

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Distribución de cinco especies de *Agave*  
y su relación con algunos parámetros  
ambientales en Metztitlán, Hidalgo

# 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:

**KARLA MARÍA ARZATE GARCÍA**

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS

MÉXICO, DF.

MARZO, 2009.



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.


Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presenta

Me permito informarle a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 3 de noviembre de 2008, se aprobó el siguiente Jurado para el examen de grado de MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL) de la alumna ARZATE GARCÍA KARLA MARÍA con número de cuenta 9407749-0 con la tesis titulada "Distribución de cinco especies de Agave y su relación con algunos parámetros ambientales en Metztlitlán, Hidalgo", realizada bajo la dirección del DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS:

Presidente: DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ  
Vocal: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER  
Secretario: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS  
Suplente: DR. JOSÉ ALBERTO BURQUEZ MONTUO  
Suplente: DRA. VALERIA SOUZA SALDIVAR

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 16 de enero de 2009.

  
Dr. Juan Nuñez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la Interesada

El presente trabajo se realizó en el Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental del Departamento de Ecología Evolutiva en el Instituto de Ecología de la UNAM, bajo la dirección del Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns.

El Comité Tutorial estuvo formado por el Dr. Luis E. Eguiarte Fruns, Dr. José Alberto Búrquez Montijo y el Dr. Alejandro Casas Fernández.

Durante el desarrollo de esta tesis recibí beca de Maestría otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y por la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP), UNAM. El trabajo recibió el apoyo otorgado por el proyecto "Ecología, genética y biología de la conservación de las poblaciones del género *Agave* en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo" SEMARNAT-CONACyT 2002 COI-0246/A-1, así como del proyecto CONACyT-SEP-2004-COI-46475-Q (CONACyT Fondo sectorial de investigación para la educación) "Diversificación de angiospermas de México: relojes moleculares, tasas de especiación, biomecánica y espacios ecológicos".

El trabajo de campo se realizó en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, gracias al apoyo de los directivos de la Reserva y de la disposición y participación de las brigadas de vigilancia.

El trabajo de escritorio fue realizado en el Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, así como otra parte muy importante (digitalización, integración, manejo de bases de datos y de SIG) se trabajó en el Laboratorio del Departamento de Ecología de la Biodiversidad de la Estación Regional Noroeste (ERNO) en Hermosillo, Sonora con el apoyo y asesoría del Dr. José Alberto Búrquez Montijo; ambas dependencias del Instituto de Ecología, UNAM.

La identificación de los especímenes colectados se realizó gracias a la colaboración de Dr. Jerónimo Reyes Santiago del Jardín Botánico (MEXU), UNAM y de Dr. Ramiro Cruz Durán de la Facultad de Ciencias, UNAM.

*A Carlos César<sup>†</sup>*

*“Un tiempo para cada cosa”*

Cada cosa tiene su estación,  
cada cosa bajo el cielo tiene su tiempo:

Hay tiempo de nacer  
y tiempo de morir;  
hay tiempo de plantar  
y tiempo de arrancar lo plantado;  
hay tiempo de llorar  
y tiempo de reír;  
hay tiempo de luto  
y tiempo de festejar;  
hay tiempo de tirar piedras  
y tiempo de juntarlas;  
hay tiempo de ganar  
y tiempo de perder;  
hay tiempo de callar  
y tiempo de hablar;  
hay tiempo de extrañarte  
y tiempo de ir hacia adelante  
hay tiempo de seguir tu ejemplo de trabajo,  
esfuerzo y superación;  
y tiempo de dedicarte este trabajo  
hay tiempo de recordarte.....  
todo el tiempo.

Modificado de Eclesiastés 3

## AGRADECIMIENTOS

A lo largo de la realización de este proyecto conté con el respaldo de muchísimas personas, que en muchos casos aún sin conocerlas me brindaron su apoyo y a quienes deseo agradecer, porque todos de alguna u otra forma participaron y sin su ayuda hubiera resultado aún más complicado terminarlo, ¡gracias!

Al Dr. Luis E. Eguarte Fruns por la oportunidad y la confianza que me brindó para realizar este trabajo bajo su dirección, sobre todo por la comprensión y paciencia ¡gracias Doctor!

A los miembros del Comité Tutoral: Dr. Luis Eguarte Fruns, Dr. Alberto Búrquez Montijo y Dr. Alejandro Casas Fernández por el tiempo, comentarios y sus valiosas aportaciones en la elaboración de esta tesis.

A los demás miembros del jurado: Dra. María del Carmen Mandujano, Dr. Enrique Martínez Meyer y Dra. Valeria Souza Saldivar por la revisión del escrito de tesis, por los comentarios, observaciones y sugerencias que me permitieron mejorarlo.

Al Dr. Alberto Búrquez Montijo, muy especialmente le agradezco el tiempo, disposición, paciencia y por toda la ayuda que me brindó en el desarrollo de este trabajo; gracias también por compartirme sus conocimientos, enseñanzas y consejos que fueron fundamentales para la conclusión de esta tesis. Ante todo ABM ¡Gracias por su amistad!

Al Sr. Erasmo Badillo, sinceramente y profundamente le agradezco su ayuda invaluable, la disposición en el trabajo de campo, principalmente por su guía y compañía en los recorridos realizados que me permitieron conocer los maravillosos cerros de Metztilán. También quiero agradecer a su esposa, la Sra. Andrea por su calidez y hospitalidad.

A la Dra. Valeria Souza, por la oportunidad de integrarme al equipo de laboratorio, por su empeño en buscar siempre el bienestar de todos los alumnos, por el apoyo y ánimo que me brindaste en distintos momentos ¡gracias Valeria, eres un encanto!

A los Biólogos Aldo Valera y Rodrigo González Chauvet por su empeño y ayuda en la organización y logística en las salidas a campo, así como a los compañeros con quienes pude compartir el intenso trabajo de campo Adriana Trujillo, Roberto Trejo, Manuel Rosas y Ricardo Colín.

A todos los compañeros del Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental. Especialmente a mis amigos Sandra Luz Gómez, Manuel Rosas, Antonio Cruz por su compañía, las portas y ánimos que me dieron en todo momento. Al Biol. Roberto Trejo por tu amistad, apoyo en campo y por ayudarme con el abstract.

Al M. en C. Enrique Schainvar (*sensei cibemático*) gracias por ayudarme a corregir "ese pequeño detalle" para terminar correctamente los mapas y por las observaciones y sugerencias en la obtención de los resultados.

A la Dra. Martha Rocha por la revisión inicial de la tesis y por las sugerencias para mejorarlo.

A todas las personas que tuve la suerte de conocer en Hermosillo, Sonora, particularmente a los compañeros del Laboratorio de Ecología de la Biodiversidad: Enriquena Bustamante, Dra. Angelina Martínez, Belem, Deneb, María de Jesús, Consuelo María (Michel) y Fernanda Orosco Urias, Gelacia Cruz, Araceli y Chalio gracias a todos por su hospitalidad!

De manera muy especial quiero agradecer a Enriquena Bustamante por la amistad, el apoyo y todas las facilidades brindadas en mis estancias en Hermosillo ¡gracias por todo Quena!

A la Dra. Angelina Martínez y toda la familia Búrquez-Martínez por la amabilidad, hospitalidad y cordialidad que hicieron más agradables mis estancias en Hermosillo.

A los señores Angelita Covarrubias y Rubén Ripalda por la hospitalidad y sencillez con que me recibieron en su casa durante mi segunda estancia en Hermosillo.

A mis padres Carlos Arzate y María Esther García por impulsarme, motivarme y permitirme continuar con mi preparación profesional; gracias por sus esfuerzos, todo esto es por ustedes ¡Quiero verlos sonreír de nuevo!

A mis hermanos Carlos César (qepd) por todo lo que pude aprender de ti, porque siempre me ¡exigiste! y motivaste a seguir adelante y ser mejor, ¡gracias Ingeniero, te extraño!

A ti Karina por tu paciencia, compañía y por todo lo que hemos pasado juntas, sobre todo por resistir y superar conmigo los difíciles momentos.

A mi familia, principalmente a mi abuelita Manuela Carreón y todas mis tías (os) por estar conmigo y apoyarme siempre, también gracias por su cariño sincero que nos ayudo a enfrentar las situaciones y momentos más adversos, ¡los quiero a todos!

A mis primos, sobrinos y ahijados a quienes quiero mostrar con este trabajo (sin el afán de ser ningún ejemplo) que siempre y a pesar de todo se puede seguir adelante.

A mi amiga Natividad Solano ¡gracias por estos años.... y los que faltan comadre!

A mis amigos: Karen Keer, Alma Rivera, Laura Lorena Cruz, Gilberto Contreras, Francisca Vidal, Carlos López, Sandra Luz Gómez, Enriquena Bustamante, Manuel Rosas, Saúl López, Alejandro Botello, Jesús Duplancher.

A los profesores de quienes aprendí lo necesario para llegar a este momento y que me han formado profesionalmente, en especial a los profesores de la FES Iztacala y del Instituto de Ecología.

A la UNAM, la máxima casa de estudios ¡ahora de Iberoamérica!

Ante todo gracias a Dios, por permitirme vivir todos los momentos buenos, difíciles y aún los más tristes que me han dado la madurez y fortaleza para superarme y seguir adelante.

## ÍNDICE

<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b>	viii
<b>ÍNDICE DE TABLAS</b>	ix
<b>RESUMEN</b>	1
<b>ABSTRACT</b>	2
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	3
1.1 La diversidad en las comunidades	3
1.2 El nicho ecológico	4
1.3 Diferenciación, similitud y sobreposición de nicho	7
1.4 Los niveles de rareza de las especies	10
<b>2. DIVERSIDAD E IMPORTANCIA DE LOS AGAVES</b>	13
2.1 Características de los agaves	15
2.2 Coexistencia de las especies de <i>Agave</i>	17
2.3 Análisis espacial y los SIG's en ecología	19
2.4 Antecedentes	21
<b>3. OBJETIVOS</b>	23
<b>4. ZONA DE ESTUDIO</b>	24
4.1 Localización	24
4.2 Clima	24
4.3 Hidrografía	25
4.4 Geología	25
4.5 Suelos	27
4.6 Vegetación	27
<b>5. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	29
5.1 Trabajo de campo	29
5.2 Integración del modelo	29
5.3 Trabajo de gabinete	30
5.3.1 Sistemas de Información Geográfica	31
5.3.2 Modelos Digitales de Elevación	31
5.3.3 Aspecto	32
5.3.4 Pendiente	32
5.3.5 Suelos	33
5.4 Mapas analógicos	33
<b>6. RESULTADOS</b>	35
6.1 Ubicación de sitios y obtención de frecuencias	35
6.1.1 Listado florístico	38
6.2 Agrupamiento entre especies	39
6.2.1 Análisis estadístico ( $\chi^2$ ) entre pares de especies	39
6.3 Caracterización de hábitat	40



6.4	Preferencia de hábitat	42
6.4.1	Altitud	42
6.4.2	Aspecto	43
6.4.3	Pendiente	45
6.4.4	Suelos	46
6.4.5	Vegetación	47
<b>7.</b>	<b>DISCUSIÓN</b>	<b>50</b>
7.1	Ubicación de sitios y obtención de frecuencias	50
7.2	Agrupamiento entre pares de especies	51
7.3	Preferencia de hábitat	54
7.3.1	Altitud	54
7.3.2	Aspecto	55
7.3.3	Pendiente	56
7.3.4	Suelos	57
7.3.5	Vegetación	58
7.4	La importancia del uso de los SIG's	61
<b>8.</b>	<b>CONCLUSIONES</b>	<b>63</b>
<b>9.</b>	<b>PERSPECTIVAS</b>	<b>64</b>
<b>10.</b>	<b>ANEXOS</b>	<b>65</b>
<b>ANEXO 1</b>	Mapas de distribución de las especies de <i>Agave</i> en la Barranca de Metztitlán	66
<b>ANEXO 2</b>	Listado florístico: especies asociadas al género <i>Agave</i> en Metztitlán	71
<b>ANEXO 3</b>	Resultados de las Tablas de Contingencia 2X2: agrupamiento de especies	74
<b>ANEXO 4</b>	Descripción de los tipos de suelo	75
<b>ANEXO 5</b>	Perfiles altitudinales	77
<b>ANEXO 6</b>	Coordenadas de los puntos georeferenciados en la Barranca de Metztitlán	80
<b>11.</b>	<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>84</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

### FIGURA

1	Morfología general del Agave	16
2	Especies de Agave analizadas en este estudio	18
3	Localización de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hgo.	26
4	Esquema general para la creación de la base de datos, mapas generados, etc. en el presente estudio	30
5	Imagen de la rosa de los vientos donde se representa la orientación o aspecto	32
6	Modelo Digital de Elevación donde se muestra la localización de los 332 puntos georeferenciados en la Barranca de Metztitlán	37
7	Gradiente altitudinal ocupado por las cinco especies de Agave a lo largo de la Barranca de Metztitlán	42
8	Gradiente (en porcentaje) de orientación en las laderas ocupado por las cinco especies de Agave en la Barranca de Metztitlán	44
9	Gradiente de inclinación de pendiente ocupado por las cinco especies de Agave a lo largo de la Barranca de Metztitlán	45
10	Gradiente de los tipos de suelo ocupado por las cinco especies de Agave a lo largo de la Barranca de Metztitlán	47
11	Gradiente de vegetación ocupado por las cinco especies de Agave a lo largo de la Barranca de Metztitlán	48
12	Distribución de <i>Agave celsii albicans</i> en la Barranca de Metztitlán	66
13	Distribución de <i>Agave difformis</i> en la Barranca de Metztitlán	67
14	Distribución de <i>Agave hidalguensis</i> en la Barranca de Metztitlán	68
15	Distribución de <i>Agave striata</i> en la Barranca de Metztitlán	69
16	Distribución de <i>Agave xylonacantha</i> en la Barranca de Metztitlán	70
17	Ubicación de los transectos recorridos a pie en la Barranca de Metztitlán	79

## ÍNDICE DE TABLAS

### TABLA

1	Especies de <i>Agave</i> que se encuentran en la Barranca de Metztlán	17
2	Intervalos de inclinación de pendiente utilizados como base en este estudio	33
3	Categorías de los tipos de suelo utilizados como base en este estudio	33
4	Frecuencias de aparición, abundancia y altitudes promedio para los 332 puntos georeferenciados a lo largo de la Barranca de Metztlán	36
5	Comparación de las familias más representadas en la Barranca de Metztlán	38
6	Valores de $\chi^2$ y probabilidad conjunta obtenidos entre pares de especies	40
7	Valores de Intensidad de asociación entre pares de especies	40
8	Datos generales de las frecuencias (en porcentaje) obtenidas para cada especie de <i>Agave</i> con los distintos parámetros ambientales	41
9	Valores de $\chi^2$ de los parámetros ambientales registrados con las cinco especies de <i>Agave</i> en la Barranca de Metztlán	49
10	Distancia recorrida a pie en cada uno de los transectos en la Barranca de Metztlán	77
11	Datos de abundancia y altitudes promedio para los transectos recorridos a pie en la Barranca de Metztlán	78
12	Estimación de la densidad (individuos por m <sup>2</sup> ) de los transectos recorridos en Metztlán	78

## RESUMEN

En la Barranca de Metztitlán, Hidalgo, coexisten especies de *Agave* pertenecientes a los subgéneros *Agave* (que desarrollan inflorescencias paniculadas) y *Littaea* (con inflorescencias espigadas). En este trabajo se estudió la distribución y los parámetros ambientales de los sitios donde se desarrollan cinco especies de *Agave* (*A. celsii albicans*, *A. difformis*, *A. "hidalguensis"*, *A. striata* y *A. xylonacantha*). En esta Barranca considerada como la zona de más alta diversidad de especies del subgénero *Littaea*, se estudia por primera vez, la asociación entre las condiciones ambientales donde se desarrollan los agaves y su abundancia. Para ello se realizaron recorridos en la Reserva durante tres salidas al campo (febrero y diciembre de 2005 y julio de 2006) georeferenciando un total de 332 puntos en los cuales se registraron datos como: 1) especies de *Agave* presentes, 2) vegetación asociada, 3) elevación, 4) orientación o aspecto, 5) pendiente y 6) tipo de suelo. Se utilizó como base un Modelo Digital de Elevación (DEM) escala 1:50,000, se elaboraron bases de datos y se usaron mapas analógicos que posteriormente fueron digitalizados. Esta información, se analizó e integró en un Sistema de Información Geográfica (Idrisi Kilimanjaro), lo que permitió explorar la distribución espacial de las especies. Posteriormente, se elaboraron tablas y gráficas de frecuencias de aparición, con las que se comparó la asociación entre pares de especies mediante el uso de Tablas de contingencia de 2X2 utilizando pruebas estadísticas de  $\chi^2$ . Los resultados muestran que *A. difformis* y *A. xylonacantha* se distribuyen principalmente en las zonas Norte y Centro, siendo las especies más frecuentes (38.8% y 33.4% totales respectivamente), mientras que *A. striata* presenta un 15.06% y se distribuye en casi toda la zona, al igual que *A. celsii albicans* que presenta 7.83% de frecuencia y *A. "hidalguensis"* que con una frecuencia de 4.88% se localiza en las zonas Norte y Oeste de la Barranca. Se elaboró el listado florístico de las plantas asociadas a los agaves y se registraron 44 familias, 36 géneros y 65 especies. La evaluación de la asociación entre pares de especies resultó en todos los casos positiva, sobretodo para *A. xylonacantha* con *A. striata* ( $\chi^2=73.09$ ,  $p<0.005$ ) excepto la asociación de *A. "hidalguensis"* con *A. striata* que no fue significativa ( $\chi^2=1.30$ ,  $p<0.10$ ). De manera general en la Barranca de Metztitlán los agaves siguen un patrón definido por exposiciones Sur, altitud promedio de 1343 msnm, pendiente promedio de 15° (sitios muy inclinados), y el tipo de suelo predominante es de la categoría Fluvisol-Feozems (suelos arenoso-arcillosos). Las especies estudiadas se desarrollan preferentemente en vegetación de tipo matorral crasicaula con cardonal con la presencia de especies como *Cephalocereus senilis*, *Stenocereus dumortieri*, *Opuntia imbricata*, *Hechtia* sp., *Myrtillocactus geometrizans*, *Prosopis juliflora*, entre otras. En resumen, de todos los parámetros analizados la elevación determina la distribución de *A. difformis* ( $\chi^2=19.80$ ;  $p<0.05$ ) y *A. xylonacantha* ( $\chi^2=17.12$ ;  $p<0.05$ ), el aspecto no determina la distribución de ninguna especie; el tipo de suelo determina la distribución de *A. celsii albicans* en suelos Fluvisol-Feozem ( $\chi^2=8.16$ ;  $p<0.10$ ), *A. difformis* por Rendzina-Vertisol-Luvisol ( $\chi^2=10.37$ ;  $p<0.05$ ) y de *A. xylonacantha* por suelos Fluvisol-Feozem ( $\chi^2=8.91$ ;  $p<0.05$ ) y los tipos de vegetación muestran diferencias significativas sólo para *A. celsii albicans* ( $\chi^2=95.73$   $p<0.005$ ), estas especies crecen preferentemente en vegetación de tipo matorral crasicaula con cardonal entre otros. Se concluye que existen preferencias específicas entre las especies que son indicación de probable diversificación en la explotación de los recursos de nicho relacionados con el uso de recursos hídricos y de suelo.

