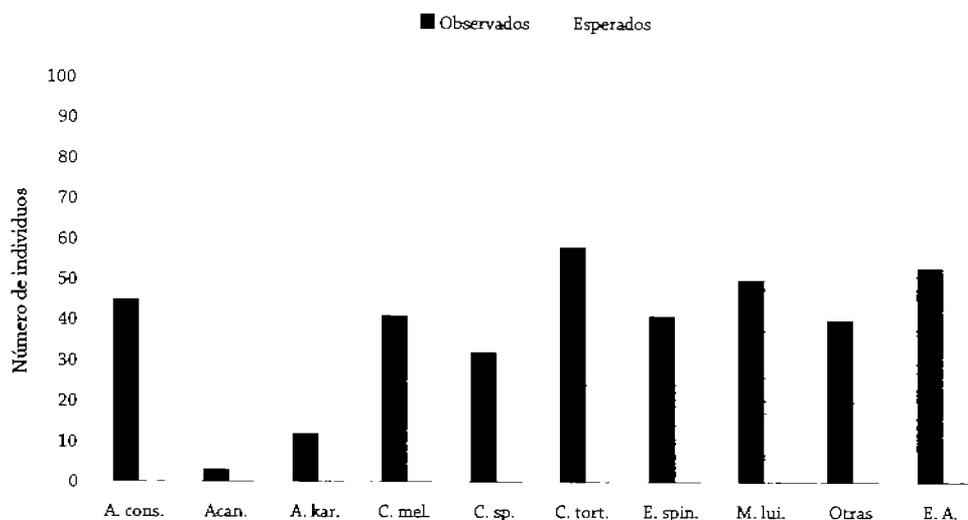


Figura 11. Número de individuos de cactáceas (*Mammillaria colina*, *Mammillaria casoii*, *Coryphanta pallida* y *Cephalocereus columna-trajani*) observados y esperados asociados en función de la cobertura de las plantas leñosas en Zapotitlán. A. cons., *Acacia constricta*; Acan., *Acanthaceae* 1; A. kar., *Agave karwinsky*; C. mel., *Caesalpinia melanadenia*; C. sp., *Caesalpinia sp.*; C. tort., *Castela tortuosa*; E. spin., *Eupatorium spinosarum*; M. lui., *Mimosa luisana*; Otras: otras especies; E. A., espacio abierto. (Datos tomados de Valiente-Banuet *et al.* 1991)

En los sitios xéricos, las especies *Mammillaria colina*, *Mammillaria casoi*, *Coryphanta pallida* y *Cephalocereus columna-trajani* están asociadas positivamente a *Castela tortuosa*, *Caesalpinia melanadenia* y *Eupatorium spinosarum* (cuadro 4). Los autores mencionan, que la mayoría de los individuos pequeños de *C. columna-trajani* y *Neobuxbaumia tetetzo* se asocian significativamente a matorrales pero que esta situación se invierte cuando estos individuos alcanzan una altura de 2 a 3 m.

	<i>C. columna-trajani</i>			<i>M. colina</i>			<i>M. casoi</i>			<i>N. tetetzo</i>			<i>C. pallida</i>		
	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij
<i>Acacia constricta</i>	4	3.6	0.19	25	19.2	1.40	1	2.2	-0.80	3	1.1	1.73	12	7.0	1.94
<i>Acanthaceae</i>	1	0.4	1.00	2	2.0	0.00	0	0.2	-0.40	0	0.1	-0.30	0	0.7	-0.80
<i>Agave karwinskii</i>	1	1.0	0.00	7	5.5	0.60	2	0.6	1.72	1	0.3	1.17	1	2.0	-0.70
<i>Caesalpinia melanadenia</i>	3	3.0	0.00	30	15.9	3.70	3	1.8	0.86	1	0.9	0.04	4	5.8	-0.70
<i>Caesalpinia sp.</i>	6	5.4	0.27	13	28.3	-3.00	0	3.3	-1.80	3	1.7	1.00	10	10.3	0.00
<i>Castela tortuosa</i>	2	3.0	-0.50	36	15.9	5.40	9	1.8	5.40	0	0.9	-0.90	11	5.8	2.20
<i>Ageratina spinosarum</i>	8	2.9	3.00	22	15.5	1.70	3	1.8	0.90	0	0.9	-0.90	8	5.6	1.00
<i>Mimosa luisana</i>	7	6.9	0.04	34	36.3	-0.40	4	4.2	0.00	0	2.2	-1.40	5	13.3	-2.30
Otras especies	6	4.4	-1.10	24	23.2	-3.80	2	2.7	-1.80	4	1.4	1.30	4	7.7	-0.40
Espacio abierto	3	10.3	-2.30	24	54.9	-4.60	1	6.3	-2.10	1	3.3	-1.20	24	20.0	0.95

Cuadro 4. Número de individuos de cactáceas observados (Obs.) y esperados (Esp.) debajo de las copas de los arbustos en el matorral xerófilo de Zapotitlán, Pue. Residuales estandarizados (Dij) mayores a 2 | indican un mayor número de individuos asociados en tanto que valores negativos indican un número menor que lo esperado por azar (Datos tomados de Valiente-Banuet *et al.* 1991).

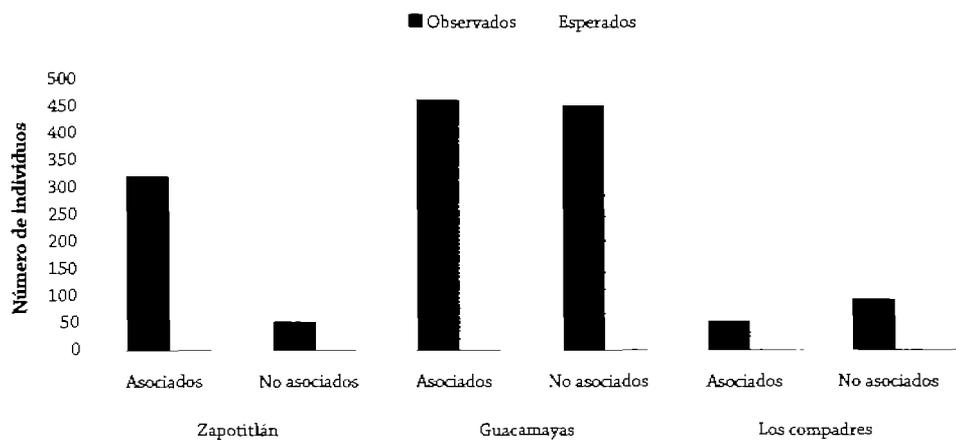


Figura 12. Número de individuos de cactáceas asociados y en espacio abierto en: matorrales xerófilos y en selvas bajas a lo largo del gradiente hídrico. Zapotitlán $\chi^2 = 25.16$; $P < 0.001$; g. l. 1, Guacamayas $\chi^2 = 82.41$; $P < 0.001$; g. l. 1 y Los compadres $\chi^2 = 35.22$; $P < 0.001$; g. l. 1.

Al comparar la distribución de las cactáceas en los matorrales xerófilos con los datos de cactáceas asociadas y no asociadas de selvas bajas caducifolias se encontró que en los matorrales de Zapotitlán se registraron significativamente más plantas asociadas a arbustos que en espacio abierto. Lo que implica un patrón agregado con respecto a los arbustos (figura 12, cuadro 5). En cambio en las selvas bajas, la distribución de las cactáceas es más uniforme. Tanto en Guacamayas como en Los compadres se encuentran individuos viviendo debajo de plantas perennes pero el espacio abierto tuvo un número significativamente mayor de cactáceas que lo que se esperaría por azar (figura 12, cuadro 5). Al comparar las especies de árboles y arbustos a las que se asocian las cactáceas no se encontró alguna especie que se compartiera entre ambos tipos de vegetación (cuadros 3 y 4).

	Zapotitlán			Guacamayas			Los compadres		
	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij	Obs.	Esp.	Dij
Asociados	322	278.7	2.59	462	424.21	1.83	53	63.60	-1.33
No asociados	53	94.8	-4.29	452	298.42	8.89	94	52.21	5.78

Cuadro 5. Número de individuos de cactáceas observados (Obs.) y esperados (Esp.) debajo de las copas de árboles y arbustos en matorrales xerófilos y selvas bajas caducifolias. Los valores esperados se obtuvieron en función de la proporción de la cobertura de las plantas perennes. Residuales estandarizados (Dij) mayores a $|2|$ indican un mayor número de individuos asociados en tanto que valores negativos indican un número menor que lo esperado por azar.

Remoción de vecinos

En los sitios másicos (Guacamayas y Coxcatlán), la remoción de vecinos favoreció el crecimiento de plántulas y juveniles de *Neobuxbaumia tetetzo*, lo cual sugiere que hay competencia para este tipo de ambiente; en cambio, en el sitio xérico (Zapotitlán-tetecho), el crecimiento fue menor, por lo que las interacciones positivas de facilitación son más importantes. El crecimiento difirió significativamente entre sitios dependiendo de la exclusión o no de los vecinos ($F = 19.5510$; $p < 0.0001$; g. l. 2). El análisis de resultados *a posteriori* indicó que en el sitio más húmedo (Guacamayas), el incremento en altura fue significativamente mayor que el mostrado en el control (cuadro 6). Además, este incremento tuvo una correlación significativa con el aumento de luz posterior a la remoción de los vecinos (figura 13a).

Sitio	Medias de la proporción de crecimiento	
	Con remoción	Sin remoción
Guacamayas	0.132 A	0.077 BC
Coxcatlán	0.123 A	0.074 BC
Zapotitlán-tetetzto	0.055 C	0.097 B

Cuadro 6. Tasa de crecimiento relativa de plántulas y juveniles de *N. tetetzto* con remoción o sin remoción de plantas vecinas en sitios méxicos y xéricos. Medias con la misma letra no difieren significativamente.

En la selva baja con humedad intermedia (sitio Coxcatlán), la remoción de vecinos benefició el desempeño al encontrar diferencias significativas de crecimiento con las plantas control (cuadro 6), pero en general, las plantas crecieron en menor proporción que las plantas bajo el mismo tratamiento experimental del sitio Guacamayas. En Coxcatlán, el incremento en la radiación fotosintéticamente activa también benefició significativamente el crecimiento de las plantas (figura 13b). En el matorral xerófilo (sitio Zapotitlán-tetecho), la exclusión de vecinos y el exceso de radiación afectó negativamente el crecimiento (figura 13c) y las plantas mostraron coloraciones rojas en los tallos (5 R 4/6 *sensu* Munsell Color Charts for Plant Tissues, 1977) a ligeramente rojizas (2.5 R 4/8 *sensu* Munsell Color Charts for Plant Tissues, 1977) lo que sugirió evidencia de foto-inhibición, a diferencia de las plantas sin exclusión de vecinos que tuvieron un crecimiento significativamente mayor (cuadro 6).