## ABSTRACT

Several species of the genus *Agave*, of the subgenus *Agave* (with paniculate inflorescences) and *Litsea* (spindly inflorescences) coexist in the Metztitlán Canyon. We studied the distribution environmental conditions of habitat for five species (*A. celsii albicans*, *A. difformis*, *A. "hidalguensis"*, *A. striata* and *A. xylonacantha*) living in the Metztitlán Canyon; a region considered among the richness the subgenus *Litsea*. This is the first detailed record on the environmental conditions of *Agave* species growing in the region. Three visits to the Canyon were conducted (February and December 2005 and July 2006) geo-referencing 332 localities. On each locality the following information was recorded: 1) *Agave* species, 2) vegetation, 3) elevation, 4) orientation or aspect, 5) slope and 6) soil type. Analogue maps of major abiotic features were digitized and integrated into a Geographic Information System (Idrisi Kilimanjaro) that used as base layer a Digital Elevation Model (DEM) at 1:50,000 scale. All localities were positioned and databases for the field information were included as part of the GIS model. Comparisons among pairs of species in the spatial and environmental GIS data were carried out by using 2X2 contingency tables and  $\chi^2$  test. The results showed that *A. difformis* and *A. xylonacantha* are mainly distributed on northern and central. These are the most frequent species (38.8% and 33.4% respectively). *A. striata* was present in 15.06% and distributes throughout the whole area. *A. celsii albicans* was found in 7.83% of the area and *A. "hidalguensis"* had a 4.88% of frequency, mainly in the northern and western zones. Association for all species pairs was positive for all cases, the strongest association was found between *A. xylonacantha* and *A. striata* ( $\chi^2=73.09$ ,  $p<0.005$ ) but the comparison among *A. "hidalguensis"* versus *A. striata* ( $\chi^2=1.30$ ;  $p<0.10$ ) showed that there was no association between them. Generally, the agaves of Metztitlán showed a defined pattern of growing on south facing slopes at a mean height of 1343 m a mean slope of 15° (very steep sites) and in soils related to Fluvisol-Fozems (clayey soil). To test for associations with vegetation, a floristic checklist comprising 44 families, 36 genera and 65 species was produced. The associated vegetation in which agaves developed was thornshrub associated to species like *Cephalocereus senilis*, *Stenocereus dumortieri*, *Opuntia imbricata*, *Hecttia* sp., *Myrtillocactus geometrizans*, *Prosopis juliflora*. For each species there was a clear separation along some of the measured parameters. The elevation parameter is highly related to the distribution of *A. difformis* ( $\chi^2 = 19.80$ ;  $p<0.05$ ) and *A. xylonacantha* ( $\chi^2=17.12$ ;  $p<0.05$ ). Aspect seems not related to the distribution of this species. *A. difformis* is found significantly more often in Rendzina-Vertisol-Luvisol soils ( $\chi^2=10.37$ ;  $p<0.05$ ) while *A. xylonacantha* ( $\chi^2=8.91$ ;  $p<0.05$ ) and *A. celsii albicans* ( $\chi^2=8.16$ ;  $p<0.10$ ), distribute mainly where Fluvisol-Fozem soils occur. The type of vegetation show significant differences only for *A. celsii albicans* ( $\chi^2=95.73$ ;  $p<0.005$ ). We conclude that each species show marked habitat preferences that indicate in turn a likely resource use diversification related to location, and the hydrologic and soil resources.

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1 La diversidad en las comunidades

Los organismos forman parte de ensambles de poblaciones que coexisten en el espacio. Aunque un organismo sea característico de una situación ecológica específica, está inevitablemente inmerso en lo que denominamos comunidad ecológica. Su pertenencia a una comunidad específica, sea esta concebida como un ensamblaje de organismos independientes (concepción organísmica), o como grupos de especies que ocurren conjuntamente sólo porque presentan capacidades fisiológicas o ecológicas similares, es materia de un debate filosófico que permea profundamente la ecología moderna (Ouderkerk y Hill, 2002; McIntosh, 1998). Existen diferentes formas de explicar la diversidad en las comunidades y entre las explicaciones destacan las siguientes: 1) Los ambientes son heterogéneos; 2) la mayoría contienen gradientes de condiciones de los recursos disponibles y 3) la existencia de un tipo de organismo en un área hace que ésta se diversifique para los demás organismos (Begon *et al.*, 1996).

El estudio de los patrones de distribución en poblaciones vegetales ha sido un área de gran interés en ecología vegetal que nos ayuda a entender los factores que determinan la presencia o ausencia de ciertas especies en algún ecosistema en particular, y permite generar hipótesis sobre los mecanismos biológicos que contribuyen al ordenamiento espacial de los organismos en su ambiente (Greig-Smith, 1979). Para conocer la distribución y la abundancia de una especie deben considerarse aspectos como: i) su historia; ii) los recursos que necesita y que tiene disponibles; iii) las tasas de natalidad, de mortalidad y de migración; iv) sus interacciones dentro de la especie (intraespecíficas) y con otras especies (interespecíficas); y v) los efectos de las condiciones ambientales (Begon *et al.*, 1996).

Los ambientes están distribuidos en el espacio en forma de mosaicos que representan condiciones favorables y desfavorables para las poblaciones de una especie determinada. A la vez otros parches cambian con las estaciones e incluso en un mismo día (Begon *et al.*, 1996). Por ejemplo, se ha tratado la posición en el espacio como un elemento para definir dónde se encuentran los recursos, pero no como un recurso en sí. De manera análoga, las plantas necesitan los recursos de agua y nutrientes que se encuentran en dicho espacio. El espacio se puede convertir en un recurso potencialmente limitante si lo que limita la actividad de los

organismos es su amontonamiento físico, a pesar de que el alimento sea abundante (Begon *et al.*, 1996).

Aún cuando las características macroambientales pueden parecer homogéneas, el microambiente en que las plantas habitan puede cambiar dramáticamente en una distancia geográfica relativamente corta (Davies y Snaydon, 1976; Grubb, 1977). Algunas variables ambientales, como las condiciones edafológicas, pueden causar cambios en la estructura y densidad de las poblaciones y de las comunidades (McAuliffe, 1991; Witkowski y O'Connor, 1996). Además de las condiciones del suelo, otros factores como las interacciones bióticas pueden jugar un papel importante en la variación espacial de la estructura de las comunidades (Daiyuan *et al.*, 1998). Por ejemplo, Holmgren *et al.* (1997) mostraron por primera vez el gradiente que se establece desde condiciones de facilitación para el establecimiento de plantas bajo la copa de plantas "nodriza", hasta la competencia que puede establecerse entre las nodrizas y sus plantas subordinadas; un juego sutil que depende de la relación entre condiciones lumínicas e hídricas en el ambiente (ver Holmgren, 1997).

## 1.2 El nicho ecológico

La lista de condiciones ambientales, tanto del ambiente biótico como abiótico, en las que se presentan condiciones adecuadas para el crecimiento poblacional de una especie determinada se ha considerado tradicionalmente como el Nicho Ecológico. La definición más utilizada de este concepto, es la del hipervolumen multidimensional de Hutchinson (1957) que toma en cuenta todas las posibles variables ( $n$  dimensiones) que permiten que a largo plazo las poblaciones de una especie puedan mantener una tasa reproductiva neta promedio ( $\lambda$ )  $> 1$  (Silvertown, 2004). La tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ), es uno de los parámetros más importantes, pues aporta información sobre el desarrollo y de cómo crece o decrece una población en períodos definidos de tiempo. Se representa mediante la ecuación  $N_{t+1} = N_t \lambda$ ; donde la población ( $N$ ) al final de un período reproductivo ( $t+1$ ) será igual a la población anterior ( $N_t$ ) por la proporción constante de reproducción. El término nicho es usado para expresar la relación de los individuos o poblaciones con todos los factores ambientales (es decir, su papel ecológico dentro de la comunidad) (Ricklefs y Miller, 2000).

Una especie normalmente tiene un nicho ecológico más amplio en ausencia de competidores y depredadores; es decir, si una especie no se ve adversamente afectada por sus enemigos puede mantener una población viable bajo ciertas condiciones. Esto condujo a Hutchinson (1957) a distinguir entre el nicho fundamental y el nicho efectivo. El primero describe las potencialidades genéricas de una especie; el segundo describe el espectro más limitado de condiciones y recursos que permite a una especie el mantenimiento de una población, incluso en presencia de competidores y depredadores (Begon *et al.*, 1996).

En la práctica ha sido muy difícil establecer el hipervolumen (*sensu* Hutchinson) que define los elementos más importantes para cada especie. La aproximación más empleada ha sido el análisis conjunto de las diferentes curvas de utilización de recursos. Estas curvas son una medida del nicho y se representan usando la distribución de frecuencias de uso de los estados de un recurso por el organismo a lo largo de un gradiente (Begon *et al.*, 1996). Esta aproximación tiene una importancia práctica, ya que se pueden comparar las curvas de las especies que coexisten y la amplitud y el grado de sobreposición en sus curvas de uso, permitiendo a su vez proyectar el grado de similitud en el uso de los recursos (Takeshi, 1999).

En teoría, la *competencia intraespecífica* a altas densidades conduce a una disminución de las tasas de incorporación de recursos por individuo y, por lo tanto, a una disminución de la tasa de crecimiento y desarrollo individual, esto puede originar a su vez, una disminución de la sobrevivencia y/o de la fecundidad. Así pues, una planta que compite generalmente se ve adversamente afectada por la presencia de las plantas próximas, ya que la zona de la que extrae los recursos (luz, agua, nutrientes) se traslapa con la "zona de privación de recursos" de las plantas vecinas, dificultando la obtención de sus recursos (Begon *et al.*, 1996).

En párrafos anteriores consideramos que los individuos de una especie son equivalentes presentando muchas características básicas en común, usando recursos similares y reaccionando de forma muy parecida frente a las condiciones. Sin embargo, frecuentemente la competencia intraespecífica es muy desequilibrada y los competidores débiles contribuyen poco (o nada) a la siguiente generación; mientras que posiblemente la contribución de los competidores fuertes se ve poco afectada (un competidor fuerte puede mantener su contribución cuando todos los individuos que lo rodean disminuyen la suya) (Begon *et al.*, 1996). Por lo tanto, no sería correcto afirmar que la competencia "afecta adversamente" a



todos los individuos competidores (Wall y Begon, 1985). El posible efecto de la competencia intraespecífica sobre cualquier individuo es mayor cuanto más elevado es el número de competidores; por eso se dice que los efectos de la competencia intraespecífica dependen de la densidad. (Begon *et al.*, 1996).

La esencia de la teoría de nicho gira en torno a la *competencia interespecífica*. Esta se basa en que los individuos de una especie sufren una reducción de fecundidad, sobrevivencia o crecimiento como resultado de la limitación de los recursos o de la interferencia por parte de individuos de otra especie (Begon *et al.*, 1996). Existen numerosos estudios sobre la competencia entre pares de especies. Dentro de los estudios clásicos destacan los de Tansley (1917) que estudió la competencia entre dos especies vegetales de *Gallium*. Sin embargo, fue Gause (1934, 1935) quien formalizó y dio gran relevancia al tema cuando estudió la competencia en laboratorio de tres especies de *Paramecium*. Posteriormente, destacan los trabajos de Connell (1961) que estudió la competencia entre tres especies de balanos en Escocia y Tilman *et al.* (1981) que estudiaron las interacciones entre dos especies de diatomeas de agua dulce.

Las interacciones competitivas se relajan cuando algunos individuos (los más aptos en esa condición particular) escapan a la competencia porque utilizan el hábitat o los recursos de modo diferente al de la mayoría de los individuos de su misma, o de la otra especie. La selección natural favorece entonces a esos organismos y a largo plazo, a través de lo que se conoce como desplazamiento de caracteres, las poblaciones estarán constituidas en su totalidad por los organismos que logran coexistir, o que desplazaron a la otra especie (Connell, 1980). En plantas, la competencia por luz estructura las relaciones competitivas en otros ejes del nicho. Por ejemplo, cuando una especie invade el área de follaje de otra y la priva de luz, la especie suprimida sufrirá la reducción de la energía luminosa que obtiene, por eso reducirá también su tasa de crecimiento radicular, y por lo tanto será menos capaz de explotar los recursos de agua y nutrientes del suelo (Wilson, 1988).

### 1.3 Diferenciación, similitud y sobreposición de nicho

En los casos en que la competencia interespecífica es para ambas especies menos importante que la competencia intraespecífica, la diferenciación de los nichos tenderá a concentrar más los efectos competitivos dentro de las especies que entre las especies. Por lo tanto, se puede considerar que este modelo y el principio de exclusión competitiva (que demuestra que la competencia por un recurso escaso hace que una especie domine a la otra) que Gause enunció en los años 30s implican que cualquier grado de diferenciación de los nichos permitirá la coexistencia estable de los competidores (Kingsland, 1985).

Una de las preguntas que surgen al respecto es ¿en qué se diferencian dos especies semejantes para poder coexistir? Y un intento por responderla se dio con la aplicación del concepto "similitud limitante", que surgió de las modificaciones del Modelo Lotka-Volterra hechas por MacArthur y Levins (1967), May (1973), Abrams (1983). En la teoría de nicho se habla del término de "similitud limitante" para referirse a la cercanía en requerimientos que pueden mantener dos especies en términos de la superposición de nicho, es decir, el grado de similitud en el uso del recurso y que les permita mantener la coexistencia (Abrams, 1983). Cuando las especies son muy similares y coexisten en un eje, se diferencian básicamente en el uso de otros ejes, lo que se conoce como complementariedad de nicho.

La sobreposición de nicho puede presentarse porque la diversificación a partir de un ancestro común lleva a la diferenciación de nicho con respecto a caracteres diferentes al uso de recursos (Tokeshi, 1999). Modelos diferentes basados en diversos mecanismos del proceso competitivo, predicen que la evolución conduce a unos nichos más ampliamente espaciados, o a nichos "empaquetados" de un modo más ajustado, o una disposición de los nichos bastante parecida a la que generarían los procesos ecológicos por sí solos (Abrams, 1990).

Los nichos se pueden diferenciar de varios modos. Uno es por el reparto de los recursos o de forma más general, la utilización diferencial de los recursos (especies que viven en el mismo hábitat utilizan recursos diferentes). Por ejemplo, las plantas tienen necesidades muy similares de los mismos recursos potencialmente limitados y existe aparentemente menos margen para la distribución de los recursos. La utilización diferencial de los recursos se notará entonces en una diferenciación de microhábitats entre las especies o incluso en una diferenciación en la

distribución geográfica. La utilización diferencial de los recursos se puede manifestar entonces como una separación temporal entre las especies.

Otro modo en que podemos diferenciar los nichos se basa en las condiciones. Dos especies pueden utilizar precisamente los mismos recursos, pero si su capacidad para hacerlo está influida por las condiciones ambientales, y si responden de forma diferente a estas condiciones, entonces cada una de ellas puede ser competitivamente superior en diferentes ambientes. En plantas es difícil distinguir entre condiciones y recursos; los nichos pueden ser diferenciados con base en un factor (como el agua, por ejemplo) que sea tanto un recurso como una condición (Begon *et al.*, 1996).