Las plántulas y juveniles de *Cephalocereus columna-trajani* en el sitio méxico (Los compadres) no incrementaron significativamente su tamaño con respecto a las plantas control por efecto de la remoción de los vecinos y la mayor disponibilidad de luz (tasa de crecimiento relativo $\bar{x} = 0.07 \pm 0.02$; $n = 23$ con remoción *vs* $\bar{x} = 0.08 \pm 0.011$; $n = 23$ sin remoción) (figura 14a). Esto indica que las plantas no sufren efectos negativos por parte de sus vecinos. En el sitio xérico de Zapotitlán, las plantas de *C. columna-trajani* a las que no les fueron removidos sus vecinos, tuvieron un mayor crecimiento ($F = 11.8511$; $p > 0.0013$; g. l. 44), y al igual que en Zapotitlán-tetecho, la facilitación puede estar beneficiando a esta especie. El exceso de radiación incidente en las plantas, producto de la exclusión de vecinos, no afectó significativamente el crecimiento (figura 14b). Al comparar el aumento de tamaño en ambas poblaciones (Los compadres y Zapotitlán) no se encontraron diferencias significativas entre sitios, ni en cuanto al efecto de la exclusión o no exclusión de vecinos. Los valores de crecimiento de los dos sitios resultaron muy cercanos entre sí.

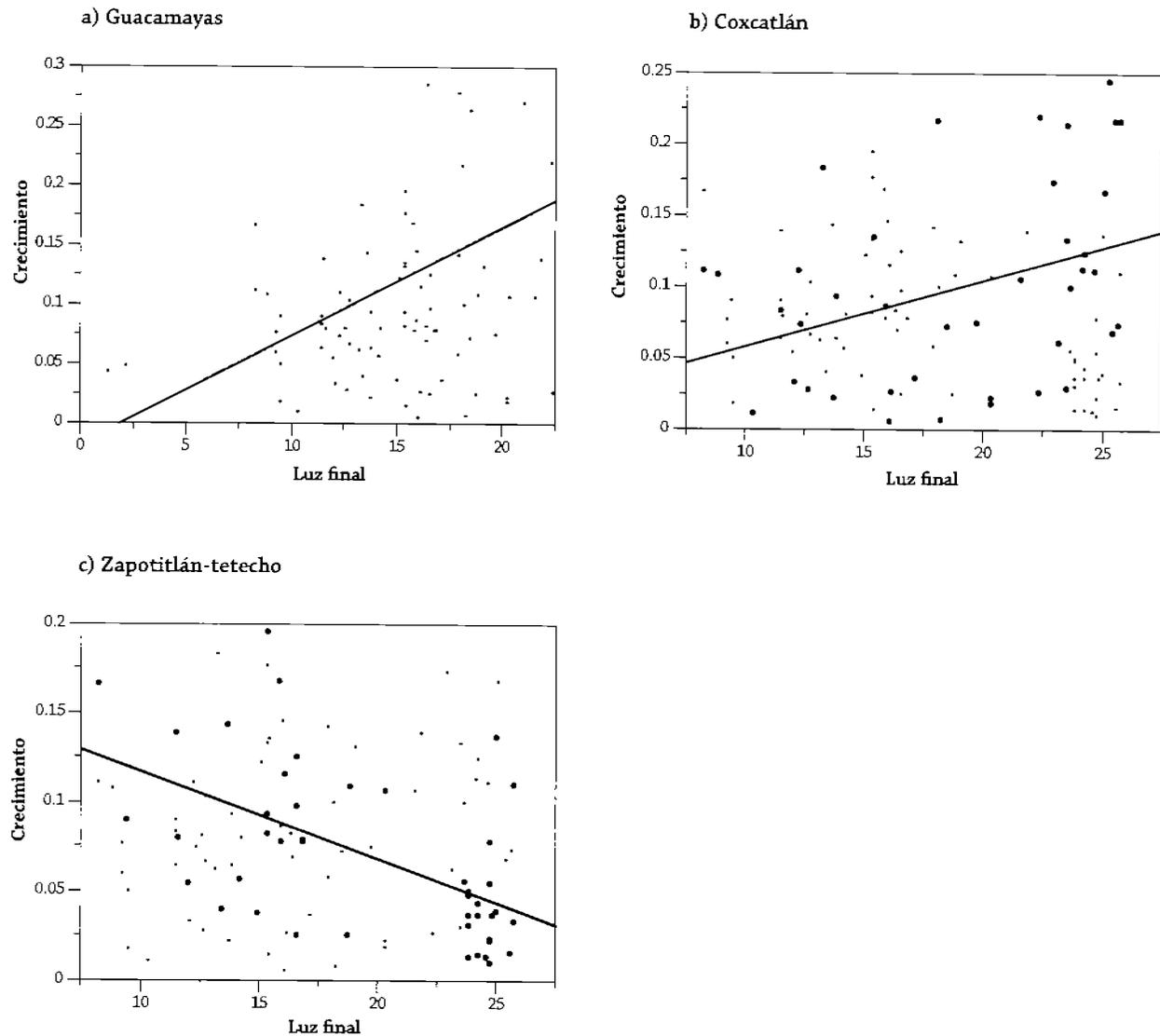


Figura 13. Correlación de la tasa de crecimiento relativo de *Neobuxbaumia tetetzo* con respecto al aumento de RFA ($\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) a) en el sitio méxico Guacamayas ($F = 13.7379$; $p = 0.0009$; g. l. 28); b) en el sitio méxico Coxcatlán. ($F = 5.7261$; $p = 0.0218$; g. l. 38); c) en el sitio xérico Zapotitlán-tetecho ($F = 18.1161$; $p = 0.0001$; g. l. 42). Los valores de luz final representan el incremento de RFA registrado después de la remoción de vecinos y los valores de las plantas control.

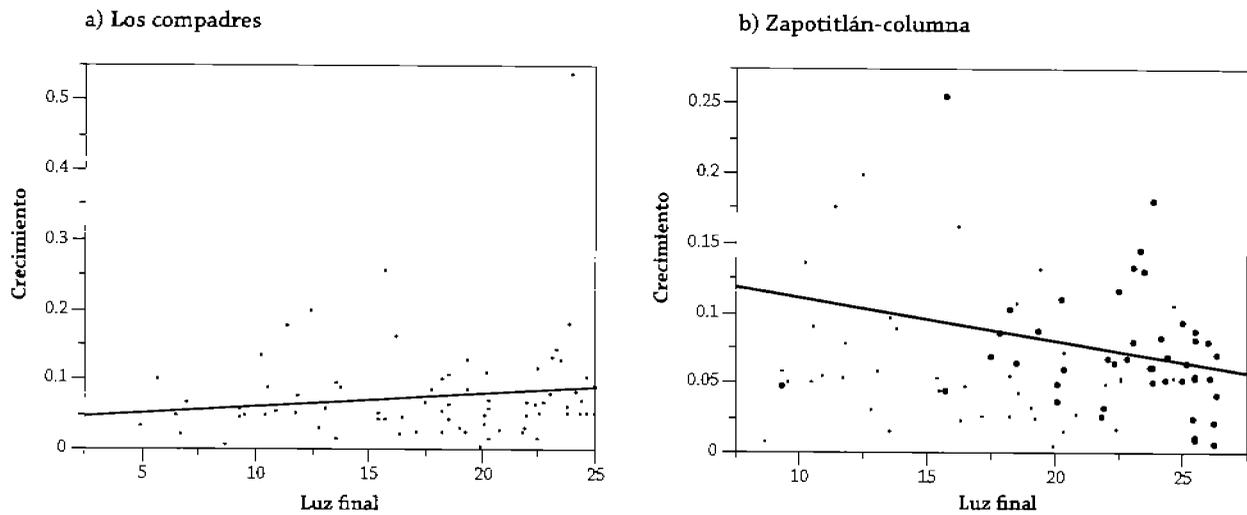


Figura 14. Relación entre la tasa de crecimiento relativo de *Cephalocereus columna-trajani* con respecto al aumento de RFA ($\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) a) en el sitio méxico Los compadres ($p = 0.4185$); b) en el sitio xérico Zapotitlán columna ($p = 0.1122$). Los valores de luz final representan el incremento de RFA registrado después de la remoción de vecinos y los valores de las plantas control.

El efecto relativo de los vecinos (RNE) en las localidades méxicas indicó que los vecinos de *Neobuxbaumia tetetzo* ejercen efectos competitivos (-0.38 y -0.42) (figura 15), en tanto que en las localidades xéricas, los vecinos ejercen efectos positivos de facilitación sobre los individuos de *N. tetetzo* (0.5) y de *C. columna-trajani* (0.42) (figuras 15 y 16). En la localidad Los compadres, el valor de RNE (0.11) mostró un efecto neutro de los vecinos sobre *C. columna-trajani* (figura 16).

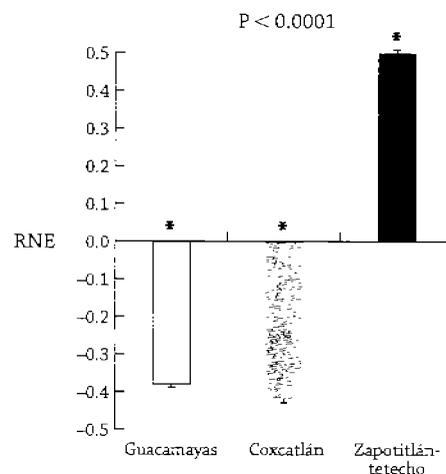


Figura 15. Efecto relativo de los vecinos (RNE) de individuos de *Neobuxbaumia tetetzo*, después de un año de la exclusión de vecinos en un radio de 2 m en ambientes xérico (Zapotitlán-tetecho) y méxico (Guacamayas y Coxcatlán) en el valle de Tehuacán-Cuicatlán. El asterisco (*) indica que hay diferencias significativas en el crecimiento de las plantas con remoción y sin remoción de vecinos.

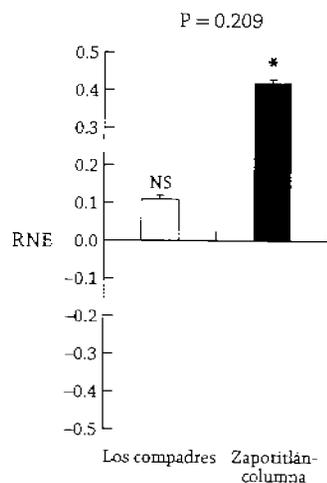


Figura 16. Efecto relativo de los vecinos (RNE) de individuos de *Cephalocereus columna-trajani*, después de un año de la exclusión de vecinos en un radio de 2 m en ambientes xérico (Zapotitlán columna) y mésico (Los compadres) en el valle de Tehuacán-Cuicatlán. El asterisco (*) indica que hay diferencias significativas en el crecimiento de las plantas con remoción y sin remoción de vecinos.

Ganancia de carbono en *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus columna-trajani*

La cantidad de ácido málico en los individuos de *N. tetetzo* cuyos vecinos fueron removidos fue de $\bar{x} = 7.4 \pm 1.14 \mu\text{eq. ác. málico. cm}^2$ y en las plantas control, $\bar{x} = 6.46 \pm 1.22 \mu\text{eq. ác. málico. cm}^2$ en Guacamayas (sitio mésico). En Coxcatlán (sitio mésico), la ganancia fue de $\bar{x} = 7.79 \pm 1.3 \mu\text{eq. ác. málico. cm}^2$ para las plantas con exclusión de vecinos y para las control, $\bar{x} = 5.39 \pm 1.14 \mu\text{eq. ác. málico. cm}^2$. En el sitio xérico Zapotitlán-tetecho, no se encontraron diferencias en la cantidad de ácido málico entre las plantas con exclusión ($\bar{x} = 6.63 \pm 0.75 \mu\text{eq. ác. málico. cm}^2$) y sin exclusión de vecinos ($\bar{x} = 6.62 \pm 0.62 \mu\text{eq. ác. málico. cm}^2$) (figura 17). La ganancia de carbono no fue afectada por la remoción de vecinos al no reportarse diferencias significativas en la cantidad de ácido málico registrado entre sitios en plantas con exclusión y sin exclusión de vecinos ($p = 0.5252$) en época de lluvia (figura 17).

La ganancia de carbono en plantas de *C. columna-trajani* en temporada de lluvias bajo exclusión de vecinos fue de $\bar{x} = 8.00 \pm 1.15 \mu\text{eq. ác. málico. cm}^2$ y en las control fue de $\bar{x} = 6.93 \pm 1.15 \mu\text{eq. ác. málico. cm}^2$ en la localidad mésica Los compadres. En el sitio xérico (Zapotitlán-columna), la cantidad de ácido málico en las plantas control fue de $\bar{x} = 8.43 \pm 0.96 \mu\text{eq. ác. málico. cm}^2$ y en las plantas con remoción de vecinos, $\bar{x} = 7.82 \pm 1.1 \mu\text{eq. ác. málico. cm}^2$ (figura 18). Al igual que para *N. tetetzo*, la cantidad de ácido málico acumulado en ambos ambientes no fue afectada significativamente por la exclusión de vecinos ($p = 0.4436$) (figura 18).

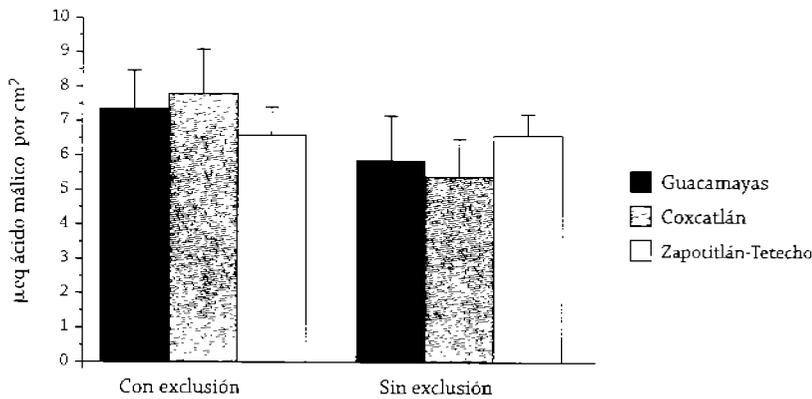


Figura 17. Concentración de ácido málico en $\mu\text{eq. por cm}^2$ en individuos de *Neobuxbaumia tetetzo* bajo tratamientos de exclusión de vecinos y control en los sitios méxico (Guacamayas y Coxcatlán) y xérico (Zapotitlán-Tetecho) en temporada de lluvias en el valle de Tehuacán-Cuicatlán.

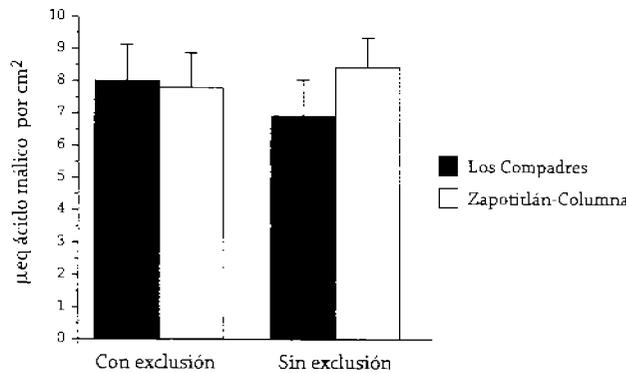


Figura 18. Concentración de ácido málico en $\mu\text{eq. por cm}^2$ en individuos de *Cephalocereus columnarajani* con y sin exclusión de vecinos y control en los sitios méxico (Los compadres) y xérico (Zapotitlán-columna) en temporada de lluvias en el valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Relación entre luz y abundancia de cactáceas

En los sitios xéricos de Zapotitlán de las Salinas, se obtuvieron valores de factor de sitio directo (FSD) entre 0.848 a 0.773 ($n = 25$) y una cantidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) debajo del dosel entre 24.56 y 22.86 $\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en época de lluvias. En cambio, en los sitios méxicos de San Rafael Coxcatlán y Santa María, Tecomavaca se registró un valor de 0.715 a 0.440 ($n = 25$) y de RFA de 21.56 a 13.83 $\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$; y en el extremo húmedo del gradiente, en las franjas de selva mediana de Santiago Quiotepec el valor más bajo de 0.214 de FSD y 6.68 $\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ de RFA debajo del dosel.

El ambiente lumínico en los tres tipos de vegetación resultó ser diferente entre sitios ($F = 45.53$; $p < 0.0001$; g. l. 5) y entre épocas ($F = 28.15$; $p < 0.0001$; g. l. 1)

(figura 19). En la época de sequía, los valores de FSD y de RFA bajo el dosel aumentaron significativamente en las selvas bajas caducifolias (cuadro 7). En los matorrales xerófilos y la selva mediana no se encontraron diferencias en la cantidad de luz incidente en ambas épocas del año. La radiación incidente en los espacios abiertos de todas las localidades no variaron en todo el año y sus valores fluctuaron en promedio entre los 30.91 y 35.09 mol m⁻² día⁻¹ (cuadro 7).

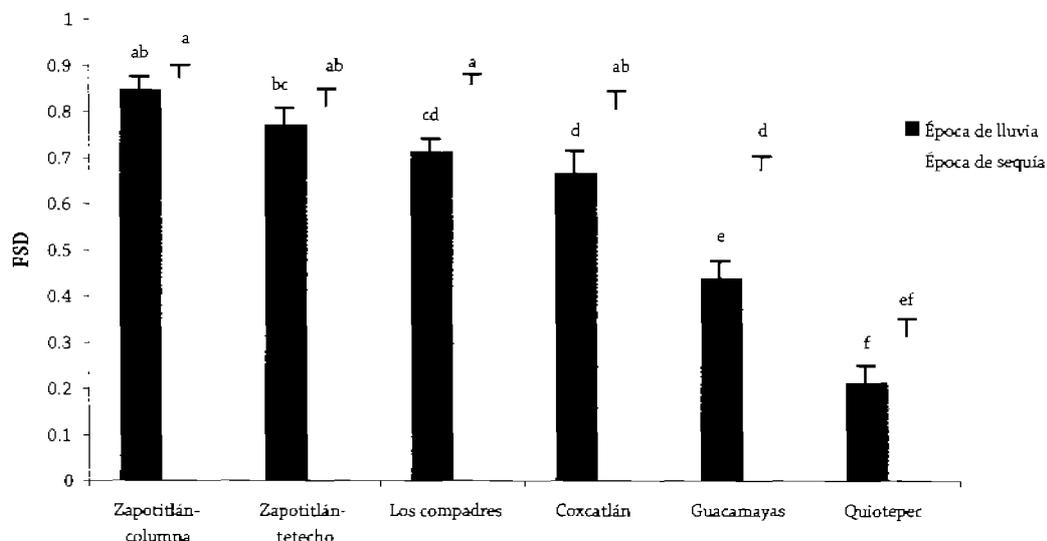


Figura 19. Variación del factor de sitio directo (FSD) del ambiente lumínico a lo largo del transecto geográfico en época de lluvia y de sequía. La barra de error representa el error estándar de la media (N = 25). Medias con la misma letra no difieren significativamente.

Sitio	Época de lluvia			Época de sequía			PPFDtotal espacio abierto (mol m ⁻² día ⁻¹)
	FSD	Err. Std.	RFA bajo dosel (mol m ⁻² día ⁻¹)	FSD	Err. Std.	RFA bajo dosel (mol m ⁻² día ⁻¹)	
Zapotitlán-columna	0.848	0.025	24.56	0.873	0.025	27.93	35.09
Zapotitlán-tetecho	0.773	0.033	22.86	0.813	0.034	25.44	35.08
Los compadres	0.715	0.024	18.82	0.86	0.018	23.9	30.91
Coxcatlán	0.668	0.045	21.56	0.807	0.036	22.18	34.37
Guacamayas	0.44	0.034	13.83	0.675	0.027	16.97	32.52
Quiotepec	0.214	0.034	6.68	0.314	0.035	7.66	32.37

Cuadro 7. Valores promedio del factor de sitio directo (FSD) con su error estándar, de radiación fotosintéticamente activa (RFA) bajo dosel y en espacio abierto (PPFD) de todas las parcelas seleccionadas por localidades de estudio a lo largo de un gradiente de aridez para las épocas de sequía y lluvias.

No hay una relación significativa entre la abundancia y el factor de sitio directo, aun cuando se muestra una disminución de individuos conforme disminuye la luz (figura 20a). Los resultados de los muestreos de abundancia de cactáceas registraron que el número de individuos de cactáceas cuantificados en las localidades, fluctuaban entre los 3212 y los 3820 individuos y que no había mucha variación, excepto en Los compadres (240 ind.). En cuanto a la relación de la riqueza de cactáceas con el FSD (ambiente lumínico de los sitios), se encontró que cuando el ambiente lumínico es muy sombreado como en Quiotepec (FSD = 0.214 ± 0.084) no hay presencia de cactáceas en la vegetación. Pero a medida que la proporción de FSD incrementa (FSD = 0.44 ± 0.169 a 0.806 ± 0.126), la riqueza de cactáceas aumenta significativamente (figura 20b). Pasando un límite máximo de tolerancia a la luz de FSD = 0.806 ± 0.126 , la riqueza decae hasta llegar a un valor de cero cuando el factor de sitio directo es igual a 1 (1 = radiación total en espacio abierto con cielo totalmente despejado).