Usando la definición de Hutchinson, se ha investigado cuál es el principal modo de diferenciación de nicho en las plantas y una de las propuestas que explica mejor este problema es la de Grubb (1977). Este autor propone el concepto de "nicho por regeneración", según el cual las plantas coexisten debido a la diferencia en requerimientos para su regeneración (fenología, producción de semillas, dispersión, germinación y desarrollo). Además, otros factores que facilitan la coexistencia son la repartición en el espacio por el reclutamiento de individuos (Loreau y Chesson, 1995) y las interacciones con polinizadores, dispersores de semillas, herbívoros, patógenos y simbiontes microbianos (Bazzaz, 1987).

En el marco teórico del nicho de regeneración, la fenología reproductiva puede ser un eje muy importante para las plantas, para las cuales el eje temporal del nicho parece ser más importante que para los animales (Tokeshi, 1999). La diferenciación complementaria a lo largo de varias dimensiones se ha descrito también en aves (Cody, 1968), lagartijas (Schoener, 1974), ardillas arborícolas (Emmons, 1980) y murciélagos (McKenzie & Rolfe, 1986).

La superposición de alguno de los ejes no necesariamente tiene un efecto importante en la coexistencia entre especies, ya que la competencia puede presentarse sólo sobre alguno de los ejes (Schoener, 1986). Así el carácter multidimensional del nicho puede cambiar y dos especies originadas de un ancestro común, por separación geográfica y selección sexual pueden sobreponerse al estar en simpatría en todas las dimensiones del nicho menos en el eje reproductivo (Pianka, 1975). En este caso, la coexistencia dependerá de si las dos especies están cerca de la capacidad de carga total o si compiten a una escala local.

Pianka (1975) propone que la superposición de nicho está inversamente relacionada con la densidad de las especies, ya que si se analizan los ejes de nicho cuando hay muchas especies, hay más pares de especies que no interactúan. En teoría, la competencia intensa se puede evitar mediante la partición de recursos en el espacio o en el tiempo. Por ejemplo en el caso de plantas cuyas flores son polinizadas por pájaros, se podría esperar que la competencia entre las plantas por los polinizadores disponibles llevara a la evolución de periodos escalonados de floración (Stiles, 1977). En particular, para las tres especies de *Agave* del grupo *Marginatae* (y en general en las cinco especies analizadas) Rocha *et al.* (2005) han demostrado que no existe la sobreposición en sus periodos de floración, de manera que se minimiza la competencia por polinizadores.

Otra explicación de la coexistencia entre un competidor superior y otro inferior que compiten por un recurso efímero y distribuido en mosaico, se basa en que dos especies pueden tener distribuciones independientes y agregadas (agrupadas) sobre los lugares donde los recursos están disponibles, según lo explican varios modelos (Shorrocks *et al.*, 1979; Hanski, 1981; Atkinson y Shorrocks, 1981; Ives y May, 1985; Kreitman *et al.*, 1992).

Además, las simulaciones del nicho por computadora sugieren que una asociación positiva entre las especies efectivamente hace más difícil la coexistencia, el grado de asociación y agregación que se encuentra en la realidad generalmente conduciría a la coexistencia, mientras que en los ambientes homogéneos se produciría la exclusión (Shorrocks y Rosewell, 1987). Una muy importante excepción a esta conceptualización es la facilitación que se da en las interacciones entre organismos, especialmente planta-planta (ver Callaway, 1995), donde la presencia de una planta facilita, al menos en un estado de vida, la presencia de otras plantas.

Adicionalmente a la segregación espacial, Grubb (1977) menciona que uno de los ejes de nicho que pueden tener mayor importancia es el del tamaño. El tamaño corporal puede resumir e incorporar muchos de los diferentes caracteres del organismo relacionados con el uso de los recursos y puede ser usado como una síntesis estadística del modo de utilización de recursos (Tokeshi, 1999). Sin embargo, los modelos de competencia han sido criticados y en muchas ocasiones no parece haber diferencias claras entre los nichos cuando hay alta diversidad de especies en una comunidad. La manera más directa de probar la competencia es mediante

experimentos de campo, en donde se remueve o agrega una especie a una comunidad y se monitorea la respuesta de las demás especies (Begon *et al.*, 1996).

Una explicación alternativa a la competencia la ofrecen los modelos nulos, cuyo principal exponente ha sido Hubbell (2001), quien en su teoría propone que las especies son competitivamente equivalentes, que las diferencias de nicho son irrelevantes y que la diversidad de especies es mantenida por procesos de deriva (similares a los de deriva génica que determinan la diversidad genética en loci neutros).

#### 1.4 Los niveles de rareza de las especies

Analizar los patrones de distribución espacial y abundancia relativa de las especies que coexisten en una comunidad es muy útil para definir los ensamblajes de esas especies. La abundancia "absoluta" de las especies está determinada por procesos ecológicos como nacimientos, muertes, inmigración y emigración (Begon *et al.*, 1996), así como la abundancia "relativa" ha sido modelada por procesos evolutivos durante la ocupación del nicho (Tokeshi, 1999).

De los modelos teóricos para analizar la abundancia relativa de las especies, destaca el enfoque de la "rareza" de las especies; un concepto que desde el punto de vista biológico, ha sido utilizado como sinónimo de baja abundancia y de área de distribución restringida (Gaston, 1994). La mayoría de las definiciones se basa en características como la abundancia, la distribución y la restricción del hábitat de las especies (Griggs, 1940; Drury, 1974; Harper, 1981; Rabinowitz, 1981; Cody, 1986; Soulé, 1986; Rabinowitz *et al.*, 1986; Gaston, 1994; Kunin y Gaston 1997; Esparza-Olguín, 2004; Rocha, 2006).

El concepto de rareza más empleado actualmente para especies vegetales es el de Rabinowitz (1981; Rabinowitz *et al.*, 1986), quien propuso que la rareza de las especies se presenta a distintos niveles reconociendo básicamente tres tipos: 1) rareza biogeográfica (relacionada con la distribución de las especies), 2) rareza de hábitat (relacionada con el grado de restricción de hábitat de las especies), y 3) rareza demográfica (relacionada con la abundancia de las especies). A partir de esta clasificación, se distinguen siete formas de rareza que dependen de diferencias dicotómicas en los tres criterios de rareza propuestos (área de distribución amplia o restringida, especificidad de hábitat extenso o limitado, y abundancia local alta o baja) (Esparza-

Olgún, 2004; Rocha, 2006). El tema de la rareza se ha enfocado preferentemente dentro de la biología de la conservación siendo, en cambio, muy pocos los estudios que tratan las causas y consecuencias ecológicas y evolutivas de la rareza (Rabinowitz *et al.*, 1986; Gastón, 1994).

La historia de las especies es importante. Al analizar distintas especies habrá una gran diferencia entre las especies raras que están sujetas a una regulación poblacional densodependiente, o aquellas que históricamente han sido raras o las que por cambios ambientales han reducido drásticamente sus poblaciones recientemente (Rabinowitz, 1981; Falk *et al.*, 1991). Estos diferentes orígenes de la rareza determinarán que las especies presenten atributos ecológicos contrastantes. En la práctica, las características que se emplean con mayor frecuencia para hacer los análisis de rareza son el éxito reproductivo, la biología de la polinización, la habilidad competitiva, la variación fenotípica y la variación genética (Bevill y Louda, 1999).

Fiedler y Ahouse (1992) analizaron las causas que pueden determinar la rareza de las especies de plantas, y propusieron una jerarquía de estas de acuerdo con factores ecológicos, evolutivos, históricos, taxonómicos y biológicos. De los más importantes podemos referirnos a la genética y edad del taxón, las interacciones con otros taxa, la historia evolutiva, estrategias del ciclo de vida, dinámica poblacional, biología reproductiva y eventos estocásticos.

Algunos autores sugieren que la diversidad y la incidencia de especies raras dependen tanto de las características del hábitat, como de las características propias de cada taxón (Cody, 1986). Otros autores proponen que las especies que pertenecen a distintas formas de rareza presentan diferentes características biológicas, tales como su nivel de plasticidad, tolerancia a cambios ambientales y formas de dispersión específicas, entre otras (Rabinowitz *et al.*, 1986). En otros estudios se señala que tanto los disturbios naturales como los antropogénicos pueden producir un efecto más dramático, en términos de extinciones locales y cambios en las tasas de reclutamiento y crecimiento, en las poblaciones de especies raras que en las poblaciones de especies comunes (Hubbell y Foster, 1986; Andersen, 1989).

En relación con los estudios llevados a cabo con especies vegetales raras, los de genética de poblaciones son más numerosos que los realizados en otros ámbitos de la biología. Esto ha permitido detectar algunas características generales de las especies raras. Por ejemplo, se sabe que algunas de las consecuencias evolutivas de tener poblaciones pequeñas o aisladas (o

las dos condiciones a la vez) son la pérdida de variación genética por deriva génica, la acumulación de mutaciones deletéreas, la reducción del número de heterocigos asociada a procesos de endogamia y la depresión endogámica (Lande, 1988, 1995; Milligan *et al.*, 1994; O'Brien, 1994; Ouborg *et al.*, 1995; Lynch y Villancourt, 1995; Fischer y Mathies, 1998). Esto reafirma la idea de que las características genéticas de las poblaciones tienen influencia directa en su abundancia y su distribución.

Según diversos autores son ciertas características demográficas y de dinámica poblacional (tales como las tasas de natalidad y mortalidad, la fecundidad, los estadios, las tasas de crecimiento poblacional), las que determinan que ciertas especies presenten distribuciones geográficas restringidas o sean localmente poco abundantes (Lande, 1988; Menges, 1990; Schemske *et al.*, 1994; Esparza-Olguín *et al.*, 2005). Para el caso de especies restringidas a poblaciones locales y pequeñas se espera que dependan más de procesos demográficos que genéticos y que estos primeros sean los que intervienen en mayor medida en el mantenimiento de la rareza.

En agaves, Tambutti (2002) hizo una revisión de los patrones de distribución y abundancia para México y propone una clasificación de rareza basada en el esquema de Rabinowitz y con base en los datos de García-Mendoza (1995), sobre el ámbito de distribución de las especies de este género.

## 2. DIVERSIDAD E IMPORTANCIA DE LOS AGAVES

Las zonas áridas y semiáridas son las más extensas de nuestro país, ya que ocupan la mitad del territorio mexicano. Estas zonas se caracterizan por presentar una menor productividad y diversidad florística que otras como las selvas y bosques, aunque son centros de alto endemismo (Challenger, 1998). Además, en las zonas áridas de México se ha reportado especiación explosiva en varias familias como Cactaceae, Poaceae y Asteraceae (Toledo y Ordóñez, 1993) y más recientemente en Agavaceae (Rocha, 2006), esto se refiere a las muchas especies neo-endémicas que se formaron como respuesta a la expansión de su hábitat y las modificaciones ocasionadas por procesos ecológicos durante la formación de los desiertos mexicanos (Briones, 1994). La riqueza de especies endémicas del género *Agave* en México se debe principalmente a los hábitats tan heterogéneos que presenta el país, los cuales difieren en clima, geología, suelos, topografía, altitud, entre otros factores ambientales. Pero también se debe a las propiedades intrínsecas del género como la plasticidad genética, la tolerancia ecológica, la capacidad de dispersión, la germinación de sus semillas y las interacciones bióticas con otros organismos como los polinizadores (García-Mendoza, 2002).

Los agaves se distribuyen en diversos biomas como el desierto, el chaparral, y el bosque tropical deciduo; aunque se presentan desde el nivel del mar hasta los 3400 msnm, la mayor parte de las especies se encuentran entre los 1000 y 2000 msnm. El número de especies aumenta a esta altitud y hacia el centro del país (García Mendoza, 1995; Tambutti, 2002). La familia del *Agave* es particularmente exitosa ya que muestra una serie de adaptaciones morfológicas, reproductivas y ecológicas. Algunas especies pueden actuar como especies clave en los ecosistemas, principalmente por los abundantes recursos que ofrecen en la época de reproducción (Álvarez de Zayas, 1989). Presentan un centro secundario de diversidad en las zonas áridas del país, donde las especies de esa familia en ocasiones llegan a dominar en la vegetación (Rzedowski, 1968), y alcanzan su máxima diversidad en los bosques de pino encino de las principales cadenas montañosas de México (García Mendoza, 1995; Tambutti, 2002).

Taxonómicamente, Dahlgren *et al.* (1985) consideran que la familia *Agavaceae* incluye 8 géneros con 295 especies descritas. Todas las especies son nativas de América y los 8 géneros se encuentran en México (Eguiarte *et al.*, 2000; Álvarez de Zayas, 1989), por esto se considera que su centro de origen es México central. El género *Agave* fue dividido por Gentry (1982) en dos subgéneros de acuerdo a la forma de su inflorescencia (paniculada o ramificada



para *Agave* y espigada o racemosa para *Littaea*). El subgénero *Agave* (*Ágeve*) se distribuye desde Utah, Estados Unidos hasta Colombia, incluyendo Centroamérica y las Antillas, y constituye un grupo con ecología muy amplia, mientras que el subgénero *Littaea* tiene una distribución más restringida, desde Arizona hasta Guatemala, con excepción de Baja California (Gentry, 1982; Álvarez de Zayas, 1989; Eguiarte *et al.*, 2000; García-Mendoza, 2002).

En México ha sido de mucha utilidad la propuesta taxonómica y el análisis de distribución de taxa de García-Mendoza (1995), quien hizo una división del país en cuadros de un grado de longitud por un grado de latitud, y contó el número de especies por cuadro. La región más rica en especies y endemismos es el Valle de Tehuacán-Cuicatlán con 15 especies, (8 de las cuales son endémicas). El segundo lugar que menciona García-Mendoza es la Sierra Madre Oriental y el tercer lugar es el Desierto Chihuahuense. Sin embargo, si tomamos en cuenta los valores mostrados en ese trabajo, la Barranca de Metztitlán quedaría en segundo lugar a nivel nacional con 11 especies (García-Mendoza, 1995; Tambutti, 2002; Rocha, 2006). De manera particular, para el subgénero *Littaea*, García-Mendoza (1995) sugiere que el cuadro con mayor número de especies es la zona de Tehuacán con 6 especies. Pero la Barranca de Metztitlán en realidad ocupa el primer lugar, con 8 especies (11.9% del total de especies de este subgénero en nuestro país) (Tabla 1).

Golubov *et al.* (2005) mencionan que para el género *Agave* la riqueza de especies se encuentra en la zona centro-sur del país, claramente asociada a las sierras tanto oriental como occidental, con concentración importante en la Mixteca entre Guerrero-Oaxaca, lo que también coincide de manera general con lo descrito por Tambutti (2002). En términos de diversidad beta el mayor recambio de especies está asociado al norte del país, sin embargo los endemismos para *Agave* (que podría generar una alta diversidad beta) están principalmente en la zona centro sur.

La amplia distribución y diversidad han permitido que desde la época prehispánica los agaves han sido usados por los seres humanos y continúan siendo ampliamente utilizados como fuentes de alimento, bebidas, materiales de construcción y medicinas naturales (Arizaga y Ezcurra, 2002). En la actualidad se señalan en la literatura más de 70 formas de empleo, entre los que destacan la obtención de bebidas fermentadas (pulque), bebidas destiladas (tequila y mezcal) y la obtención de fibras de numerosas especies (henequén, lechuguilla y espadín). En menor medida se utilizan en la construcción, como alimento, ornato y para la elaboración de diversos artículos domésticos (Martínez, 1979; Gentry, 1982; García-Mendoza, 1995).

## 2.1 Características de los agaves

Los agaves son plantas perennes con un arreglo foliar arrosetado que requieren muchos años para crecer y florecer. Mientras van creciendo, acumulan recursos por un período que puede variar entre 8 y 20 años, dependiendo de la especie, después del cual desarrollan una inflorescencia terminal o escapo. La mayoría de los agaves tienen un evento reproductivo único en su vida por lo que son organismos monocárpicos, pero algunas agaváceas como las del género *Manfreda* pueden florecer repetidamente, son las rosetas policárpicas (Gentry, 1982).

En cuanto a su morfología (Figura 1), las hojas crecen en espiral formando la roseta y por lo general son gruesas y succulentas, longevas ya que existen durante toda la vida de la planta. La mayoría de los nutrientes son almacenados en las hojas. Cuando la planta está lista para reproducirse estos nutrientes eventualmente se traslocan hacia la inflorescencia. El tallo es generalmente pequeño, cubierto por la masa de hojas. Los rizomas son muy comunes y frecuentemente producen hijuelos. Cuando éstos alcanzan la superficie forman una o varias nuevas rosetas las cuales inician una colonia de clones. Las raíces de las plantas de *Agave* son fibrosas y se dispersan ampliamente, crecen radialmente a partir de la planta; mueren rápidamente cuando el suelo pierde humedad, y se regeneran (igualmente rápido cuando hay agua disponible).

Las inflorescencias de los agaves paniculados pueden alcanzar hasta 10 m en dos o cuatro meses de crecimiento, y desarrollan 10-15 umbelas en las que crecen las flores (Granados, 1993). El tener únicamente un evento reproductivo durante toda su vida hace que la planta dependa enormemente de la eficiencia de los polinizadores para su éxito reproductivo. Las flores de *Agave* son perfectas con ovarios de tres loculos y muchos óvulos. Los frutos de *Agave* son inferiores, triloculados, con placenta axial o central (Gentry, 1982).