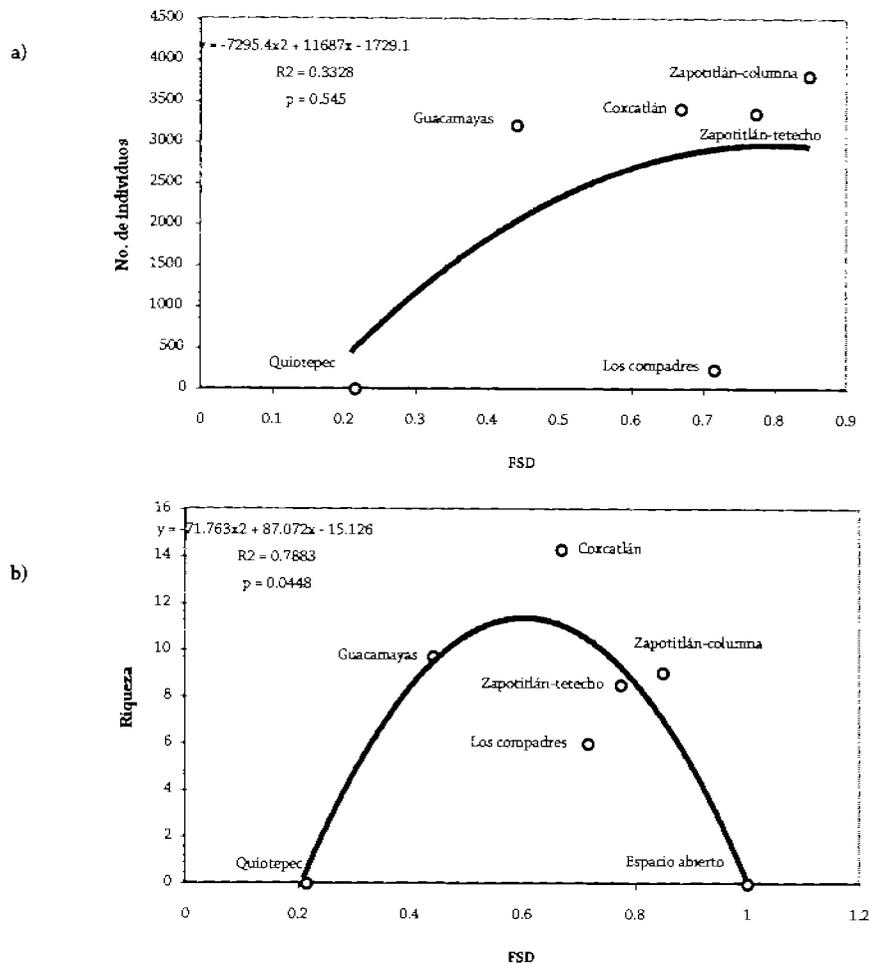


Figura 20. Relación de la densidad (a) y la riqueza de cactáceas (b) con respecto al factor de sitio directo (luz) (0 = oscuridad a 1 = radiación total) a lo largo del gradiente de aridez en el valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Al relacionar los resultados de abundancia de cactáceas con su respectiva precipitación promedio anual se halló que el número de individuos disminuye conforme aumenta la precipitación (figura 21b), pero al igual que en la gráfica de abundancia contra luz, la tendencia no fue significativa. En la relación de la precipitación con la riqueza de cactáceas se encontró que conforme aumentaba la precipitación, la riqueza se elevaba, alcanzaba un punto máximo y volvía a decaer; pero también se observó que conforme disminuía la humedad (lado izquierdo de la curva), el número de especies nuevamente decrecía (figura 21a).

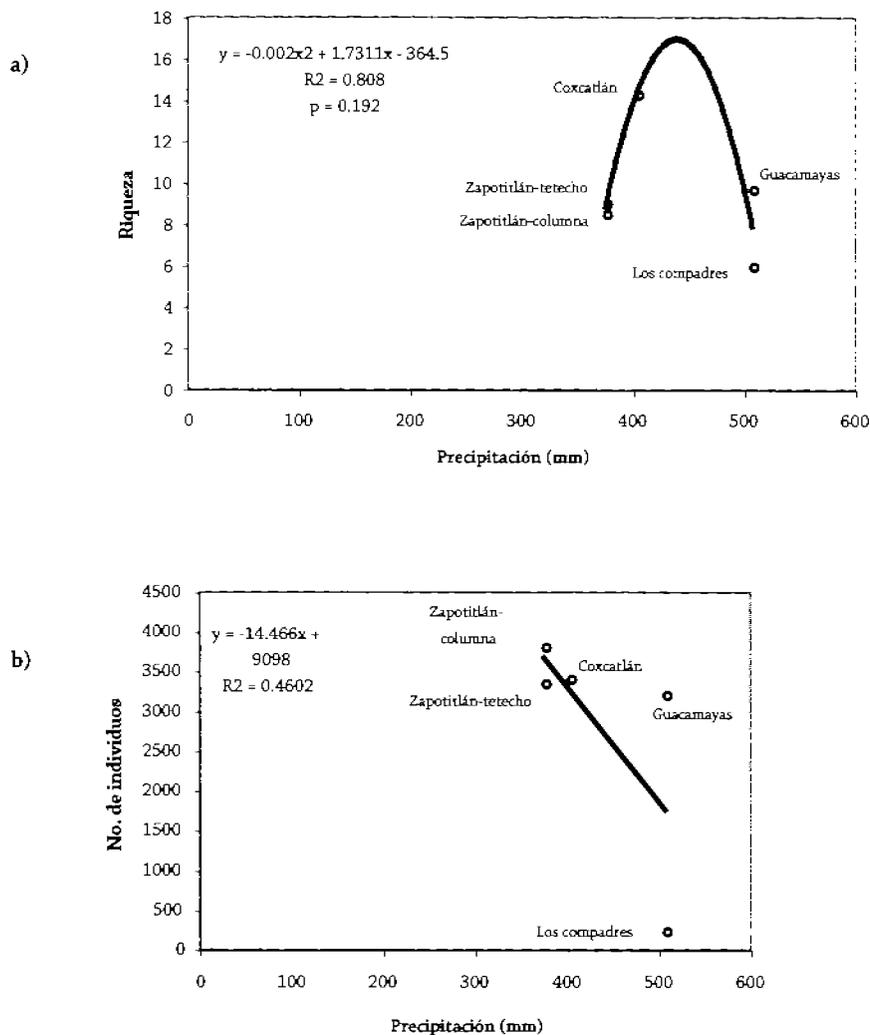


Figura 21. Relación de la riqueza (a) y la abundancia de cactáceas (b) con respecto a la precipitación (mm) en los cinco sitios de estudio en el valle de Tehuacán-Cuicatlán.

DISCUSIÓN

En el valle de Tehuacán-Cuicatlán existe una gran heterogeneidad ambiental producto de las diferencias climáticas y de las grandes transformaciones geomórficas (Valiente-Banuet *et al.* 2000) que definen un gradiente climático de aridez. Las cactáceas columnares se establecen a lo largo de este gradiente ambiental, el cual se puede caracterizar a través de la cantidad de agua volumétrica en el suelo, producto de la precipitación presente a lo largo del mismo. Los registros de precipitación coinciden con el tipo de vegetación que mantienen (Rzedowski, 1994; Challenger, 1998) y con el porcentaje de humedad del suelo reportado excepto en dos localidades, Los compadres y Quiotepec.

En la selva baja caducifolia de Los compadres, el contenido de agua en el suelo no coincide con su registro de precipitación. La explicación plausible está relacionada con las características del suelo que es poco profundo, arcilloso y con un estado incipiente de acumulación de caliche. Estas características dificultan la infiltración y favorecen la escorrentía superficial y por ende su disponibilidad para las plantas (McAuliffe, 1994; Fernández y Valiente-Banuet, *en prensa*). Los suelos arcillosos en zonas de deficiente humedad tienen el efecto inverso de lo que ocurre en ambientes húmedos haciendo a estos suelos hidrófobos (Maderey y Jiménez, 2005). Así, el suelo arcilloso podría estar generando un estrés hídrico en la vegetación lo cual explicaría su poca cobertura vegetal. En esta área, la densidad de cactáceas fue la más baja (0.12 ind/m²) y solamente se registraron seis especies en casi 2000 m², a diferencia de los cuatro sitios restantes (2 ind/m²) con 12 a 18 especies de cactáceas. Estos datos sugieren que las características del suelo afectan el reclutamiento y la supervivencia de las cactáceas, lo que coincide con lo reportado por Medina (2004).

En la selva mediana subperennifolia en el extremo del gradiente (Quiotepec), la vegetación y la cantidad de humedad volumétrica en el suelo tampoco corresponde a la precipitación de la zona (513.2 mm), ya que se encuentra muy por debajo de la precipitación promedio anual para este tipo de vegetación (800 a 1600 mm) (Rzedowski, 1994; Challenger, 1998). En este lugar, la selva mediana subperennifolia está sustentada al parecer por las características microambientales dadas por la cercanía del manto freático del río Cacahuatal y por encontrarse en la parte baja de una cañada. Aquí la vegetación, se mantiene verde durante la temporada de sequía, presentando especies arbóreas como *Cedrela oaxacensis*, *Pisonia aculeata*, *Guazuma ulmifolia*, de entre 15 y 20 m de altura, que generan un ambiente de poca luminosidad en el sotobosque (0.214 de FSD y 6.68 mol m² día⁻¹). Esta falta de luz en el sotobosque es el factor que impide el establecimiento de cactáceas por una limitación de radiación fotosintética (Nobel, 1988; Challenger, 1998) como se discute más adelante.

A lo largo del gradiente descrito las cactáceas columnares muestran patrones contrastantes de riqueza, densidad y estructura poblacionales que difieren consistentemente conforme se va de mayor a menor precipitación. En este trabajo se encontró que tanto la estructura poblacional como la distribución y el índice del efecto relativo de los vecinos en las cactáceas columnares, están determinadas por competencia en los ambientes méxicos, en tanto que conforme se avanza sobre el gradiente hacia los sitios xéricos predomina la facilitación. Así, la estructura poblacional de *Neobuxbaumia tetetzo* en el sitio méxico reveló una baja tasa de regeneración con respecto a las altas tasas que presenta esta especie en los matorrales xerófilos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999). En los sitios méxicos, los resultados indican que el exceso de humedad y la menor disponibilidad de luz dificultan el establecimiento de las plantas (Holmgren *et al.*, 1997), limitando las condiciones para la regeneración.

Espacialmente, las cactáceas se distribuyen más uniformemente y presentan un efecto de repulsión hacia las plantas perennes en los sitios méxicos. Al relacionar este efecto de repulsión con cantidad de luz se encontró una relación directa entre la baja proporción de factor de sitio directo (luz) y una mayor distancia entre cactáceas y plantas leñosas para estos sitios (figura 6). Esto indicó que las relaciones espaciales entre estas plantas presentan un efecto de repulsión que puede ser atribuido a la competencia con plantas perennes y que posiblemente se deba a la cantidad de luz.

De hecho, al relacionar los resultados de riqueza de cactáceas con la disponibilidad de luz se encontró que conforme la sombra aumenta, el número de especies va disminuyendo debido a la competencia por luz. Nobel (1988) ha determinado que las cactáceas, al ser plantas con metabolismo CAM, tienen puntos de saturación de 20 a 30 mol m⁻² día⁻¹ de radiación fotosintéticamente activa (RFA). Esta cantidad total de fotones diarios es relativa a la toma neta diaria de CO₂, lo que permite que las cactáceas fotosinteticen adecuadamente, alcancen tasas elevadas de crecimiento y puedan sobrevivir (Nobel, 1988, 2002). Por lo tanto, la baja cantidad de luz (6.68 mol m⁻² día⁻¹ en promedio) y el exceso de humedad reportados en la selva mediana de Quiotepec, es posible que hagan que las cactáceas sean incapaces de sobrevivir bajo estas condiciones, al no contar con una ganancia neta de carbono necesaria para crecer lo suficiente y almacenar recursos que les permita pasar al siguiente año. Sin embargo, otro factor que puede estar afectando la supervivencia podría ser la depredación (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991); por lo que sería importante montar experimentos de germinación tanto en ese sitio como en invernadero, bajo condiciones idénticas de luz y humedad de la selva mediana, que permitan determinar exactamente la falta de establecimiento de cactáceas en el sotobosque de este tipo de vegetación.

Por otra parte, ocho especies de cactáceas, incluyendo a *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus columna-trajani* resultaron estar asociadas a 11 especies de árboles y arbustos en los sitios méxicos. Estos resultados coinciden con la distribución agrupada reportada por Arriaga *et al.* (1993) y Challenger (1998) para selvas bajas caducifolias. Arriaga *et al.* (1993) señalan que la temperatura en el

suelo es el factor principal que puede determinar el patrón agregado de cactáceas cuando las selvas están constituidas por árboles esparcidos, más parecidas a los matorrales. En este caso, los resultados de distribución indicaron que las cactáceas están establecidas casi en las orillas de las copas de árboles y arbustos como *Plumeria rubra*, *Bursera schlechtendalii*, *B. fagaroides*, *Acacia cochliacanta* y *Cnidoscylus tehuacanensis* que tienen copas poco densas que permiten una mayor disponibilidad lumínica. Además de que esta condición de asociación cambia en las cactáceas columnares al alcanzar un metro de altura haciendo que su distribución general sea más uniforme. Lo que sugiere que únicamente sobreviven las cactáceas columnares establecidas en los espacios abiertos entre árboles y arbustos, o en los espacios abiertos provocados por la caída de algún árbol.

En los matorrales xerófilos (ambiente xérico), las distancias entre cactáceas y plantas perennes son muy cortas. Valiente-Banuét *et al.* (1991b) reportan un patrón de distribución agregado para los matorrales xerófilos, debido al fenómeno de nodricismo que mitiga la alta radiación y la sequía; lo que concuerda con lo reportado por otras investigaciones (Yeaton, 1978; McAuliffe, 1984; Yeaton y Romero-Manzanares, 1986; Hutto *et al.*, 1986; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuét y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuét *et al.*, 1991a). Además, Valiente-Banuét *et al.* (1991b) encuentran que en cactáceas como *N. tetetzo* y *C. columna-trajani* la condición de asociación se pierde, al igual que en las selvas bajas, cuando éstas alcanzan los 2 ó 3 m de altura por competencia hídrica y las nodrizas son remplazadas por cactáceas columnares adultas (Valiente-Banuét *et al.*, 1991a).

En estos hábitats xéricos la riqueza de cactáceas se incrementó conforme aumentaba la apertura de los doseles debido a que las interacciones de facilitación contrarrestan el estrés abiótico (Jones *et al.*, 1997). Esto fue demostrado por Tewksbury y Lloyd (2001), quienes encontraron un aumento en la riqueza de especies debajo de las copas de *Olneya tesota* en ambientes xéricos, y un efecto contrario en los mésicos. Sin embargo, la riqueza decae totalmente en los espacios abiertos del hábitat xérico, debido a que las condiciones ambientales son extremadamente severas y el mecanismo de facilitación desaparece haciendo imposible el establecimiento y supervivencia de las cactáceas en estos sitios (Michalet *et al.* 2006). En consecuencia, la riqueza y los patrones de distribución de cactáceas dependerá del punto en el que se asientan en una comunidad a lo largo de gradientes de disponibilidad de recursos y de la intensidad relativa de las interacciones que estén predominando a lo largo del tiempo (Greenlee y Callaway, 1996; Callaway, 1997; Choler *et al.*, 2001; Bond *et al.*, 2001; Michalet *et al.*, 2006).

El balance neto de las interacciones entre las cactáceas columnares y las plantas leñosas perennes, medido por medio del parámetro de desempeño de las plántulas y juveniles de las cactáceas al excluir a los vecinos (Pugnaire y Luque, 2001; Callaway *et al.*, 2002), mostró que en el ambiente mésico de las selvas bajas caducifolias, la tasa de crecimiento de plántulas y juveniles de *Neobuxbaumia tetetzo* se favoreció al remover a las plantas vecinas y al aumento de luz poste-

rior a esta remoción. Este efecto se observó principalmente en la selva baja más húmeda (Guacamayas, precipitación 508.4 mm; 14.22% de humedad en el suelo), donde el índice del efecto de las plantas vecinas (RNE) reportó interacciones de competencia para este sitio.

En la selva más seca de Coxcatlán con una precipitación 404.4 mm; 8.62% de humedad en el suelo, la intensidad de la competencia (- 0.42) de cactáceas con árboles y arbustos resultó ser mayor que en la selva baja más húmeda (-0.38) (Guacamayas). Sin embargo, las plantas crecieron en menor medida como respuesta a la exclusión de vecinos y a la mayor disponibilidad de radiación. Franco y Nobel (1989) encontraron que la competencia por agua y luz con las plantas nodrizas reduce el crecimiento de plántulas de cactáceas. Por consiguiente, es posible que el estrés hídrico o la limitación de otro recurso (nutrientes) no esté permitiendo un incremento en la tasa de crecimiento de *Neobuxbaumia tetetzo*.

La competencia implica principalmente un esfuerzo por obtener recursos como la luz, el agua o los nutrientes que controlan la adquisición del carbono (Callaway y Walker, 1997). La limitación por luz, como señalan Franco y Nobel (1989), afecta principalmente a las cactáceas que crecen en condiciones de sombra generada por sus vecinos. La sombra produce un alto déficit en la radiación fotosintéticamente activa (RFA), y al ser plantas con metabolismo CAM, limita su asimilación de CO₂ cuando alguna de sus superficies fotosintéticas está por debajo de los niveles de saturación de radiación y por ende, la acumulación de ácido málico (Nobel y Hartsock, 1983; Franco y Nobel, 1989). Por lo tanto, la mayor acumulación de ácido málico, producto del aumento de RFA después de la remoción de la vegetación circundante, pudo haber elevado la tasa fotosintética, lo que contribuyó al incremento de la tasa de crecimiento en plantas de *N. tetetzo*. El hecho de no haber encontrado diferencias significativas en la concentración de ácido málico entre plantas con nodrizas excluidas y no excluidas podría estar relacionado con las condiciones de poca radiación ya que la toma de tejidos se hizo en días nublados. Por la escasez de individuos se hizo un muestreo sin remplazo por lo que son mediciones puntuales con mucha variación.

En el caso de *Cephalocereus columna-trajani*, el efecto neto de las interacciones reportó un efecto neutro, contrario a lo que se esperaba para el ambiente méxico (Los compadres). Esta localidad se consideró como méxico desde el punto de vista de su precipitación, pero como ya se mencionó con anterioridad, el ambiente es más estresante por la estructura del suelo; con una cobertura vegetal más abierta, similar a un matorral xerófilo y diferente de una selva baja caducifolia.

Las plántulas y juveniles de *C. columna-trajani* simplemente pueden estar siendo más tolerantes al estrés hídrico del suelo de este lugar; y a la sombra o al exceso de radiación debido a la distribución y forma de sus espinas, que aunado a la pubescencia que presentan estos cactus, forman una densa cubierta protectora (Nobel, 1988). Donovan y Richards (2000) tampoco encontraron interacciones de competencia o de facilitación entre dos arbustos desérticos, *Chrysothamnus nauseosus* y *Sarcobatus vermiculatus*; solamente las plantas presentaron

mayor o menor tolerancia al estrés a lo largo de un gradiente de salinidad. Sin embargo, en esta localidad, la facilitación podría beneficiar a estas plantas ante el estrés hídrico del suelo en años muy secos (Gómez-Aparicio *et al.*, 2004).

En el ambiente xérico, las plántulas y juveniles de *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus columna-trajani* tuvieron un mejor desempeño bajo la protección del dosel de sus "nodrizas" como se ha reportado en otros trabajos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998). Lo cual, junto con los valores del índice RNE, indican que las interacciones de facilitación, que contrarrestan el exceso de radiación y sequía, son las interacciones que están predominando en condiciones de estrés hídrico. De hecho, las plantas de *N. tetetzo* menores a 20 cm de alto, a las que se les excluyó a sus nodrizas, al estar expuestas a excesos de radiación y temperatura, sufrieron cambios en su coloración tornándose rojizas lo cual sugiere fotoinhibición por la destrucción parcial de la clorofila (Nobel, 1988). La coloración rojiza puede ser atribuida a la producción de betalainas y xantofilas que ayudan a proteger el sistema fotosintético del daño oxidativo a nivel cloroplasto (fotosistemas). La fotoinhibición disminuye la acumulación nocturna de ácido málico e inhibe la actividad fotosintética en general (Nobel, 1988). Esto explicaría el no crecimiento en las plantas más pequeñas y un crecimiento menor en los individuos más grandes. Estos resultados sugieren que el grado de aclimatación a la radiación alta depende de la edad de las plantas (Adams III, 1988) de *N. tetetzo* y, por consiguiente, pequeñas diferencias de altura o desarrollo pueden ejercer un efecto crítico sobre la supervivencia (Grime, 1982).