En trabajos realizados previamente se ha concluido que las flores de *Agave*, son polinizadas por murciélagos, principalmente de los géneros *Leptonycteris* y *Choeronycteris* (Howell, 1972; Gentry, 1982; Arizaga y Ezcurre, 1995; Arizaga *et al.*, 2000a, b; Molina-Frisaner y Equarte, 2003). En todo el género se observan características asociadas con la polinización por murciélago (quiropterofilia) tales como flores largas, abiertas, desde tubulares profundas hasta en forma de tazón, verticales, con tépalos gruesos, producción de néctar nocturna y baja concentración de azúcar (Gentry, 1982). El color de las flores generalmente es opaco y amarillento pálido, con tépalos desde blanquecinos hasta morados o rojizos (Slauson, 2001).

En relación con los agaves del subgénero *Litsea*; pocos estudios han analizado sus visitantes y su contribución al éxito reproductivo (Schaffer y Schaffer, 1977; Slauson, 2001; Silva-Montellano y Eguiarte, 2003); sin embargo, se ha sugerido que son polinizados principalmente por insectos (Schaffer y Schaffer, 1977; Kuban *et al.*, 1983; Kuban, 1989; Eguiarte *et al.*, 2000; Slauson, 2000, 2001; Silva-Montellano y Eguiarte, 2003). No obstante Rocha *et al.* (2005) mostraron que los agaves del subgénero *Litsea* de la Barranca de Metztillán presentan caracteres asociados al síndrome de polinización por murciélagos, pues muestran evidencias de que los murciélagos son los visitantes más importantes en cuatro de las cinco especies analizadas en este estudio.

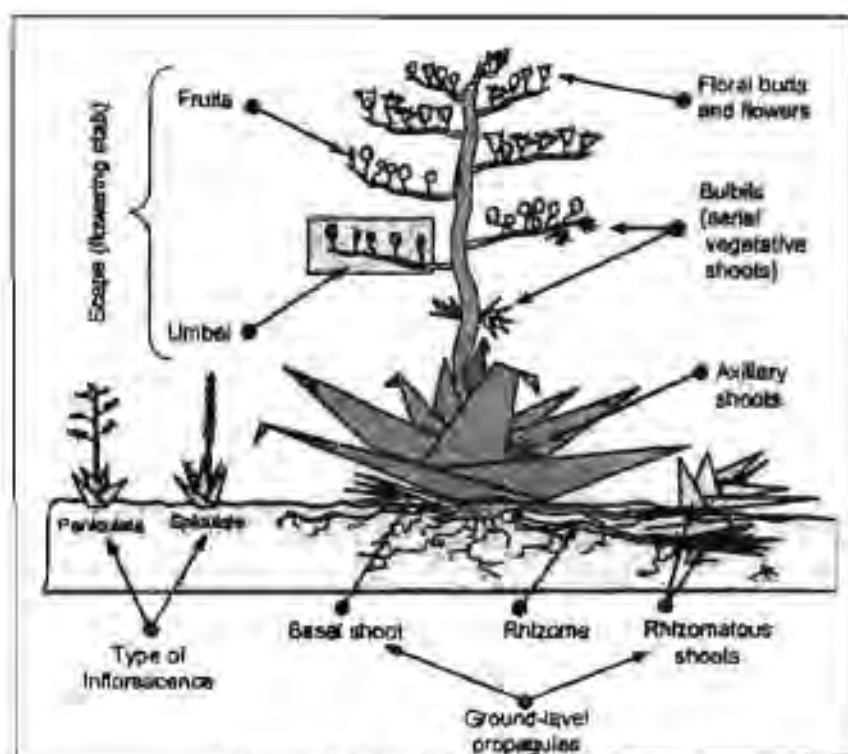


Figura 1. Morfología general del Agave\*

\*Ilustración tomada de Anzaga y Ezcurra (2002)

Tabla 1. Especies de *Agave* que se encuentran en la Barranca de Metztlán<sup>1</sup>

Especie	Subgénero	Grupo
<i>A. filifera</i>	<i>Littaea</i>	Filiferae
<i>A. celsii albicans</i> *	<i>Littaea</i>	Polycephalae
<i>A. striata</i> *	<i>Littaea</i>	Striatae
<i>A. difformis</i> *	<i>Littaea</i>	Marginatae
<i>A. lechuguilla</i>	<i>Littaea</i>	Marginatae
<i>A. xylonacantha</i> *	<i>Littaea</i>	Marginatae
<i>A. hidalguensis</i> *	<i>Littaea</i>	Marginatae
<i>A. garciae-mendozae</i>	<i>Littaea</i>	Marginatae
<i>A. applanata</i>	<i>Agave</i>	Dilepalae

<sup>1</sup> Tomado de Rocha (2006) \*Especies analizadas en este trabajo

## 2.2 Coexistencia de las especies de *Agave*

En la Barranca de Metztlán coexisten varias especies de *Agave* pertenecientes a los subgéneros *Agave* y *Littaea* (Sánchez-Mejorada, 1978; Gentry, 1982; Rocha, 2006). En las primeras descripciones de la comunidad de agaves de Metztlán se propone una distribución espacial preferencial de las especies en ciertos microhábitats o tipos de suelo y pendientes. Según la descripción de los autores anteriores y las observaciones en la zona, los ambientes en los que se encuentran los agaves analizados en este trabajo (Figura 2) son:

1. ***A. celsii albicans***: Se presenta preferentemente en los cantiles de roca caliza, en ambientes con alta humedad ocupando las partes baja y media de los acantilados donde el acceso para herbívoros es difícil. En algunas zonas se le encuentra asociado o aledaño a poblaciones de *A. xylonacantha*.
2. ***A. striata***: Es muy abundante en la localidad, particularmente en la zona centro de la Barranca, predominando en suelos derivados de rocas calizas, calcitas o conglomerados calcáreos y lutitas. Crece en lomeríos o faldas de cerros expuestos a una alta radiación solar y se distribuyen en todo el rango altitudinal.
3. ***A. difformis***: Especie cosmopolita que se localiza en los suelos basálticos. Es muy abundante en las faldas de cordilleras donde forma densas poblaciones, pero es común encontrarla en la mitad superior de las laderas y en ocasiones hasta en las partes altas de la Barranca.
4. ***A. xylonacantha***: Especie típica del paisaje al sur y centro de la Barranca, en la parte baja y media de laderas de esquistos y conglomerados de calizas. Forma grandes colonias en los

suelos rocosos y secos de las cordilleras donde la radiación solar es intensa y difícilmente se le encuentra en suelos abiertos o en las partes altas de la Barranca.

5. *A. "hidalguensis"*: es una especie no descrita aún, sin embargo se han estudiado algunos aspectos de su biología por Rocha *et al.* (2005, 2006) donde ha sido nombrada como *Agave* sp. y en el presente trabajo la citaremos como "*A. hidalguensis*". Esta especie es poco abundante en la Barranca. se localiza principalmente en cañadas al Norte y Noreste en las faldas y lomeríos húmedos, con suelos limosos ricos en material orgánico en un lecho de roca calcárea. Regularmente se encuentran grandes poblaciones en las partes medias y altas.

Estas observaciones permiten pensar que existe una segregación espacial significativa entre las especies, aunque teóricamente pueden existir otras explicaciones ecológicas para la coexistencia, las cuales se analizan en este trabajo.



*Agave celsii albicans*



*Agave difformis*



*Agave "hidalguensis"*



*Agave striata*



*Agave xylonacantha*

**Figura 2.** Especies de *Agave* analizadas en este estudio.

### 2.3 Análisis espacial y los SIG's en ecología

Comúnmente se observa que los organismos tienen distribuciones no aleatorias, ya que viven en hábitats que son altamente heterogéneos en el espacio y en el tiempo (Stewart *et al.*, 2000). El análisis de estas distribuciones o patrones espaciales es una parte fundamental de varias ciencias, entre las que sobresalen la ecología, la geología y la biogeografía, por mencionar solo algunas. En todas ellas, el análisis de datos espacialmente explícitos (georeferenciados) es la base del análisis. El patrón espacial de los organismos y los factores abióticos son un elemento clave para poder entender las relaciones entre los organismos y su ambiente (Maestre, 2006).

Se les otorga el nombre de análisis espacial al conjunto de técnicas enfocadas a analizar cuantitativamente datos espacialmente explícitos (Legendre y Fortin, 1989). La utilización de este tipo de análisis en ecología se remonta a la primera mitad del siglo XX, cuando se estableció que la distribución de los organismos en el espacio no es aleatoria (Blackman, 1935; Watt, 1947; Ashby, 1948; Whitford, 1949) y comenzaron a desarrollarse métodos para examinar de forma cuantitativa los patrones espaciales en plantas (Watt, 1947).

Debido a la importancia del análisis espacial en ecología y otras ciencias, no es extraño que existan en la actualidad numerosas revisiones e investigaciones sobre el análisis y modelación de datos espacialmente explícitos (Diggle, 1983; Greig-Smith, 1983; Rossi *et al.*, 1992; Legendre y Legendre, 1998; Dale, 1999; Perry *et al.*, 2002; Bolker *et al.*, 2003; Fortin y Dale, 2005). Existen técnicas utilizadas por ecólogos para caracterizar el patrón espacial de las especies vegetales (Dale, 1999; Haase, 1995) así como para estudiar las interacciones inter e intraespecíficas (Martens *et al.*, 1997; Haase *et al.*, 1996; Armas y Pugnale, 2005).

Por tal motivo crear modelos y analizar cómo está cambiando el paisaje, tanto espacial como temporalmente resulta cada vez más importante. Los Sistemas de Información Geográfica (SIG) son una de las herramientas que pueden proveer información valiosa para estos estudios y actualmente son muy útiles en general para las investigaciones de ciencias naturales. Los estudios sobre biodiversidad permiten representar cartográficamente la distribución y la abundancia de las especies tanto a nivel regional como nacional (Burrough, 1987) y analizar patrones ecológicos e históricos.

De esta manera, con base en la tecnología de los Sistemas de Información Geográfica, es posible crear modelos predictivos sobre los patrones de distribución de las especies (Scott *et al.*, 1996). Los SIG también pueden desempeñar una tarea importante en la creación y evaluación del sistema de Áreas Naturales Protegidas y de las Áreas Prioritarias para la conservación, pues facilitan el análisis de estas áreas desde un punto de vista multitémático.

Así, se pueden establecer los límites de dichas áreas así como sugerir su ordenamiento ecológico y aconsejar la forma adecuada de su aprovechamiento (Maurer, 1994; Tivy, 1993). Adicionalmente, la capacidad de los SIG para analizar y transformar la información espacial permite la creación de escenarios; es decir, modelos ambientales a partir de la evaluación de la información. En los escenarios se pueden modificar las variables, de forma que se pueden obtener escenarios probables, factibles o deseables, estos resultados son utilizados para conocer las condiciones actuales o para predecir los fenómenos estudiados (Burrough, 1987; Maurer, 1994).

Con el propósito de analizar más detalladamente la distribución geográfica de los organismos, se han propuesto diversos modelos predictivos que ayudan a estimar su distribución potencial. (Nix, 1986; Sánchez-Cordero *et al.* 2001; Anderson *et al.*, 2003). Los modelos ayudan a determinar dónde se encuentran las condiciones ambientales más adecuadas para que una especie prospere, en función de parámetros documentados en colectas previas. Dichos modelos han demostrado ser útiles en estudios que evalúan patrones de distribución de organismos, como son algunos análisis biogeográficos, ecológicos o de conservación (Anderson *et al.*, 2003).

La mayoría de los modelos que proyectan la presencia de una especie en un sitio no explorado, generalmente correlacionan sitios ya conocidos donde se encuentra la especie con un conjunto de factores ambientales, especialmente climáticos (Chapman y Busby, 1994). Algunos modelos utilizan métodos estadísticos, siendo los más comunes el de regresión múltiple o los multivariados (p. ej. Austin, 1988 o Gulsan *et al.*, 1999); otros utilizan registros ya existentes de presencia de las especies y la información ambiental para generar perfiles bioclimáticos, por ejemplo BIOCLIM (Nix, 1986; Lindenmayer *et al.*, 1991; Fischer *et al.*, 2001) o el algoritmo de reglas de predicción genéticas (GARP), el cual busca relaciones no azarosas entre las

características ambientales de las localidades donde están georeferenciadas las especies y la región o regiones de estudio (Anderson *et al.*, 2003).

Aunque el estudio de los patrones de distribución en poblaciones vegetales ha sido un área de gran interés en ecología vegetal, la cual contribuye a comprender los factores que determinan la presencia o ausencia de ciertas especies en un ecosistema en particular, y ayuda a formular hipótesis sobre los mecanismos biológicos que contribuyen al ordenamiento espacial de los organismos en su ambiente (Greig-Smith, 1983), se ha hecho muy poco al respecto, en particular en cuanto a cactáceas y agaváceas se refiere.

## 2.4 Antecedentes

El estudio de los patrones de distribución de poblaciones nos ayuda a comprender los factores que determinan la presencia o ausencia de ciertas especies en algún ecosistema en particular y nos permite conocer sobre los mecanismos biológicos que contribuyen al ordenamiento espacial de los organismos en su ambiente (Greig-Smith, 1979; Romero, 2006).

Dentro de los estudios en los que se analiza la distribución espacial de cactáceas en México podemos destacar los de: Sánchez-Mejorada (1979), quien analizó la distribución altitudinal de algunas cactáceas en la Sierra Madre Oriental; Trujillo (1984) quien estudió la distribución geográfica y ecológica de *Echinocactus platyacanthus* en San Luis Potosí y encontró que la planta es endémica al sitio y está asociada a plantas rosetófilas y se encuentra en suelos con pendientes mayores a 20°. Salas de León (1998) visitó localidades en la zona árida de San Luis Potosí para determinar la distribución geográfica de cactáceas amenazadas y en extinción, registrando la localidad, altitud y coordenadas geográficas, representando en un mapa los patrones de distribución geográfica de las especies encontradas. Sánchez (2002) trabajó la distribución geográfica de las cactáceas de la Sierra "El Sarnoso" y encontró que *Astrophytum myriostigma* tiene preferencia por hábitats con laderas de exposición este, una altitud mínima de 1170 m y máximas de 1205 msnm, con pendientes mínimas de 10° y máximas de 34° y de densidad escasa. Romero (2006) encontró con esta misma cactácea que la variable que determina la distribución es la altitud y el hábitat preferido es de suelo litosol-regosol calcáricos, limoso arcilloso (textura media), en altitudes de 1230 a 1240 msnm y pendientes alrededor de 25° de inclinación y de aspecto al este y sur-oeste.



Son pocos los trabajos realizados en la Barranca de Metztitlán con este enfoque. Los que existen disponibles se efectuaron en otras áreas de estudio y se desconocen reportes que señalen específicamente la distribución espacial y los mecanismos que contribuyen al ordenamiento de las especies. Cantú Treviño (1953) aportó algunas ideas sobre la vegetación, geografía, clima, historia y geología de la Vega de Metztitlán. La primera revisión de esta región fue realizada por Sánchez-Mejorada (1978) quien reconoció 10 especies, incluyendo *A. americana* y *A. macroacantha*; de manera que los listados originales describen de 8 a 10 especies, pero en éstos se incluyen las especies cultivadas de agaves.

Por su parte, Ortiz (1980) realizó un estudio sobre la vegetación xerófila de Metztitlán y más recientemente podemos mencionar los trabajos de González (2004) sobre biología reproductiva de *Agave garciae-mendozae*; de Rocha (2006) de ecología evolutiva de cinco especies de *Agave* y el de Trejo (2007) sobre polinización en agaves.

### **3. OBJETIVOS**

- I. Determinar la distribución de las poblaciones del género *Agave* en la Barranca de Metztitlán.
- II. Analizar los factores biogeográficos que posiblemente determinen esta distribución (altitud, exposición, pendiente, vegetación asociada y tipo de suelo).
- III. Evaluar la relación entre la distribución de las poblaciones de *Agave* y las características ambientales de la Barranca de Metztitlán.

## 4. ZONA DE ESTUDIO

### 4.1 Localización

Este trabajo se realizó en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitán que se localiza en el centro este del estado de Hidalgo, entre la Sierra de Pachuca y la Sierra de Zacualipán. Comprende ocho municipios (Sánchez Mejorada, 1978). Está entre los paralelos 98° 23' 00" y 98° 57' 08" longitud oeste y 20° 14' 15" y 20° 45' 26" latitud norte, con elevaciones entre 1,000 y 2,000 msnm (Figura 3). Presenta una extensión de 96, 042.94 ha de las cuales 12, 474.13 ha se han definido como zonas núcleo (CONANP, 2003). La región forma parte del Desierto Queretano-Hidalgense. Se considera un refugio del Pleistoceno de la biota desértica mexicana, por su afinidad con el Desierto Chihuahuense y el Sonorense, como resultado de la relación que existió con éstos en el Oligoceno y Mioceno hace 24 millones de años aproximadamente (Axelrod, 1983). Actualmente funciona como corredor biológico de las zonas áridas en el altiplano central del país (Briones, 1994; Challenger, 1998) y también muestra gran afinidad con la región de Tehuacán-Cuicatlán.