Por lo general, la sequía y las temperaturas altas son factores más limitantes para la absorción neta de CO₂ en agaves y cactus, y especialmente más en plántulas que en plantas adultas (Nobel, 1988). Así que la excesiva evaporación y temperatura reportada (más de 40° C) en espacio abierto para el valle de Zapotitlán (Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991) pueden ser las causas de la baja acumulación de ácido málico y del escaso crecimiento de las plántulas y juveniles sin la cobertura de sus plantas nodrizas. Los doseles, al disminuir la radiación, pueden bajar la temperatura entre 12.7° a 18.7° C por abajo de más de 40° C (Franco y Nobel, 1989); aspecto crítico para las cactáceas que son incapaces de regular su temperatura durante el día a través de la transpiración (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b). Por ello, las plantas nodrizas tienen un papel crítico en la supervivencia de *C. columna-trajani* y *N. tetetzo* en las primeras etapas de vida, al proporcionarles un microclima adecuado para crecer y sobrevivir (Yeaton y Romero-Manzanares, 1986; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Callaway *et al.*, 1996; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Holzapfel y Mahall, 1999) en los matorrales xerófilos.

El efecto de las interacciones, medido a través del desempeño de las plántulas y juveniles de *N. tetetzo*, presentó un cambio monotónico, estrechamente relacionado con los factores climáticos a lo largo del gradiente de estrés ambiental. Estos resultados coinciden con lo hallado por Callaway *et al.* (1996),

Pugnaire y Luque (2001), Maestre *et al.* (2003) para ecosistemas áridos y semiáridos. Por lo tanto, estos resultados apoyan la idea de que el balance entre facilitación y competencia dicta los procesos que determinan la distribución y la abundancia de cactáceas columnares (Bertness y Callaway, 1994) en ambientes méxicos y xéricos.

Recientemente, la hipótesis del gradiente de estrés ha sido cuestionada por Maestre *et al.* (2005) debido a que los resultados de su meta-análisis con trabajos que tratan de probarla, no indican que el efecto neto de los vecinos difiera con el estrés. No obstante, en este meta-análisis no se probó adecuadamente la hipótesis, pues muchos de los trabajos tomados en consideración no fueron hechos a lo largo de gradientes de estrés sino considerando tan solo dos puntos a lo largo del mismo (Lortie y Callaway, 2006). Por lo tanto, Lortie y Callaway (2006) sugieren que al poner a prueba la hipótesis del gradiente de estrés en hábitats semiáridos y áridos se debe tener control sobre el efecto de las especies, los múltiples factores abióticos que pueden estar generando un ambiente de mayor o menor estrés, la extensión del gradiente y el número de localidades consideradas, así como la variabilidad entre años (Callaway, 1998; Armas y Pugnaire, 2005; Maestre *et al.*, 2005).

Este tipo de estudios tienen implicaciones importantes para predecir las respuestas de las comunidades dominadas por cactáceas columnares al cambio climático (Callaway *et al.*, 2002; Brooker, 2006). El incremento acelerado en la temperatura y la aridez en ecosistemas semiáridos y áridos puede alterar el balance entre facilitación y competencia encontrado en las comunidades vegetales, y conducir a cambios más rápidos en la composición y diversidad de las especies (Callaway *et al.*, 2002; Maestre *et al.*, 2005; Lloret *et al.*, 2005). Por lo tanto, es crucial entender los efectos de las interacciones a escala comunitaria para poder conservar la biodiversidad en una de las zonas semiáridas con mayor diversidad en el mundo como lo es el valle de Tehuacán-Cuicatlán.

CONCLUSIONES

A lo largo del gradiente de disponibilidad de recursos, las interacciones de competencia entre cactáceas columnares y plantas leñosas perennes son más importantes en ambientes méxicos que en xéricos. En tanto que la competencia cambia a interacciones de facilitación al aumentar las condiciones de aridez. Estas interacciones están afectando directamente el establecimiento, el desempeño y la supervivencia de las cactáceas columnares.

A largo plazo, el balance entre estas interacciones positivas y negativas ha generado el patrón de distribución y la riqueza de cactáceas que se registraron en los sitios de estudio. En los matorrales xerófilos, la distribución agregada, producto de la facilitación, ha promovido la riqueza. En cambio, en las selvas bajas caducifolias, la competencia ha reducido la riqueza de cactáceas y determinado su distribución aleatoria. Sin embargo, las cactáceas desaparecen totalmente tanto en los ambientes más húmedos con escasez de luz, como en ambientes extremadamente secos y de alta radiación solar como los espacios abiertos del ambiente xérico. Este trabajo presenta evidencia empírica que corrobora la hipótesis del gradiente de estrés en los procesos de estructuración de las comunidades dominadas por cactus columnares en el valle de Tehuacan-Cuicatlán, además de brindar evidencia de que el papel modulador de los suelos sobre la disponibilidad de agua puede alterar los resultados y nuestras predicciones.

APÉNDICE 1

Descripción de la vegetación en el extremo más húmedo del gradiente

La selva mediana de Santiago Quiotepec (extremo del gradiente) se caracterizó por medio de un muestreo de 500 m² con intervalos de 10 m. En el muestreo se colectaron las plantas desconocidas para su identificación y se midieron los dos diámetros perpendiculares de las copas de los árboles y arbustos así como su altura. Con los datos obtenidos se obtuvo la cobertura (mediante la fórmula descrita en la metodología), la frecuencia y la densidad.

La frecuencia se determinó contando el número veces en que apareció una especie en las subunidades de muestreo (intervalos de 10 m). El valor se expresó en porcentaje. La densidad se tomó como el número de individuos por unidad de área en m². Con estos valores se calculó el índice de dominancia (I. D.) para cada una de las especies de árboles y arbustos presentes en los cuadrantes, mediante la siguiente fórmula (Osorio *et al.* 1996):

$$\text{I. D.} = \text{Frecuencia (\%)} \times \text{Densidad} \left(\frac{\text{No. ind.}}{\text{m}^2} \right) \times \text{Cobertura (m}^2\text{)}$$

Con los listados florísticos de los seis sitios de estudio (los muestreados directamente y los obtenidos bibliográficamente) se determinaron los índices de similitud florística entre comunidades por medio del índice de Jacqard. Este índice es igual a 100 cuando los sitios comparados comparten las mismas especies, y por el contrario el índice toma el valor de 0 si éstos no presentan ninguna especie en común (Osorio *et al.* 1996).

El índice de Jacqard se calculó de la siguiente manera:

$$C_j = \frac{i}{(a - b) - i} \times 100$$

Donde:

C_j = Índice de Jacqard

i = Es el número de especies comunes entre dos comunidades

a = Es el número de especies de la comunidad a .

b = Es el número de especies de la comunidad b .

Esta selva mediana se encuentra localizada a ambas orillas del río Cacahuatal formando un bosque de galería que durante todo el año se mantiene verde, aún en época de sequía. En esta selva descrita se registraron especies tanto de la

selva alta perennifolia como de la selva baja caducifolia, así como especies cultivadas. La especie *Guazuma ulmifolia* resultó ser la que tuvo la mayor cobertura total (cuadro A1).

Especie	Densidad (núm. ind./m ²)	Frecuencia %	Cobertura (m ²)	I. D.
<i>Acacia coulteri</i> Benth	0.072	90	271.478	1759.179
<i>Acanthaceae</i>	0.034	40	1.728	2.350
<i>Annona cherimola</i> Mill.	0.01	30	10.225	3.067
<i>Annona reticulata</i> L.	0.01	30	4.053	1.216
<i>Arundo donax</i> L.	0.006	10	0.267	0.016
<i>Cedrela oaxacensis</i> C. de Candolle & Rose	0.044	70	95.206	293.234
<i>Celtis pallida</i> Torr.	0.004	20	0.265	0.021
<i>Citrus aurantifolia</i> (Christm.) Sw.	0.008	30	4.595	1.103
<i>Cordia</i> sp.	0.02	20	3.372	1.349
<i>Croton</i> sp.	0.008	20	4.682	0.749
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	0.03	70	390.228	819.480
<i>Iresine</i> sp.	0.018	20	7.197	2.591
<i>Lasiacis nigra</i> Davidse	0.04	60	3.198	7.675
<i>Leguminosae</i>	0.004	20	0.304	0.024
<i>Phithecoctenium</i> sp.	0.006	30	0.326	0.059
<i>Physalis</i> sp.	0.004	10	0.417	0.017
<i>Pisonia aculeata</i> L.	0.022	70	17.493	26.940
<i>Randia</i> sp.	0.004	20	1.250	0.10003
<i>Senna atomaria</i> (L.) Irwin et Barneby.	0.012	30	6.985	2.515
<i>Verbenaceae</i>	0.014	40	4.916	2.753

Cuadro A1. Densidad, frecuencia, cobertura e índice de dominancia (I. D.) para las plantas perennes en la selva mediana subperennifolia de Santiago, Quiozpec, Oaxaca.

Sin embargo, *Acacia coulteri* es la especie de mayor importancia ecológica debido a su elevado índice de dominancia seguida de otras especies importantes como *Cedrela oaxacensis*, *Pisonia aculeata* y el pasto *Lasiacis nigra* (cuadro A1). Las plantas suculentas como las cactáceas y las agaváceas en el suelo son inexistentes. Solo se pueden encontrar algunas cactáceas globosas epifitas como *Mammillaria carnea* y en algunos claros a *Opuntia parviclada* (obs. pers.).

Similitud florística de las comunidades vegetales muestreadas en el gradiente

El valor máximo de similitud florística se encontró en los matorrales xerófilos con 23 especies en común (cuadro A2). Le siguen las selvas bajas de Guacamayas y Los compadres con 28.57% de similitud, y Guacamayas y la selva baja de Coxcatlán con 22 especies de plantas compartidas. En cambio, no hubo ninguna similitud entre la selva mediana de Quiotepec y la selva baja de Guacamayas o los matorrales xerófilos de Zapotitlán cuyos valores varían entre el 0% y el 1.96% de similitud, con una sola especie en común (cuadro A2).