### 4.2 Clima

El clima en la Barranca de Metztitán es en términos generales cálido, seco y semiseco. Presenta un régimen pluvial de escasas lluvias en verano y una sequía que se extiende desde el otoño hasta la primavera tardía. La aridez característica de esta región se debe principalmente a que la Sierra Madre Oriental junto con la Sierra de Pachuca actúan como una barrera orográfica que detiene los vientos Alislos, por lo que la humedad se descarga en las laderas norte y este de las sierras y los escurrimientos descienden a San Luis Potosí, Veracruz y Puebla, ocasionando que en la mayor parte del Estado de Hidalgo las lluvias sean escasas (INEGI, 1992; CONANP, 2003). García (1981) refiere dos tipos principales de clima dentro de la Barranca, en la zona norte y en la norte-centro predomina el clima  $BS_0hw$ , seco semicálido, con régimen de lluvias en verano. En esta región la temperatura media anual es de 18.5°C (la temperatura máxima se presenta en julio y es de 24.7°C y la mínima en enero con 8.3°C), la precipitación total anual es de 364.6 mm (con una máxima en junio de 66.3 mm y la mínima en febrero de 3.3). En la parte centro-sur y sur, predominan el clima  $BS_1kw$ , semiseco templado, con lluvias en verano, la temperatura media anual es de 14.8°C (la máxima en mayo de 17.3°C y mínima en noviembre de 9.4°C). La precipitación total anual es de 543.4 mm (con una máxima en septiembre de 117.4mm y una mínima en enero de 8.8 mm) (INEGI, 1992; CONANP, 2003).

### 4.3 Hidrografía

La Barranca de Metztitlán es una profunda depresión formada por la cuenca endorréica del río Moctezuma y está ubicada dentro de la región hidrológica número 26 del río Pánuco, por lo tanto pertenece a la vertiente del Golfo de México. Esta cuenca tiene como corriente principal el río Moctezuma y uno de los afluentes de esta corriente es el río Metztitlán. La cuenca se enriquece con las aguas del río Huasca, después cruza Atotonilco el Grande, donde recibe las aguas de los arroyos que crecen cerca de este municipio y de San José del Zoquitán. Por el norte recibe el agua de los arroyos que nacen en Veracruz fluyendo al oeste y cuyas aguas unidas forman el Arroyo Seco (Potrerillos), que después recibe el nombre de San Agustín o de Mezquititlán, incrementando los arroyos originados arriba de San Agustín Mezquititlán y con las aguas del río Pantepec desemboca en el río Grande o de Metztitlán; este río termina en la laguna de Metztitlán (Ortiz, 1980).

### 4.4 Geología (histórica)

Dentro de la Barranca se encuentra una zonificación geológica: la zona del Río Venados que esta entre el pueblo de Metztitlán y la laguna de Metztitlán, presenta principalmente aluviones y hacia el norte existen rocas sedimentarias y sedimentos volcánicos, principalmente calizas; al noreste de la laguna hay una zona con rocas ígneas extrusivas y en la zona sur de la Reserva, entre Mesa Grande y Tolapa predominan los basaltos (Ortiz, 1980; INEGI, 1992; Rocha, 2006). Los afloramientos más cercanos a la región están situados al noreste del distrito minero Pachuca-Real del Monte, consistiendo en rocas clásticas del Cretácico Superior. A principios del Devónico todo el Estado de Hidalgo y partes adyacentes estuvieron cubiertas por el mar, en cuyo fondo se precipitaron fangos calcáreos, localmente entremezclados con arcillas y arenas. Los restos de trilobites y braquiópodos indican que se trataba de un mar somero (Ortiz, 1980). Según Segerstrom (1962), a finales del Jurásico existió un mar cuyas costas llegaban cerca de Bernal, Querétaro, éste mar retrocedió a principios del Cretácico, de tal manera que la línea costera se encontraba algunos kilómetros al este de Las Trancas, habiendo depositado capas clásticas y calizas impuras en Santuario, Hidalgo. Mientras la emergencia de tierras continuaba y el nivel base iba disminuyendo, la erosión de los materiales clásticos gruesos y lava basáltica se había establecido en forma de ciclo progresivo hasta alcanzar el estado de maduración antes que el drenaje de los ríos Tula y Amajac - Metztitlán fuera bloqueado por fallas y vulcanismo a fines del Plioceno (Ortiz, 1980).

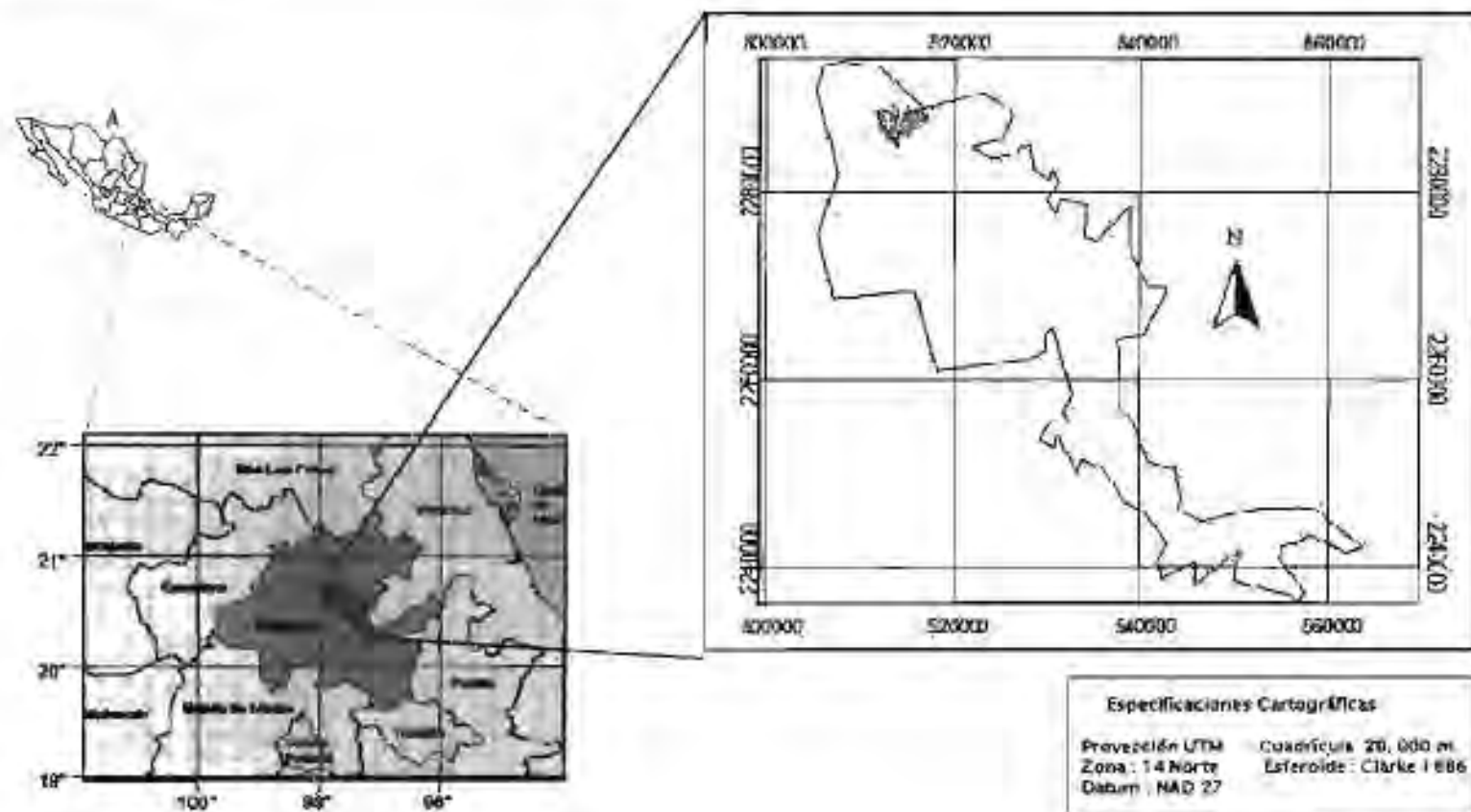


Figura 3. Localización de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hgo.

#### 4.5 Suelos

La región se encuentra dentro de la provincia fisiográfica Sierra Madre Oriental, en la subprovincia Carso Huasteco. Los diferentes tipos de suelos presentes en esta zona tienen alto contenido de carbonatos, derivados de la erosión e intemperización de las rocas calizas. Los tipos de suelo varían también de acuerdo con la zona dentro de la Barranca (INEGI, 2002; Rocha, 2006). Son nueve las unidades de suelo presentes: Litosol, Redzina, Regosol, Fluvisol, Feozem, Vertisol, Cambisol, Luvisol y Planosol reportadas por CONANP (2003). En un estudio Cantú Treviño (1953) tomó 12 muestras de suelos en diferentes localidades de la Barranca de Metztlán, las que aunque sólo se refieren a la Vega, dan idea general de los diferentes tipos de suelo y contenido de nutrientes. Se encontró que predominan los suelos de migajones, principalmente arcillosos, arenosos y limosos. El mismo estudio indicó que la alcalinidad varía entre valores de pH de 8.3 a 8.6 y en la confluencia de los ríos Metztlán y Metzquitlán se presentan suelos neutros, por lo que son propicios para cultivos. El análisis de salinidad demostró que está uniforme en toda la Vega (Ortiz, 1980).

#### 4.6 Vegetación

La Barranca de Metztlán se considera como una zona árida (región cuya provisión de agua es deficiente), donde la precipitación y humedad atmosférica dan valores muy por debajo del promedio mundial (Rzedowski, 1968). La información disponible permite señalar que la Barranca de Metztlán está constituida por un mosaico de comunidades vegetales cuya presencia está íntimamente ligada a diferencias tanto en clima, como en afloramientos litológicos, así como a la distribución de geformas asociadas a la evolución del paisaje (Rzedowski, 1968). Sánchez-Mejorada (1978), utilizando la clasificación de Rzedowski (1968), reconoce para esta zona los siguientes tipos de vegetación: matorral submontano, matorral cactus-mezquite, matorral desértico calcícola, mezquital extradesértico y matorral desértico aluvial. Por su parte, González-Medrano e Hiriart (1978) reconocieron siete tipos de vegetación. La flora de la Barranca de Metztlán está constituida por elementos de afinidad geográfica meridional y boreal, además de la presencia de elementos de origen autóctono y endémico. En la Barranca predomina la vegetación de matorral submontano y matorral xerófilo. Una pequeña porción de la Reserva cuya altitud es superior a los 2000 msnm., pertenece a la provincia florística Sierra Madre Oriental está colinda con la Sierra de Zacualpán y la vegetación está conformada principalmente por bosque de pino-encino y bosque de encino.

Teniendo en cuenta la falta de uniformidad en las diferentes clasificaciones de la vegetación expuestas, la CONANP (2003) propone una clasificación basada en criterios florísticos, fisonómicos y ambientales (Rzedowski, 1994; Flores *et al.*, 1971; Zamudio *et al.*, 1992). Las Unidades de Vegetación son las siguientes: Bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo, matorral crasicaule de *Cephalocereus senilis*, matorral crasicaule de *Stenocereus dumortieri*, matorral crasicaule de *Opuntia imbricata*, matorral submontano, bosque de coníferas, pastizal, vegetación ribereña. Su flora vascular se encuentra constituida de acuerdo a esta lista preliminar (CONANP, 2003) por 465 taxa pertenecientes a 270 géneros y 83 familias. Entre las familias más representadas se encuentran las siguientes: Asteraceae (44 géneros y 70 especies), Cactaceae (17 géneros y 57 especies) y Leguminosae (22 géneros y 42 especies).

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1 Trabajo de campo:

Para caracterizar el hábitat de los agaves en la Barranca de Metztitlán, se registraron en el campo las poblaciones de las diferentes especies, a partir de recorridos en la Reserva, pláticas con los encargados de la misma y gente de la localidad, así como la revisión de literatura previa (Sánchez-Mejorada, 1978; Gentry, 1982; Rocha, 2006). Para esta caracterización se realizó una conceptualización inicial, una etapa de trabajo de campo y una etapa de gabinete en la que se utilizaron diversas herramientas espaciales y estadísticas para el análisis.

Se realizaron recorridos en vehículo a lo largo de toda la Reserva durante tres salidas al campo en febrero y diciembre de 2005 y en julio de 2006. En estas salidas se registraron todas las localidades donde se observó la presencia de por lo menos una de las especies de *Agave*. Se consideró como un punto a cada una de las poblaciones y no se registró un nuevo punto cuando la distancia era menor de aproximadamente un kilómetro. Cada punto de muestreo se georeferenció con un Sistema de Posicionamiento Global (GPS) Modelo Garmin serie E-trex, utilizando un sistema de coordenadas de latitud-longitud de acuerdo al elipsoide de Clarke 1866 y el Datum Norteamericano de 1927. En cada punto de muestreo los datos que se tomaron fueron: 1) especies de *Agave* presentes, 2) vegetación asociada a los agaves (en los casos en que las especies no eran identificadas en campo se realizaron colectas botánicas) y se registraron parámetros ambientales como: 3) elevación, 4) orientación (aspecto), 5) pendiente y 6) tipo de suelo.

### 5.2 Integración del modelo:

Considerando que un modelo es la representación simplificada y práctica de la realidad, primero se creó el modelo (con los factores que habrían de considerarse), después se construyó la base de datos geográfica para posteriormente representar el mundo real de manera digital mediante un SIG. Este proceso de abstracción tuvo diversos niveles comenzando con la creación de la estructura de la base de datos, generalmente en capas o coberturas temáticas (Figura 4).



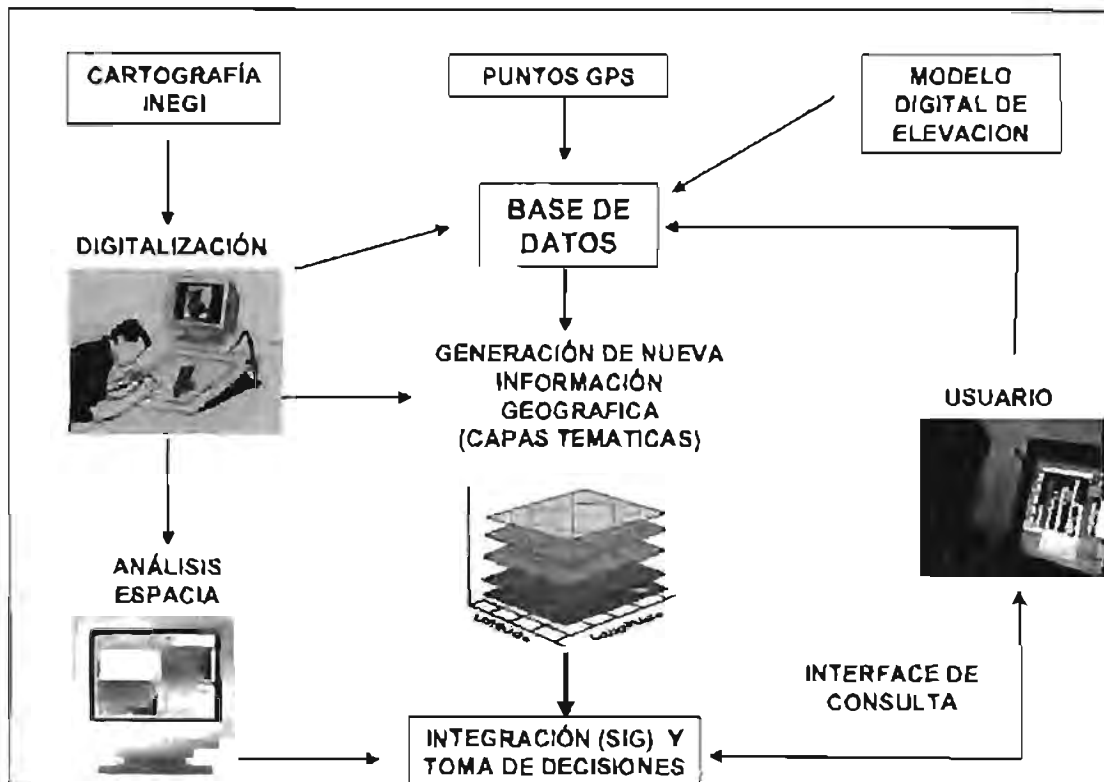


Figura 4. Esquema general para la creación de la base de datos, mapas generados, etc. en el presente estudio\*. \*Modificado de Romero (2006)

### 5.3 Trabajo de gabinete:

Para Iniciar el trabajo de gabinete se elaboraron bases de datos, a partir de los puntos georeferenciados en latitud - longitud que posteriormente se transformaron a coordenadas en unidades decimales utilizando las fórmulas:

$$\text{Latitud} = 1(\text{grados} + (\text{minutos}(\text{segundos}/60))/60) = \text{latitud decimal}$$

$$\text{Longitud} = \text{grados} + (\text{minutos} + \text{segundos}/60)/60 = \text{longitud decimal}$$

Con estos valores se proyectaron los puntos georeferenciados utilizando como base el sistema WGS84 (siglas de World Geodetic System 1984) en un sistema de coordenadas UTM (en inglés Universal Transverse Mercator, un sistema de coordenadas basado en la proyección geográfica Transversa de Mercator) que fue utilizado en todos los mapas de este estudio.

Posteriormente se integraron a la base de datos los valores ambientales (aspecto, pendiente, vegetación y tipo de suelo), conforme se fueron obteniendo las coberturas temáticas (mapas analógicos digitalizados).

Teniendo las bases de datos y con los registros de trabajo de campo se elaboró el listado florístico de las plantas principalmente asociadas a los agaves, en los casos de las colectas botánicas. La identificación de las especies se llevó a cabo con la ayuda de botánicos especializados del Herbario Nacional MEXU del Instituto de Biología (Dr. Jerónimo Reyes Santiago) y de la Facultad de Ciencias, UNAM (Dr. Ramiro Cruz Durán).

### **5.3.1 Sistemas de Información Geográfica**

Las imágenes obtenidas fueron integradas en un Sistema de Información Geográfica (SIG), transferidas como matrices de datos al programa IDRISI Kilimanjaro (Clark Labs, 2003) para su manipulación y la obtención de las imágenes finales mostradas en este trabajo. Con el SIG, las coberturas temáticas y el DEM se elaboró el mapa base (con atributos de altitud, aspecto y pendiente) que junto con los puntos registrados con el GPS permitió generar un mapa con la visualización de dichos puntos; así como las coberturas obtenidas.

### **5.3.2 Modelos Digitales de Elevación**

Los Modelos Digitales de Elevación (DEM) son datos en formato "raster" o de cuadrícula que representan elevaciones topográficas de terreno (Campbell, 1996) y se utilizan para una gran cantidad de estudios que involucran el análisis digital de terreno en este caso se utilizó IDRISI Kilimanjaro (Clark Labs, 2003).

Se utilizó el DEM integrado por las Cartas topográficas digitales F14D61, F14D62, F14D71 y F14D72, elaboradas por INEGI escala 1: 50, 000 con 30 m por píxel para analizar la topografía, visualizar los datos de altitud y la posición geográfica de cada punto colectado y fueron integradas en una sola capa georeferenciada para poder visualizar todos los demás datos trabajados como coberturas temáticas; dichas coberturas (imágenes) se procesaron en formato \*.BIL (*Band Interleaved by Line*) transferidas como matrices de datos a IDRISI; además de que con este DEM se generaron los mapas de aspecto y pendiente en IDRISI versión Kilimanjaro (Clark Labs, 2003), apartir del menú "*GIS Analysis*" se elige la opción "*Topographic variables*" del submenú "*Surface Analysis*", del cual se generan automáticamente las coberturas "slope and aspect".

### 5.3.3 Aspecto

Una imagen de aspecto es una imagen en escala de grises que se codifica de acuerdo con la dirección de la pendiente que prevalece (que domina) para cada píxel. El aspecto se codifica en grados a partir del norte, en dirección de las manecillas del reloj, y va desde 0 hasta 360°. Debido a que al norte se le asigna un valor de 0°, entonces un valor de 90° corresponde al este, un valor de 180° al sur y así respectivamente de 270° para el lado oeste, considerando que un valor de aspecto de 361 grados se utiliza generalmente en la identificación de superficies planas (Jansen, 1996), tales como cuerpos de agua (Figura 5).

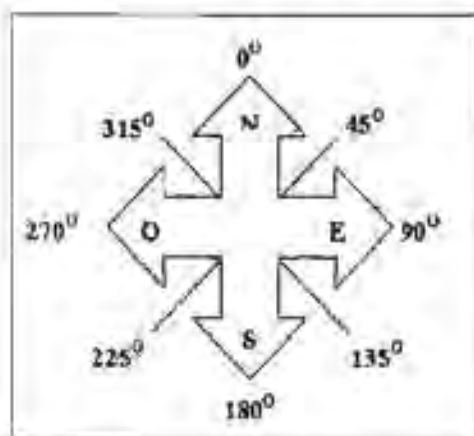


Figura 5. Imagen de la rosa de los vientos donde se representa la orientación o aspecto.

### 5.3.4 Pendiente

Martínez (2002) define a la pendiente como el cambio de elevación del terreno dada una cierta distancia. En el estudio efectuado, la distancia a considerar es el tamaño del píxel. Esta medida generalmente se expresa como porcentaje (%), aunque también puede mostrarse en grados y muestra las diferencias de elevación considerando la distancia horizontal. En este tipo de análisis y con este tipo de imágenes, algunas veces se realiza un proceso de "clasificación" en el cual áreas o grupos de píxeles son clasificados (agrupados o coloreados) de acuerdo con un rango específico de pendiente. En el presente estudio se realizó una clasificación utilizando los valores de la Tabla 2 como base. Y para el cálculo de pendientes, la mayoría de los programas computarizados utilizan una ventana de 3x3 píxeles para su determinación (Martínez, 2002).

**Tabla 2.** Intervalos de inclinación de pendiente utilizados como base en este estudio.

CATEGORÍA	PENDIENTE
Planos	0-1°
Casi planos	>1-2°
Ligeramente Inclinaos	>2-4°
Inclinados	>4-8°
Muy inclinados	>8-16°
Abruptos	>16-32°
Acantilados	>32-64°



### 5.3.5 Suelos

El suelo es la parte exterior de la corteza terrestre en donde las rocas se han desintegrado por efecto del intemperismo, formando una cubierta donde vive la microbiota. La FAO y la UNESCO (1974) han propuesto un Sistema Mundial de clasificación de suelos, que INEGI (1991) ha adoptado. En este estudio para el caso de los tipos de suelo se establecieron categorías de acuerdo a los tamaños de partículas (Tabla 3) y siguiendo la clasificación del Sistema Internacional.

**Tabla 3.** Categorías de los tipos de suelo utilizados como base en este estudio.

SUELOS	TEXTURA	TAMAÑO (mm)
Cambisol	Rocoso	20.0 a > 20.0
Regosol – Litosol	Rocoso	10.0 a > 20.0
Fluvisol – Feozem	Arenoso-arcilloso	< 0.001 a 0.2
Rendzina – Vertisol - Luvisol	Arcilloso	< 0.001 a < 0.002

### 5.4 Mapas analógicos

Los mapas analógicos de edafología y vegetación escala 1: 250,000 reportados por INEGI (1992) fueron convertidos del formato analógico al digital (digitalizados) para su posterior utilización e integración al SIG. La digitalización en pantalla consiste en que apartir del escaneo de los mapas analógicos, se selecciona el área correspondiente a la zona de estudio y teniendo ésta se hace la "digitalización" (dibujo sobre pantalla) según cada parámetro ambiental, usando CoreDRAW 12.

Teniendo los mapas digitalizados, éstos se exportaron a IDRISI Kilimanjaro en formato vectorial (extensión \*.dxf) para visualizarlos y extraer los valores según cada parámetro (coberturas temáticas), se elabora una nueva base de datos (para reconstruir una imagen raster) y se ordenan para obtener las frecuencias para cada especie.

Se efectuaron análisis estadísticos ( $\chi^2$ = Chi cuadrada) mediante Sigma Plot v. 8.0; se elaboraron tablas y gráficas de frecuencias de aparición para cada parámetro ambiental con cada una de las especies de *Agave*, también se comparó la asociación entre pares de especies, mediante el uso de Tablas de contingencia (Simpson *et al.*, 1960; Krebs, 1985) y finalmente el análisis de las relaciones entre las variables y las frecuencias de aparición de las especies de los agaves fueron determinadas utilizando pruebas estadísticas no paramétricas para conocer si existía una preferencia de hábitat ( $\chi^2$ ).

Para los datos de altitud se utilizó la fórmula de Sturges (Daniel, 2006) con el fin de obtener el número de intervalos de clase:  $k= 1+3.322 (\log_{10}n)$  donde:  $k$ = número de intervalos de clase y  $n$ = número de valores en el conjunto de datos en observación. La amplitud del intervalo de clase se determinó con la fórmula  $w= R/k$  donde:  $R$ = es la diferencia entre la observación más pequeña y la más grande del conjunto de datos (Daniel, 2006).

Finalmente, con los resultados obtenidos (aunque en este estudio no se aplicó) se puede estimar la distribución potencial de las especies con los respectivos parámetros ambientales mediante el uso del GARP (Stockwell y Noble, 1992; Stockwell y Peters, 1999). El programa GARP busca asociaciones no azarosas entre las características ambientales de las localidades conocidas (sitios de muestreo) para generar el nicho potencial de la especie o el intervalo de características ambientales que permiten la sobrevivencia o reproducción de los individuos (Morrison y Hall, 2002). En algunos casos los errores en la predicción de la distribución pueden reducirse incluyendo dimensiones ecológicas adicionales o mediante la consideración de factores históricos que relacionen la ausencia de especies en áreas habitables (Stockwell and Noble, 1992; Stockwell and Peters, 1999).

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Ubicación de sitios y obtención de frecuencias

De los tres muestreos realizados en la Barranca de Metztitlán en los que se hicieron levantamientos con GPS, se georeferenciaron 332 puntos en los que se encontraban presentes las especies de *Agave* (Figura 6 y Tabla 4). Al representar en términos geográficos esos 332 sitios, observamos que la frecuencia de ocurrencia de poblaciones de *Agave* varía espacialmente. *A. difformis* presenta la mayor frecuencia, se distribuye a lo largo de toda la Reserva (Anexo 1, Figura 13) y presenta la mayor ocurrencia hacia la zona norte (en las cercanías de los poblados San Cristóbal, Pie de la Cuesta, Metzsnoxlla y alrededor de la Laguna de Metztitlán) y hacia la zona de Zacualtipán. En la parte central de la Reserva se les observa cerca de Coalquixque, San Juan Metztitlán, Metztitlán y siguiendo en el centro-este de la zona se les encuentra en las cercanías de Carrizal Chico, San Agustín Mezquitlán, Milpillas, Tres Cruces y Venados. Al oeste se presenta en frecuencias altas en Milpa Grande, San Pedro Ayotoxtla y San Juan Tialepexi. Finalmente, en la parte más hacia el sur se encuentran cerca de La Cumbre de San Lucas, La Nogalera, San Martín, Cumbre de Santa Catarina e incluso hacia la zona de La Cañada y San Miguel Regla.

*A. xylonacantha* es la segunda especie con mayor frecuencia. Se observó principalmente en el norte y centro-este de la Reserva. Tiende a presentarse (sobreponerse) en los mismos sitios que *A. difformis*, encontrándola hacia el norte en Pie de la Cuesta, Metzsnoxlla, La Mesa Grande, Tlaxco, San Antonio Tlaxco, Eloxochitlán y en frecuencias relativamente altas en Xilo. En el centro de la Reserva se les observa cerca de Coalquixque, San Juan Metztitlán, Metztitlán y siguiendo en el centro-este se les encuentra en Milpillas, Tres Cruces, Venados incluso llega a presentarse en la zona de Cumbre de San Lucas. En la zona oeste se localiza en los mismos sitios que *A. difformis* solo que en frecuencias mayores. Una diferencia notable entre la distribución de esta especie y la de *A. difformis* es que en la parte sur de la Reserva no se registró la presencia de *A. xylonacantha* (Anexo 1, Figura 16).

*Agave striata* se presenta con menor frecuencia en la región. Principalmente se le localiza en el norte en Pie de la Cuesta, La Mesa Grande, Tlaxco, San Antonio Tlaxco, y Eloxochitlán. Al centro-este se encuentra en los mismos poblados que *A. xylonacantha* y al oeste en los mismos que *A. difformis* solo que con frecuencias menores (Anexo 1, Figura 15).

En tanto que *A. celsii albicans* se distribuye en el norte y centro de la Reserva (Anexo 1, Figura 12), se encontró esta especie principalmente en los alrededores de la Laguna de Metztitlán, cerca de los poblados San Cristóbal, Pie de la Cuesta y Metzsnoxtla. En el centro-este en Metztitlán, San Juan Metztitlán, Carrizal Chico y Coalquixque; en la parte sur no se presentó y en las zonas Este y Oeste se encontró con muy baja frecuencia.

Finalmente, *A. "hidalguensis"* es la especie menos frecuente. Se encuentra particularmente en el norte de la Reserva cerca de los poblados de La Mesa Grande, Metzsnoxtla, Tesisco, San Cristóbal, Tlaxco, San Antonio Tlaxco y Eloxochitlán. Al Este sólo se registró en la zona de San Agustín Metzquititlán y en las partes sur, centro y oeste de la Barranca no se encontró (Anexo 1, Figura 14).

Se hizo la relación del número de especies (frecuencias) de *Agave* registradas con GPS para los 332 sitios y los porcentajes de aparición que representaron. Se encontró que en estos sitios las especies que tienen mayor presencia en la Barranca son *A. difformis* con 129 registros y *A. xylonacantha* con 111 los cuales son aparentemente los más abundantes de la zona de estudio con porcentajes de 38.86 y 33.43%, respectivamente mientras que *A. striata* presentó un 15.06% con 50 registros. Las especies con menor frecuencia de aparición fueron *A. celsii albicans* con 26 registros (7.83%) y *A. "hidalguensis"* con 16 registros que representa sólo el 4.82% de aparición de los sitios registrados (Tabla 4).

**Tabla 4.** Frecuencias de aparición, abundancia y altitudes promedio para los 332 puntos georeferenciados a lo largo de la Barranca de Metztitlán.

ESPECIE	Frecuencia	%	Altitud promedio	Abundancia*	%
<i>A. celsii albicans</i>	26	7.83	1368	16	1.53
<i>A. difformis</i>	129	38.86	1468	340	32.56
<i>A. "hidalguensis"</i>	16	4.82	1514	22	2.10
<i>A. striata</i>	50	15.06	1437	202	19.34
<i>A. xylonacantha</i>	111	33.43	1371	464	44.44
TOTAL	332	100		1044	100

\* La abundancia se obtuvo a partir de transectos altitudinales (Ver ANEXO 5) recorridos a pie a lo largo de la Barranca de Metztitlán

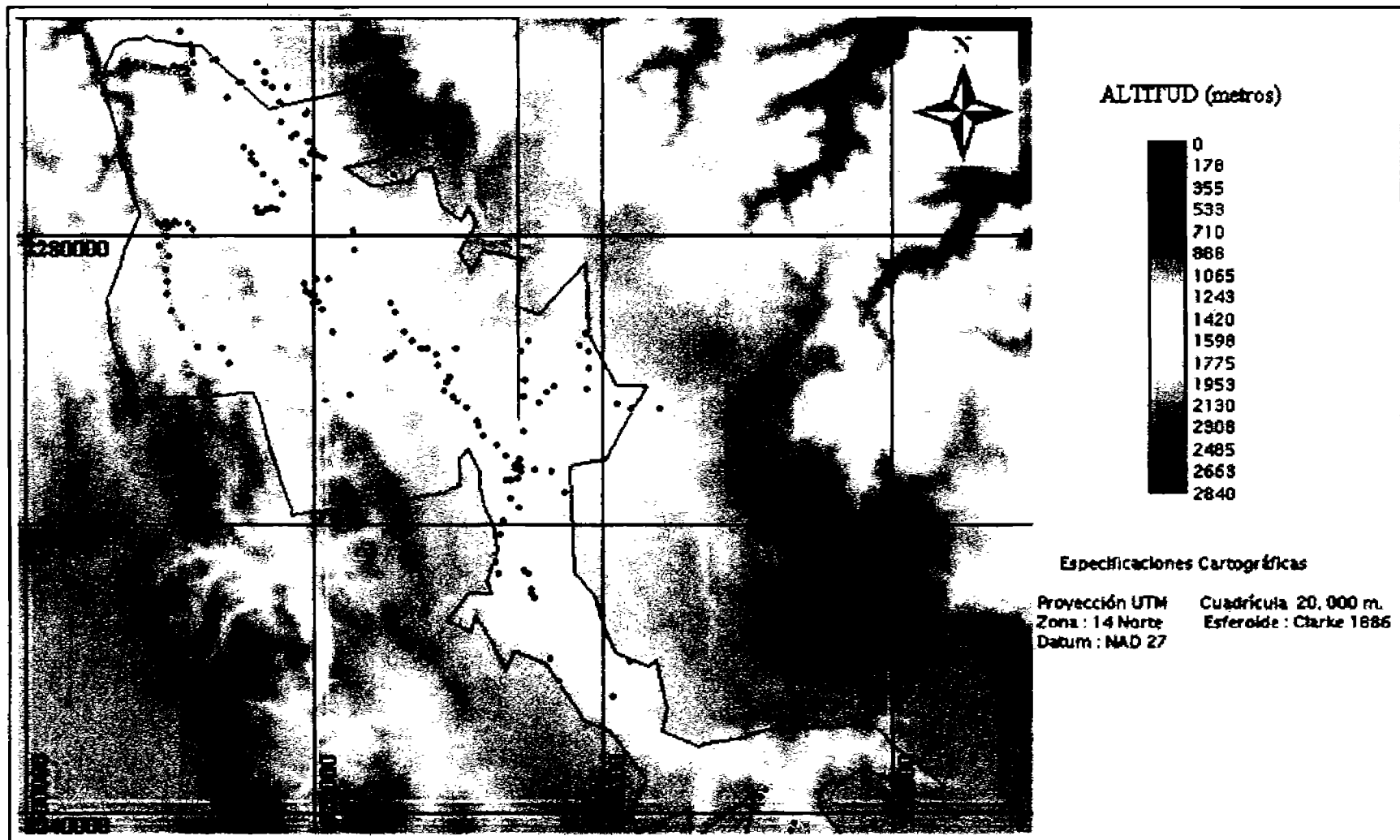


Figura 6. Modelo Digital de Elevación donde se muestra la localización de los 332 puntos georreferenciados en la Barranca de Metztitlán.



### 6.1.1 Listado Florístico

Con base en las colectas botánicas se elaboró el listado florístico (Anexo 2) de las plantas asociadas a las especies de *Agave*. Se registró un total de 44 familias, 36 géneros y 65 especies y de éstas se encontraron entre las más representadas las familias: Agavaceae (2 géneros y 10 especies), Cactaceae (3 géneros y 12 especies), Asteraceae (2 géneros y 1 especie), Euphorbiaceae (1 géneros y 4 especies) y Leguminosae (3 géneros y 5 especies).