	Quiotepec	Guacamayas	Los compadres	Coxcatlán	Zapotitlán-tetecho	Zapotitlán-columna
Quiotepec	20	0%	3.08%	2.06%	1.96%	0%
Guacamayas	(0) 0%	43	28.57%	22%	15.39%	19.40%
Los compadres	(2) 3.08%	(20) 28.57%	47	16.67%	14.49%	25.37%
Coxcatlán	(2) 2.06%	(22) 22%	(18) 16.67%	79	15.63%	19.59%
Zapotitlán-tetecho	(1) 1.96%	(10) 15.39%	(10) 14.49%	(15) 15.63%	32	50%
Zapotitlán-columna	(0) 0%	(13) 19.40%	(17) 25.37%	(19) 19.59%	(23) 50%	37

Cuadro A2. Valores del índice de similitud de Jaccard obtenidos entre sitios (cifras por arriba y por debajo de la diagonal, respectivamente). Los valores en la diagonal muestran el total de especies por sitio y los encerrados en paréntesis indican el número de especies comunes

APÉNDICE 2

Listado florístico de las seis localidades de estudio en los tres tipos de vegetación muestreados. M. xerófilo, Matorral xerófilo; S. B. caducifolia, Selva baja caducifolia; S. M. subperenifolia, Selva mediana subperenifolia. El listado florístico de los matorrales xerófilos de Zapotitlán fue completado con el listado de Valiente-Banuet *et al.* (1991b) y el de la selva baja caducifolia de Coxcatlán con el listado de Vivar de Alba (2004).

Listado florístico de las seis localidades de estudio			
Especie	M. xerófilo	S. B. caducifolia	S. M. subperenifolia
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonp. ex. Willd		x	
<i>A. constricta</i> Benth.	x	x	
<i>A. coulteri</i> Benth.	x	x	x
<i>A. subangulata</i> Rose		x	
<i>Acahypha</i> sp.		x	
<i>Acanthaceae</i>			x
<i>Actinocheita potentillifolia</i> (Turcz.) Bullock		x	
<i>Agave karwinskii</i> Zucc.	x		
<i>A. macroacantha</i> Zucc.		x	
<i>A. potatorum</i> Zucc.		x	
<i>Ageratina spinosarum</i> (A. Gray) R.M. King&H. Rob.	x		
<i>Anisacanthus quadrifidus</i> (M.H. Vahl) C. Nees von Esenbeck	x	x	
<i>Annona cherimola</i> Mill.			x
<i>A. reticulata</i> L.			x
<i>Anoda cristata</i> (L.) Schltld.		x	
<i>Arundo donax</i> L.			x
<i>Ayenia fruticosa</i> Rose		x	
<i>Beucarnea stricta</i> Lem.		x	
<i>Boerhaavia erecta</i> L.		x	
<i>Bouvardia erecta</i> (DC.) Standl.		x	
<i>Buddleja cordata</i> Kunth subsp. cordata		x	
<i>Bursera aloexylon</i> Engelm.	x	x	
<i>B. aptera</i> Ramírez		x	
<i>B. fagaroides</i> (Kunth) Engl.		x	
<i>B. morelensis</i> Ramírez		x	
<i>B. schlehtendalii</i> Engl.	x	x	
<i>Caesalpinia melanadenia</i> (Rose) Standl.	x	x	
<i>Caesalpinia</i> sp.	x		
<i>Calliandra eriophylla</i> Benth.		x	
<i>Carminatia alvarezii</i> Rzed. & Calderón		x	
<i>Castela tortuosa</i> Liebm.	x	x	
<i>Cedrela oaxacensis</i> C. de Candolle & Rose			x
<i>Ceiba parvifolia</i> Rose.		x	
<i>Celtis pallida</i> Torr.		x	x
<i>Cephalocereus columna-trajani</i> (Karw.) Schuman	x	x	

Listado florístico de las seis localidades de estudio (continuación)			
Especie	M. xerófilo	S. B. caducifolia	S. M. subperenifolia
<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pav.) Harms	x	x	
<i>Chamaesyce cumbrae</i> (Boiss.) Millsp.		x	
<i>Citrus aurantifolia</i> (Chistm.) Sw.			x
<i>Cnidosculus tehuacanensis</i> Breckon		x	
<i>Commelina erecta</i> L.		x	
<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	x	x	
<i>Cordia</i> sp.			x
<i>Coryphanta calipensis</i> Bravo	x	x	
<i>C. pallida</i> Britton et Rose	x		
<i>Crotalaria pumila</i> Ortega.		x	
<i>Croton ciliato-glanduliferus</i> Ortega	x	x	
<i>Croton</i> sp.		x	x
<i>Cyrtocarpa procera</i> Kunth		x	
<i>D. carthagenensis</i> (Jacq.) Macbr.		x	
<i>Dalea bicolor</i> Willd.	x		
<i>Dalea</i> sp.		x	
<i>Ditaxis guatemalensis</i> (Mull. Arg.) Pax et K. Hoffm.	x		
<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link et Otto forma <i>grandis</i> (Rose) Bravo	x		
<i>Equinopterys eglandulosa</i> (A. Juss.) Small	x	x	
<i>Escontria chiotilla</i> (Weber) Rose.		x	
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.		x	
<i>E. schlechtendalii</i> Boiss.		x	
<i>Ferocactus latispinus</i> Britton & Rose	x	x	
<i>F. robustus</i> (Pfeiff.) Britton & Rose	x		
<i>Florestina simplicifolia</i> B.L. Turner		x	
<i>Fouquieria formosa</i> Kunth ex H.B.K.		x	
<i>Froelichia interrupta</i> (L.) Moq.		x	
<i>Gimnosperma glutinosum</i> (Sprengel) Less.		x	
<i>Gomphrena decumbens</i> Jacq.		x	
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.			x
<i>Hechtia lyman-smithii</i> Burth-Utley & Utley		x	
<i>H. sphaeroblasta</i> B. L. Robinson		x	
<i>Heliotropium procumbens</i> P. Mill.		x	
<i>Hibiscus phoeniceus</i> Jacq.		x	
<i>Ipomea arborescens</i> G. Don	x	x	
<i>Iresine</i> sp.			x

Listado florístico de las seis localidades de estudio (continuación)			
Especie	M. xerófilo	S. B. caducifolia	S. M. subperenifolia
<i>Jatropha neopauciflora</i> Pax.		x	
<i>Jatropha</i> sp.		x	
<i>Juliana adstringens</i> (Schldl.) Schldl.	x	x	
<i>Kallstroemia hirsutissima</i> Vail		x	
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Roem. & Schult.) Zucc.	x		
<i>Lantana achyranthifolia</i> Desf.		x	
<i>L. camara</i> L.	x	x	
<i>Lasiacis nigra</i> Davidse			x
Leguminosae			x
<i>Lippia graveolens</i> Kunth.	x	x	
<i>Loeselia glandulosa</i> (Cav.) G. Don.		x	
<i>Lysiloma acapulcensis</i> Kunth.		x	
<i>Mammillaria albilanata</i> Backeberg		x	
<i>M. carnea</i> Zucc ex. Pfeiff.	x	x	
<i>M. casoi</i> Bravo	x		
<i>M. conspicua</i> Purpus	x		
<i>M. dixanthocentrom</i> Backeberg		x	
<i>M. haageana</i> Pfeiff.		x	
<i>M. napina</i> J. A. Purpus		x	
<i>M. polyantha</i> Benth.		x	
<i>M. polyedra</i> Mart.	x	x	
<i>M. sphacelata</i> Mart.	x	x	
<i>Manihotoides pauciflora</i> (Brandegge) D. J. Rogers & Appan		x	
<i>Mascagnia seleriana</i> Loess.		x	
<i>Melochia tomentosa</i> L.		x	
<i>Mimosa lacerata</i> Rose		x	
<i>M. luisana</i> Brandegge	x	x	
<i>Mollugo verticillata</i> L.		x	
<i>Morkillia mexicana</i> (Mociño & Sessé) Rose & Painter	x		
<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (C. Mart.) Console	x	x	
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (F. A. C. Weber) Backeb.	x	x	
<i>Opuntia pilifera</i> F. A. C. Weber	x	x	
<i>O. puberula</i> Pfeiff.		x	
<i>O. pubescens</i> Wendland	x	x	
<i>O. tomentosa</i> Salm-Dyck	x	x	
<i>O. tunicata</i> (Lehm.) Link & Otto	x		

Listado florístico de las seis localidades de estudio (continuación)			
Especie	M. xerófilo	S. B. caducifolia	S. M. subperenifolia
<i>O. velutina</i> Weber		x	
<i>Opuntia</i> sp.		x	
<i>P. tomentosum</i> DC.		x	
<i>Pachycereus hollianus</i> (F. A. C. Weber) Buxb.	x	x	
<i>P. weberii</i> (J. M. Coult.) Backeb.		x	
<i>Panicum</i> sp.		x	
<i>Parthenium bipinnatifidum</i> (Ort.) Rollins.		x	
<i>Pectis haenkeana</i> (DC.) Sch. Bip.		x	
<i>Pedilanthus tithymaloides</i> (L.) Poit.		x	
<i>Peniocereus serpentinus</i> (Lagasca et Rodríguez) N. P. Taylor		x	
<i>Phaseolus</i> sp.		x	
<i>Phithecoctenium</i> sp.			x
<i>Physalis philadelphica</i> Lam.		x	
<i>Physalis</i> sp.			x
<i>Pisonia aculeata</i> L.			x
<i>Plocosperma buxifolium</i> Benth		x	
<i>Plumeria rubra</i> L. f. <i>Acutifolia</i> (Poir) Woodson		x	
<i>Portulaca mexicana</i> P. Wilson		x	
<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. et Bonpl.) Johnst.		x	
<i>Pseudosmodingium multifolium</i> Rose		x	
<i>Randia thurberi</i> S. Watson		x	
<i>Randia</i> sp.			x
<i>Ruellia hirsuto-glandulosa</i> (Oerst.) Hemsl.	x	x	
<i>Salvia riparia</i> Kunth.		x	
<i>Sanvitalia fruticosa</i> Hemsl.		x	
<i>Schaefferia stenophylla</i> Standl.		x	
<i>Sedum</i> sp.		x	
<i>Senna atomaria</i> (L.) Irwin & Barneby		x	x
<i>Senna wislizenii</i> (A. Gray) Irwin & Barneby	x	x	
<i>Senna</i> sp.		x	
<i>Sida abutilifolia</i> Mill.	x	x	
<i>Simsia lagaciformis</i> DC.		x	
<i>Siphonoglossa ramosa</i> Oerst.	x		
<i>Stenocereus pruinosus</i> (Otto) Buxbaum.		x	
<i>S. stellatus</i> (Pfeiffer) Riccobono.		x	
<i>Turnera diffusa</i> Willd.		x	

Listado florístico de las seis localidades de estudio (conclusión)			
Especie	M. xerófilo	S. B. caducifolia	S. M. subperenifolia
<i>Verbenaceae</i>			x
<i>Viguiera dentata</i> (Cav.) Spreng.	x	x	
<i>V. gramatoglosa</i> DC.	x		
<i>Viguiera</i> sp.		x	
<i>Zinnia peruviana</i> L.		x	
<i>Ziziphus amolle</i> (Sesse et Moc.) M. C. Johnst.		x	
<i>Z. pedunculata</i> (Brandegge) Standl.		x	

APÉNDICE 3

El análisis de los datos mediante el programa EstimateS (Versión 7.5.0) y Ecosim reveló que el número de especies de cactáceas obtenido en el muestreo es representativo de la densidad y riqueza de las localidades estudiadas (cuadro A3 y cuadro A4), siendo Coxcatlán el sitio de mayor riqueza de cactáceas (14.3 especies) y Los compadres, el de menor riqueza y densidad. ACE, ICI y Chao-1 son diferentes estimadores que determinan la riqueza de cactáceas esperada en 1000 repeticiones de parcelas muestreadas.