La CONANP (2003) reporta un inventario de la flora vascular de la Barranca de Metztitlán que comprende 465 especies pertenecientes a 270 géneros y 83 familias y de estas últimas entre las más representadas se encuentran las siguientes: Asteraceae (44 géneros y 70 especies), Cactaceae (17 géneros y 57 especies) y Leguminosae (22 géneros y 42 especies).

Si tomamos como referencia los datos reportados por CONANP, en el presente estudio se logró el registro de 17.64% de géneros y 21.05% de especies de Cactaceae; 4.5% de géneros y 1.4% de especies de Asteraceae y 13.63 y 11.90% de géneros y especies, respectivamente de Leguminosae (Tabla 5). Además incluimos los datos de las familias Agavaceae y Euphorbiaceae por tener un alto número de especies representadas en este estudio, aunque de éstas el inventario de CONANP (2003) no incluye información.

**Tabla 5.** Comparación de las familias más representadas en la Barranca de Metztitlán.

<b>ESTE ESTUDIO</b>		
Familias	Géneros	Especies
Agavaceae*	2	10
Asteraceae	2	1
Cactaceae	3	12
Leguminosae	3	5
Euphorbiaceae*	1	4
<b>CONANP (2003)</b>		
Asteraceae	44	70
Cactaceae	17	57
Leguminosae	22	42

NOTA: \* Especies sin referencia previa de CONANP.

## 6.2 Agrupamiento entre especies

La evaluación de la asociación entre especies tuvo como fin estimar qué tanto las especies están o no asociadas en forma no aleatoria; es decir, se pretendió identificar grupos recurrentes de especies. Para hacerlo se analizó la asociación entre pares de especies (Cole, 1949; Fager, 1957; Krebs, 1985), para las 5 especies de *Agave*. Al realizar las Tablas de Contingencia de 2X2, las especies muestran asociación entre sí (Anexo 3); sin embargo, para saber si las especies están o no asociadas (son independientes), habría que evaluar la probabilidad de que dos especies estén presentes en un sitio (Probabilidad Conjunta) (Krebs, 1985). En este caso los resultados muestran en todas las especies valores observados mayores a los esperados; es decir, en todos los casos tendríamos que están asociadas positivamente (Tabla 6).

### 6.2.1 Análisis estadístico ( $\chi^2$ ) entre pares de especies

Una prueba estadística susceptible de empleo para corroborar la hipótesis de que las especies están asociadas o no, es la de Chi Cuadrada ( $\chi^2$ ). En la Tabla 6 al analizar los pares de especies observamos que con  $N = 332$ ,  $gl=1$ ,  $\alpha = 0.05$  en todos los casos se presenta una asociación positiva significativa especialmente en el caso de *A. xylonacantha* y *A. striata* con un valor de  $\chi^2=73.09$ , también hay asociación positiva entre *A. xylonacantha* y *A. difformis* con  $\chi^2 = 69.27$  y de igual forma entre *A. difformis* con *A. striata* con  $\chi^2=50.5$ . En todos los casos las diferencias entre pares de especies fueron significativas; además observamos que con  $p < 0.05$  menos del 5% de los datos obtenidos se pueden deber a factores aleatorios; excepto para la combinación de *A. "hidalguensis"* con *A. striata* que con valor de  $\chi^2=1.30$  y  $p < 0.10$  muestran que este par de especies son independientes y no existe asociación significativa entre ellas.

La sola detección de una asociación significativa entre pares de especies nos indica que existe una distribución conjunta no aleatoria, sin embargo, no nos brinda información acerca de la dirección (positiva o negativa) e intensidad de la asociación (baja o alta). El cálculo del índice de Asociación indica que *A. xylonacantha* está fuertemente asociado con *A. striata* y con *A. difformis*, con valores de 0.46 y 0.45 respectivamente, mientras que *A. "hidalguensis"* y *A. striata* son un par de especies que no muestra asociación alguna (Tabla 7).

Tabla 6. Valores de  $\chi^2$  y de Probabilidad Conjunta obtenidos entre pares de especies<sup>1</sup>

ESPECIE	<i>A. celsii albicans</i> p < 0.005	<i>A. difformis</i> p < 0.005	<i>A. "hidalguensis"</i> p < 0.005	<i>A. striata</i> p < 0.005	<i>A. xylonacantha</i> p < 0.005
<i>A. celsii albicans</i>	****	10.10	1.25	3.92	8.69
<i>A. difformis</i>	8.36	****	6.22	19.4	43.13
<i>A. "hidalguensis"</i>	12.77	12.72	****	2.41	5.35
<i>A. striata</i>	16.37	50.5	1.30*	****	16.72
<i>A. xylonacantha</i>	33.20	69.27	17.27	73.09	****

<sup>1</sup>Valores de  $\chi^2$  donde N=332, gl=1,  $\alpha$  =0.05, \* en este caso p < 0.10 sobre la diagonal se muestran los valores de Probabilidad Conjunta entre pares de especies.

Tabla 7. Valores de Intensidad de Asociación<sup>1</sup> entre pares de especies.

ESPECIE	<i>A. celsii albicans</i>	<i>A. difformis</i>	<i>A. "hidalguensis"</i>	<i>A. striata</i>	<i>A. xylonacantha</i>
<i>A. celsii albicans</i>	****				
<i>A. difformis</i>	0.15	****			
<i>A. "hidalguensis"</i>	0.19	0.19	****		
<i>A. striata</i>	0.22	0.39	0.06	****	
<i>A. xylonacantha</i>	0.31	0.45	0.22	0.46	****

<sup>1</sup> La intensidad de Asociación varía de -1 a +1 y es de cero cuando no hay asociación.

### 6.3 Caracterización de hábitat

Se encontró de manera general que en la Barranca de Metztlán los agaves se encuentran preferentemente en laderas con exposiciones sur, en elevaciones promedio de 1343.5 msnm, con pendientes promedio de 15.22 grados que corresponde a sitios muy inclinados. El tipo de suelo predominante es de la categoría formada por Fluvisol-Feozems suelos areno-arcillosos, poco profundos (25 cm a 50 cm), ricos en materia orgánica y nutrimentos. La vegetación en la que se desarrollan es de tipo matorral crasicaula con cardonal donde son comunes especies como *Cephalocereus senilis*, *Stenocereus dumortieri*, *Opuntia imbricata*, *Hechtia* sp., *Myrtillocactus geometrizans*, *Prosopis juliflora*, entre otras (Tabla 8).

**Tabla 8.** Datos generales de las frecuencias (en porcentaje) obtenidas para cada especie de Agave con los distintos parámetros ambientales

Parámetro	<i>A. calisi</i>	<i>A. difformis</i>	<i>A. "hidalguensis"</i>	<i>A. striata</i>	<i>A. xylonacantha</i>	Promedio
<b>ALTITUD (metros)</b>						<b>1343</b>
898-1027	0.00	4.65	0.00	2.00	13.51	
1028-1157	11.54	8.53	0.00	12.00	13.51	
1158-1287	57.68	15.50	25.00	18.00	30.63	
1288-1417	11.54	27.81	31.25	40.00	28.63	
1418-1547	0.00	12.40	8.25	18.00	7.21	
1548-1677	7.89	12.40	25.00	10.00	5.41	
1678-1807	3.85	8.53	12.50	2.00	0.90	
1808-1937	3.85	4.65	0.00	0.00	0.00	
1938-2067	3.85	5.43	0.00	3.85	0.00	
2068-2197	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<b>ASPECTO <sup>1</sup></b>						<b>177</b>
PLANO	0.00	3.88	0.00	4.00	2.70	
NORTE	46.15	24.03	25.00	26.00	27.03	
ESTE	11.54	17.83	18.75	18.00	11.71	
SUR	19.23	29.48	37.50	26.00	29.73	
OESTE	23.08	24.81	18.75	26.00	28.83	
<b>PENDIENTE</b>						<b>15</b>
0-2°	23.08	10.08	0.00	20.00	11.71	
2-4°	15.38	8.98	8.25	4.00	5.41	
4-8°	11.54	13.18	8.25	8.00	15.32	
8-16°	23.08	26.36	12.50	26.00	26.13	
16-32°	19.23	34.88	56.25	32.00	29.73	
32-64°	7.69	8.53	18.75	10.00	11.71	
<b>TIPO DE SUELO</b>						<b>114</b>
Cambisol	23.08	8.98	25.00	8.00	12.61	
Regosol-Lixisol	7.69	22.48	25.00	32.00	28.13	
Flixisol-Fozzom	46.15	26.36	8.25	32.00	42.34	
Rendzina						
Vitrisol-Lixisol	23.08	44.19	43.75	28.00	18.92	
<b>VEGETACIÓN <sup>1</sup></b>						<b>133.4</b>
MSM+MI	15.38	31.78	25.00	22.00	32.43	
SBC	19.23	10.08	12.50	12.00	27.93	
BJ	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
BQ	15.38	8.98	18.75	4.00	9.91	
PI	3.85	2.33	0.00	0.00	0.00	
MC+CA	11.54	37.21	43.75	58.00	27.93	
BPO	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
AT	3.85	11.63	0.00	4.00	1.80	
AR	30.77	0.00	0.00	0.00	0.00	

Donde:

<sup>1</sup> NORTE (315-45°), ESTE (45-135°), SUR (135-225°), OESTE (225-315°), PLANO (1-1>361°)

<sup>2</sup> MSM+MI (matosa) submontana o inermis)  
 SBC (señal de la caducifolia)  
 BJ (bosque de jacales)  
 BQ (bosque de encino)  
 PI (pastizal inducido)  
 MC+CA (matorral crasicaule con cardonal)  
 BPO (bosque de pino-encino)  
 AT (agricultura de temporal)  
 AR (agricultura de riego)

## 6.4 Preferencia de hábitat

### 6.4.1 Altitud

La altitud es un gradiente ambiental complejo, ya que puede incluir a su vez factores como temperatura, lluvia, velocidad del viento, etc. (Krebs, 1985). En la Figura 7 se puede apreciar que el gradiente altitudinal que ocupan los agaves en la Barranca de Metztitlán varía de los 898 a 2070 msnm con una altitud promedio de 1343.5 msnm y desviación estándar (D. E.) de 31.93 y se distribuyen en diferentes grados altitudinales dependiendo de la especie. En todos los casos es evidente una clase modal. *A. celsii albicans* se presenta con más frecuencia en altitudes medias y principalmente en los 1158-1287 msnm con un 57.69% y va disminuyendo hacia sitios con alturas mayores. En cambio *A. difformis* se presenta en zonas moderadamente altas, teniendo la mayor frecuencia (27.91%) en el intervalo 1288-1417 msnm y hacia los extremos superior e inferior a éste va disminuyendo. La especie que muestra menos variación en cuanto a la altitud es *A. "hidalguensis"*, ya que se presenta hacia los sitios medianamente altos y preferentemente en los 1288-1417 msnm donde presenta la mayor frecuencia (31.25%).

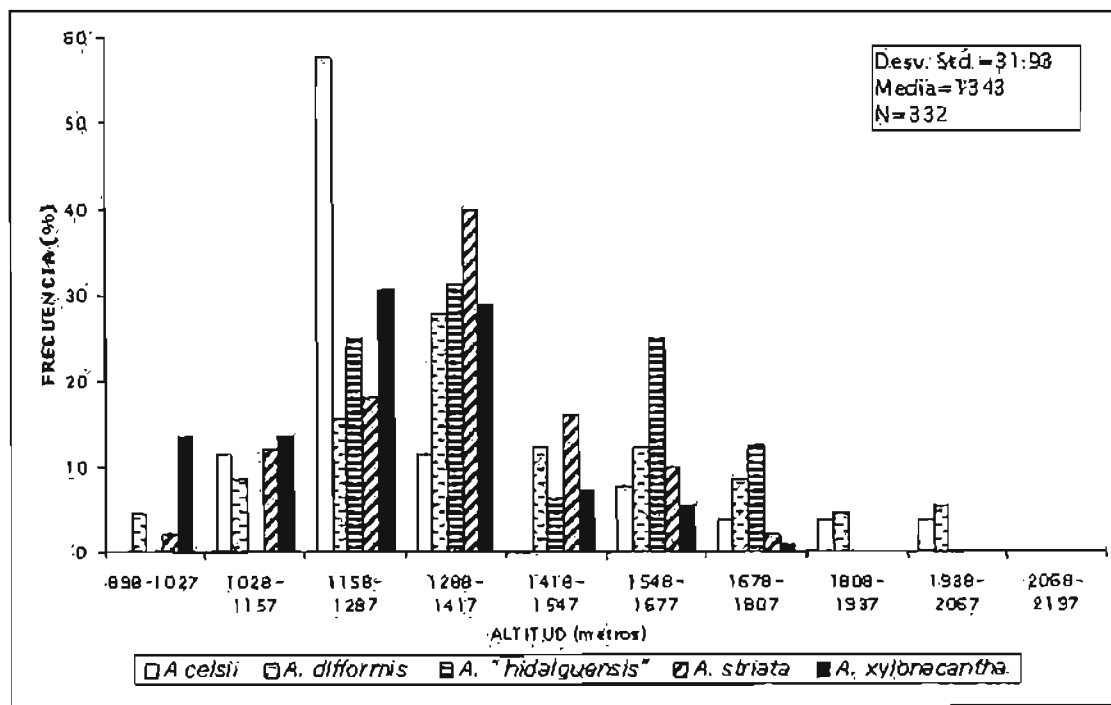


Figura 7. Gradiente altitudinal ocupado por las cinco especies de Agave a lo largo de la Barranca de Metztitlán.

Se observó que *A. striata* se desarrolla en sitios moderadamente altos, mostrando una clara preferencia (al igual que *A. difformis* y *A. "hidalguensis"* por la altitud de entre 1288-1417msnm con un 40% de frecuencia y hacia los sitios un poco más altos va disminuyendo su presencia. Finalmente, *A. xylonacantha* que es de las especies ampliamente distribuidas a lo largo de la Reserva, es menos frecuente en zonas bajas (13.5%), se incrementa hacia la parte media donde presenta una frecuencia de 30.6% en el intervalo 1158-1287 msnm y de igual forma tiende a disminuir hacia los sitios más elevados (Figura 7).

En cuanto a los valores de  $\chi^2$  para elevación se encontró que de las 5 especies de *Agave* estudiadas hubo diferencias significativas ( $\alpha= 0.05$  y  $gl=9$ ) para *A. difformis* ( $\chi^2=19.80$ ) y *A. xylonacantha* ( $\chi^2=17.12$ ) y con las demás especies la altitud no esta relacionada; teniendo un valor de  $p < 0.10$  (Tabla 9).

#### 6.4.2 Aspecto

En cuanto a la orientación o aspecto observamos en la Figura 8 con una media de 177.5° y una desviación estándar de 35.98 que los agaves tienden de manera preferencial a crecer en sitios con exposición sur, una orientación de pendiente donde casi todas las especies presentan sus máximas frecuencias. *A. celsii albicans* se presenta en todas las exposiciones, pero ocurre principalmente en laderas norte con 46.15%. En el caso de *A. difformis* se presenta de manera frecuente (17.8 a 24.8%) en todas las exposiciones, sin embargo es en las laderas expuestas al sur en las que se desarrolla con mayor frecuencia (29.46%). *A. "hidalguensis"* se presenta en todas las exposiciones (nunca se registró en sitios planos), pero muestra una clara preferencia hacia las laderas con exposición sur donde presenta una frecuencia alta (37.5%). *A. striata* también se muestra en las laderas con cualquier exposición, pero no tiene una clara preferencia, ya que se encuentra en sitios de exposición norte, sur y oeste donde presenta las mayores frecuencias de aparición con 26% en cada caso. Por último, *A. xylonacantha* con una frecuencia de 29.7% muestra preferencia por desarrollarse en las laderas con exposición sur, aunque observamos que también se desarrolla en las demás exposiciones con frecuencias de aparición menores (Figura 8).

En relación con el aspecto ( $\alpha=0.05$  y  $gl=4$ ), no existen diferencias significativas en ningún caso es decir, las especies no muestran asociación con respecto a la orientación a la que crecen, con  $p < 0.10$  (Tabla 9).