Sitio	No. ind.	Densidad (ind./m ²)	No. Esp.	ACE	ICI	Chao-1	pp (mm)
Zapotitlán-tetecho	3356	1.7	12	12.62	12.45	12 ± 0.48	376.4
Zapotitlán-columna	3820	1.9	12	12.45	12.59	12 ± 0.48	376.4
Coxcatlán	3413	1.7	18	19.11	18.82	18 ± 0.25	404.9
Guacamayas	3212	1.6	13	13.55	13.5	13 ± 0.48	550
Los compadres	240	0.12	6	6	6	6 ± 0	600

Cuadro A3. Resultados del análisis a los datos obtenidos en los muestreos en los sitios de estudio por medio del programa EstimateS (Versión 7.5.0).

Sitio	Media	Mediana	Varianza	ICI	ICS
Zapotitlán-tetecho	8.52	8.5	1.58	7	11
Zapotitlán-columna	9.03	9	1.03	7	11
Coxcatlán	14.3	14	1.27	12	16
Guacamayas	9.71	10	1.27	8	12
Los compadres	6	6			

Cuadro A4. Resultados de los valores promedio de riqueza de cactáceas para cada sitio de estudio producto de la rarificación hecha por el programa Ecosim a partir de la localidad con el menor número de individuos y riqueza (Los compadres).

BIBLIOGRAFÍA

- Adams III, W. W. 1988. Photosynthetic acclimation and photoinhibition of terrestrial and epiphytic CAM tissues growing in full sunlight and deep shade. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 123-134.
- Aguiar, M. R., Soriano, A. y O. E. Sala. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. *Functional Ecology* 6: 66-70.
- Armas, C. y F. I. Pugnaire. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* 93: 978-989.
- Arriaga, L., Maya, Y., Díaz, S. y J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science* 4: 349-356.
- Bertness M. D. y R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Bertness, M. D. y S. D. Hacker. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *The American Naturalist* 144: 363-372.
- Bond, W. J., Smythe, K. A. y D. A. Balfour. 2001. *Acacia* species turnover in space and time in an African savanna. *Journal of Biogeography* 28: 117-128.
- Brooker, R. W. y T. V. Callaghan. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81:196-207.
- Brooker, R., Kikvidze, Z., Pugnaire, F. I., Callaway, R. M., Choler, P., Lortie, C. J. y R. Michalet. 2005. The importance of importance. *Oikos* 109: 63-70.
- Brooker, R. W. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171: 271-284.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway, R. M., DeLucia, E. H., Moore, D., Nowak, R., y W. H. Schlesinger. 1996. Competition and facilitation: Contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs montane pines. *Ecology* 77: 2130-2141.
- Callaway, R. M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112: 143-149.
- Callaway, R. M. y L. R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Callaway, R. M. 1998. Competition and facilitation on elevation gradients in sub-alpine forests of the northern Rocky Mountains, USA. *Oikos* 82: 561-573.
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F. I., Newingham, B., Aschehoug, E. T., Armas, C., Kikvidze, D. y B. J. Cook. 2002. "Positive interactions among alpine plants increase with stress". *Nature* 417: 844-847.

- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. Conabio, UNAM y Agrupación Sierra Madre. México. 389-423.
- Choler, P., Michalet, R. y R. M. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295-3308.
- Donovan, L. A. y J. H. Richards. 2000. Juvenile shrubs show differences in stress tolerance, but no competition or facilitation, along a stress gradient. *Journal of Ecology* 88: 1-16.
- Espigares, T., López-Pintor, A. y J. M. Rey Benayas. 2004. Is the interaction between *Retama sphaerocarpa* and its understorey herbaceous vegetation always reciprocally positive? Competition-facilitation shift during *Retama* establishment. *Acta Oecologica* 26: 121-128.
- Fernández, B. N. y A. Valiente-Banuet. En revisión. Plant community assemblages in an alluvial fan of the Tehuacan Valley, Mexico: their relation to time induced changes in soils. *Journal of Arid Environments*
- Flores, J., Briones, O., Flores, A., y S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environment* 58: 1-18.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, UNAM. México. 217 p.
- Gaston, K. J. (2002). Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Godínez Álvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environment* 39: 21-31.
- Godínez Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. y L. Valiente. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-live columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.
- Goldberg, D. E., Rajaniemi, T., Gurevitch, J. y A. Stewart-Oaten. 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology* 80: 1118-131.
- Greenlee, J. y R. M. Callaway. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *The American Naturalist* 148: 386-396.
- Grime, J. P. 1982. *Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación*. Limusa. México. 291pp.
- Hamelinck, E. P. 2000 Effects of surface and sub-surface soil horizons on the seasonal performance of *Larrea tridentata* (creosotebush). *Functional Ecology* 14: 596-606.
- Holmgren, M., M. Scheffer y M. A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Holzzapfel, C. y B. E. Mahall. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80: 1747-1761.

- Hutto, R. L., Mc Auliffe, J. R. y L. Hogan. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *The Southwestern Naturalist* 31: 469-476.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. y M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- Liancourt, P., Callaway, R. M. y R. Michalet. 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86: 1611-1618.
- Lortie, C. J. y R. M. Callaway. 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 94: 7-16.
- Lloret, F., Peñuelas, J. y M. Estiarte. 2005. Effects of vegetation canopy and climate on seedling establishment in Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science* 16: 67-76.
- Maderey, R. L. E. y A. Jiménez. 2005. *Principios de hidrogeografía. Estudio del ciclo hidrológico*. Serie Textos Universitarios No. 1. Instituto de Geografía. UNAM. 64p.
- Maestre, F. T., Bautista, S. y J. Cortina. 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84: 3186-3197.
- Maestre, F. T., Valladares, F. y J. F. Reynolds. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93: 748-757.
- McAuliffe, J. R. 1984. Saguaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64: 319-321.
- McAuliffe, J. R. 1994. Landscape evolution, soil formation and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecological Monographs* 64: 111-148.
- Medina, S. J. 2004. *Recursos hídricos del suelo y requerimientos para la germinación de cinco cactus columnares gigantes con poblaciones segregadas en el valle de Tehuacán*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM. México. 78 p.
- Michalet, R., Brooker, R. W., Cavieres, L. A., Kikvidze, Z., Lortie, Ch. J., Pugnaire, F. I., Valiente-Banuet, A. y R. Callaway. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9: 767-773.
- Nobel, P. S. y T. L. Hartsock. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO₂ uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 71: 71-75.
- Nobel, P. S. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press. New York.
- Nobel, P. S. 2002. Physiological ecology of columnar cacti. En: Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet, edit. *Columnar cacti and their mutualists. Evolution, ecology and conservation*. The University of Arizona Press. Tucson. Pp. 25-41.
- Osorio, B. O., Valiente-Banuet, A., Dávila, P. y R. Medina. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 35-58.

- Pagès, J. P., Pache, G., Joud, D., Magnan, N. y R. Michalet. 2003. Direct and indirect effects of shade on four forest tree seedling in the french alps. *Ecology* 84: 2741-2750.
- Pugnaire, F. I., Haase, P., Puigdefábregas, J., Cueto, M., Clark, S. C. y L. D. Incoll. 1996. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76: 455-464.
- Pugnaire, F. I. y M. T. Luque. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Rich, P. 1988. Video image analysis of hemispherical canopy photography. First Workshop on Videography. American Society for Photogrammetry and Remote Sensing. E.U.A.
- Rich, P. 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews* 5: 13-29.
- Rojas-Martínez, A. y Valiente-Banuet, A. 1996. Análisis comparativo de la quiproterofauna del valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica de México* (n.s.) 67: 1-23.
- Rzedowski, J. 1994. *Vegetación de México*. Limusa-Noriega Editores. México. 192 p.
- Sortibrán Martínez, R. L. 1999. *Efecto de la inclinación de los cladodios en la intercepción de luz y fijación de carbono en Opuntia puberula Pfeiffer*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Tewksbury, J. J. y J. D. Lloyd. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benetactor size. *Oecologia* 127: 423-434.
- Tirado, R y F. I. Pugnaire. 2003. "Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success". *Oecologia* 136: 296-301.
- Valiente, B. L. 1991. *Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México*. Tesis de Licenciatura, UNAM. México. 65p.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Vite, F. y J. A. Zavala-Hurtado. 1991a. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2: 11-14.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Núñez, H., Barnard, G. y E. Vázquez. 1991b. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 15-20.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila-Aranda, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M. C., Villaseñor, J. L. y J. Ortega-Ramírez. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 24-74.

- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Godínez-Álvarez, H., Silva, C. y P. Dávila-Aranda. 2002. Biotic Interactions and population dynamics of columnar cacti. En: Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet, edit. *Columnar cacti and their mutualists. Evolution, ecology and conservation*. The University of Arizona Press. Tucson. Pp. 225-240
- Vivar de Alba, D. 2004. *Determinación de la sustentabilidad en el manejo del quiotillal en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Tesis de licenciatura. UNAM. México. 82p.
- Yeaton, R. I. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the Northern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 66: 651-656.
- Yeaton, R. I. y A. Romero Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association, Southern Chihuahuan Desert, Mexico. *Journal of Ecology* 74: 211-217.

Este libro se terminó
de imprimir en junio de 2007.
Se imprimieron 15 ejemplares.

Diseño y formación:
Sergio Bourguet Caldarella,
con tipos Chaparral Pro
de 12:14, 14:16 y 10:12 puntos de pica.

Fe de erratas:

En la página 21, la fórmula al centro dice:

$$\text{RNE} = \frac{X_1 - X_c}{x}$$

Debe decir:

$$\text{RNE} = \frac{X_t - X_c}{x}$$