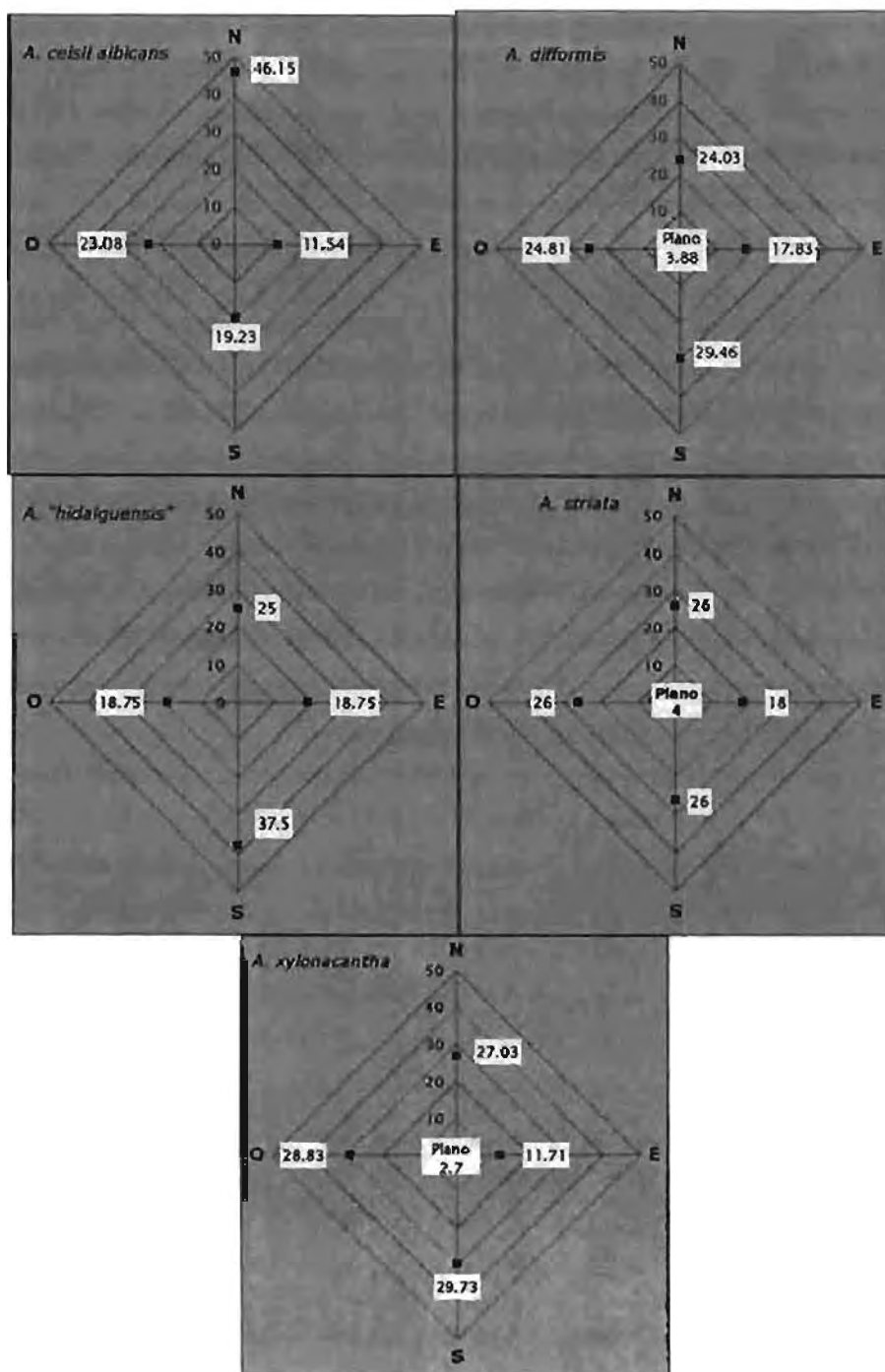


Figura 8. Gradiente (en porcentaje) de orientación en las laderas ocupado por las cinco especies de *Agave* en la Barranca de Metztlán.

### 6.4.3 Pendiente

El grado de inclinación de la pendiente afecta la distribución de los agaves en la Barranca de Metztitlán (Figura 9). En promedio se encuentran en sitios con 15.22 grados de inclinación ( $\pm 33.2$  de desviación estándar). Es notable la preferencia por sitios con pendientes mayores de  $16^\circ$  de inclinación; sitios abruptos o de acantilados. Sin embargo, todas las especies estudiadas son capaces de crecer en sitios planos. En particular, *A. oelsii albicans* se presenta en sitios poco inclinados (23.08%) y también en los muy inclinados (23.08%) y ocurre con menor frecuencia en sitios de inclinación intermedia. En el caso de *A. difformis* se observó que ocupa todo el gradiente de inclinación de pendiente y muestra una clara preferencia por los sitios abruptos con 34.8% de frecuencia y hacia sitios menos inclinados se presenta con menor frecuencia (26.36%). *A. "hidalgensis"* muestra una clara preferencia por los sitios con pendientes de  $16^\circ$  o mayores, con 56.25% de frecuencia y en los sitios poco inclinados muestra frecuencias mínimas.

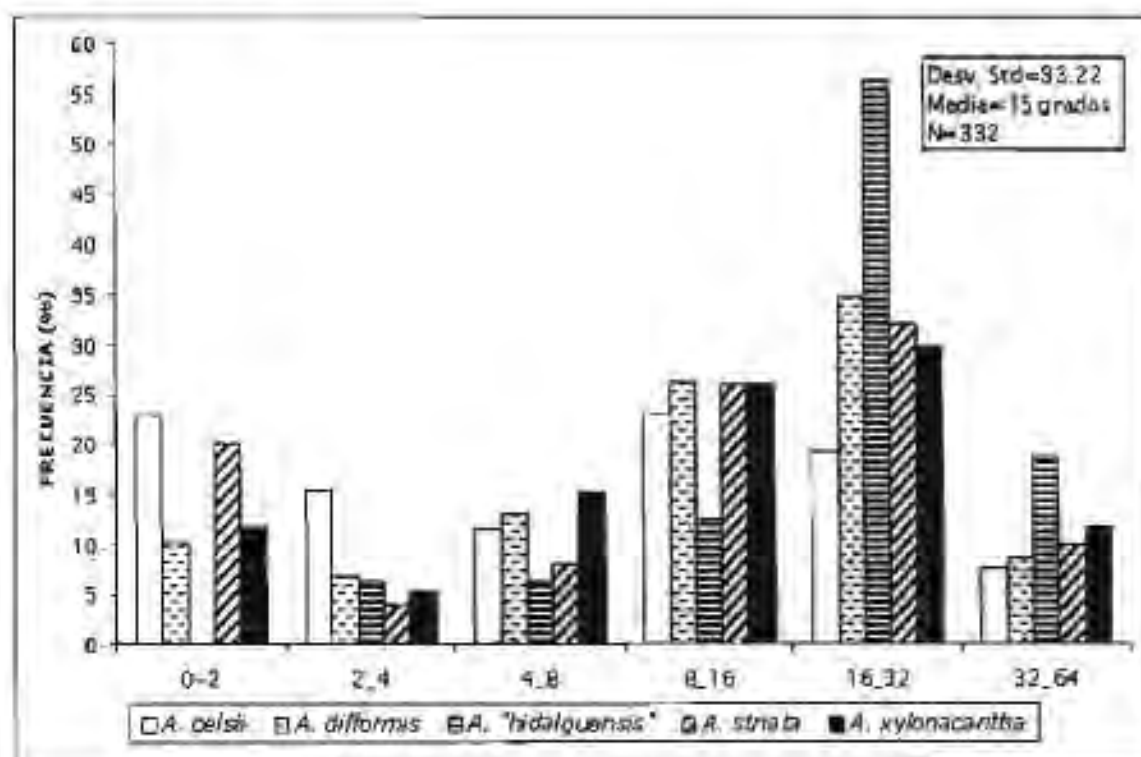


Figura 9. Gradiente de inclinación de pendiente ocupado por las cinco especies de Agave a lo largo de la Barranca de Metztitlán.



*A. striata* se desarrolla a lo largo de todo el gradiente, en sitios poco inclinados con frecuencias de 4 a 20%, prefiriendo los sitios abruptos con 32% de frecuencia. Finalmente, *A. xylonacantha* (al igual que *A. "hidalguensis"*, *A. striata* y *A. difformis*) muestra una clara preferencia por los sitios abruptos que van de los 16° o mayores donde presenta frecuencias de 29.73% (Figura 9).

En cuanto a la inclinación de pendiente y las 5 especies de *Agave*, con  $\alpha=0.05$  y  $gl=5$  en ningún caso existen diferencias significativas y por lo tanto la pendiente no determina la distribución de los agaves, observamos que en todos los casos  $p < 0.10$  (Tabla 9).

#### 6.4.4 Suelos

En lo referente a los tipos de suelo en la Figura 10 se muestra que los agaves pueden crecer en todos los suelos presentes en la región. Sin embargo, tienen cierta preferencia por los suelos areno-arcillosos (Fluvisol-Feozems), con media de  $114.13 \pm 38.5$  (D.E.). La respuesta de distribución de cada una de las especies es distinta. *A. celsii albicans* tiene preferencia por desarrollarse en suelos arenoso-arcillosos con 46.15% (Fluvisol-Feozems), también se presenta con altas frecuencias en suelos rocosos (Cambisoles) y en los arcillosos (Rendzina, Vertisol, Luvisol) con 23.08% en cada categoría. *A. difformis* tiene una clara preferencia por Rendzina, Vertisol, Luvisol con 44.19% de frecuencia y de igual forma en los suelos areno-arcillosos se presentan con una frecuencia alta (26.36%) y corresponden a los Fluvisol-Feozems (Anexo 4).

*A. "hidalguensis"* presenta una frecuencia de 45.75% y una clara preferencia por los suelos arcillosos (Rendzina, Vertisol, Luvisol), sin embargo, observamos que se desarrolla en todos los tipos de suelo. *A. striata* al igual que *A. "hidalguensis"* se desarrolla en todos los tipos de suelo y con mayor frecuencia en los suelos rocosos (Regosol-Litosol) y en los areno-arcillosos (Fluvisol-Feozem) con 32% respectivamente. Finalmente, *A. xylonacantha* es de las especies con menor variación en cuanto a su distribución de acuerdo a los tipos de suelo, pues presenta mayor frecuencia en los suelos areno-arcillosos con 42.34% (Fluvisol-Feozem) y en los suelos rocosos (Regosol-Litosol) también se presenta muy frecuentemente con 26.13% (Figura 10).

Con respecto a los tipos de suelo los valores de  $\chi^2$  ( $\alpha= 0.05$  y  $gl= 3$ ) muestran diferencias significativas para *A. celsii albicans* ( $\chi^2 = 8.16$ ) que prefiere los suelos arenoso-arcillosos (Fluvisol-Feozem), *A. difformis* ( $\chi^2 = 10.37$ ) que crece principalmente en Rendzina-Vertisol-

Luvisol (suelos arcillosos) y para *A. xylonacantha* ( $\chi^2 = 8.91$ ) que también crece preferentemente en los Fluvisol-Feozem. Las dos últimas con  $p = <0.05$  y las demás especies de *Agave* no presentan asociación con respecto a los tipos de suelo donde crecen. (Tabla 9)

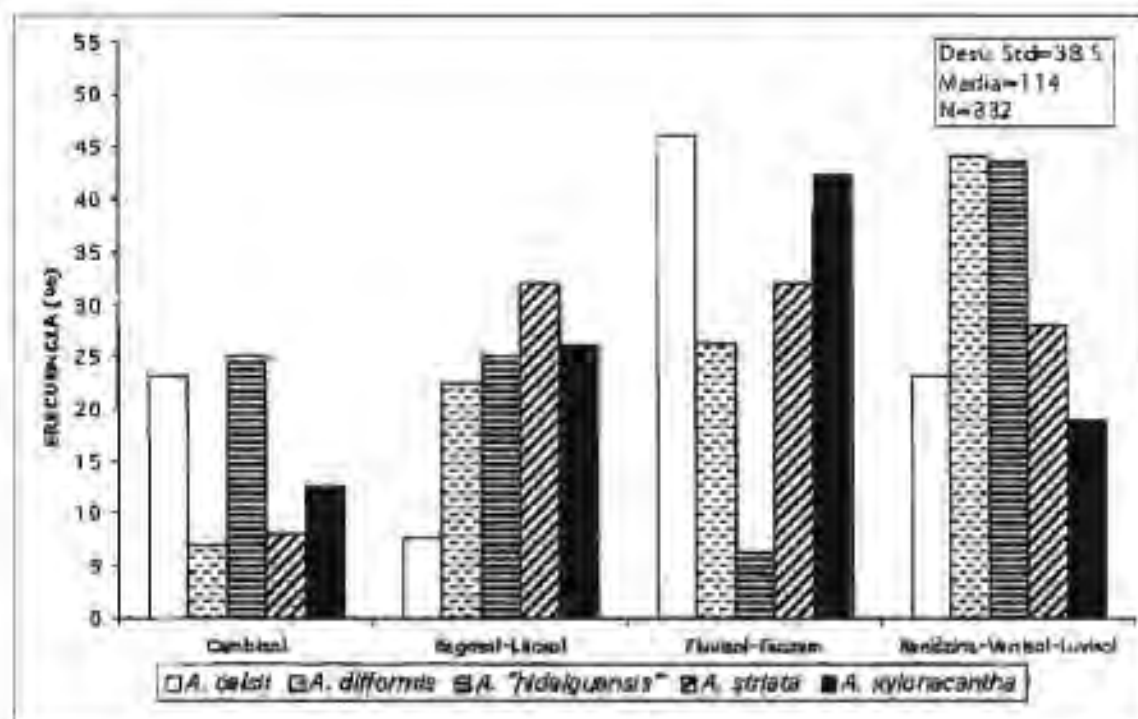


Figura 10. Gradiente de los tipos de suelo ocupado por las cinco especies de *Agave* a lo largo de la Barranca de Metztillán.

#### 6.4.5 Vegetación

Las especies estudiadas de *Agave* presentan requerimientos muy específicos de ambiente biótico ya que preferentemente ocurren en los matorrales, especialmente en el matorral crascula y el matorral submontano inerte (Figura 11). En los bosques de láscate y los pastizales inducidos casi no ocurre ninguna especie de *agave*, y en los sistemas agrícolas son muy escasos a excepción de *A. celsi albicans* que se desarrolló prácticamente en todos los tipos de vegetación. Presenta una mayor frecuencia (30.7%) en sitios con agricultura de riego. También es frecuente en sitios con selva baja caducifolia y con matorral submontano inerte y con bosque de encino (Figura 11).

En cambio *A. difformis*, aunque se desarrolla en varios de los tipos de vegetación, tiene clara preferencia por la vegetación de matorral crasicaule con cardonal con 37.21% donde predominan especies como las antes mencionadas.

*A. "hidalguensis"* presenta una clara preferencia (43.75%) por la vegetación de matorral crasicaule con cardonal donde predominan especies como *Cephalocereus senilis*, *Stenocereus dumortieri*, *Opuntia imbricata*, *Hechtia* sp., *Myrtillocactus geometrizans*, *Prosopis juliflora*, entre otras; y también se encuentra con una frecuencia considerablemente alta (25%) en sitios con matorral submontano o inerme con predominio de especies como *Mimosa* sp., *Jatropha dioica*, *Fouquieria fasciculata*, *Karwinskia humboldtiana*, y *Condalia mexicana*. También es común en la vegetación de bosque de encino (18.75%) y con especies como: *Buddleia cordata* y *Mulhenbergia montana*.

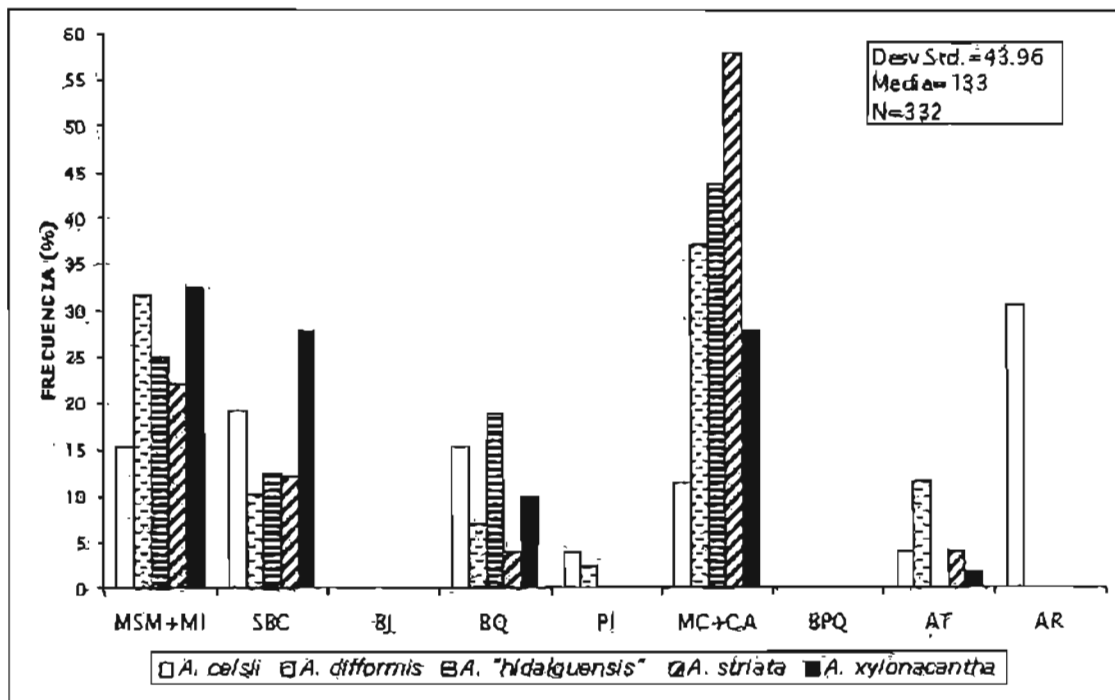


Figura 11. Gradiente de vegetación ocupado por las cinco especies de Agave a lo largo de la Barranca de Metztlán.

Donde: **MSM+MI** (matorral submontano o inerme), **SBC** (selva baja caducifolia), **BJ** (bosque de toscate), **BQ** (bosque de encino), **PI** (pastizal inducido), **MC+CA** (matorral crasicaule), **BPQ** (bosque de pino-encino), **AT** (agricultura de temporal), **AR** (agricultura de riego)

Para *A. striata* también observamos una preferencia muy marcada hacia la vegetación de tipo matorral crasicaule con cardonal con 58% de frecuencia donde predominan las especies arriba mencionadas; aunque también se desarrolla en otros tipos de vegetación.

Finalmente, *A. xylonacantha* se presenta en distintos tipos de vegetación sin mostrar una preferencia muy marcada, ya que se desarrolla de manera frecuente (32.43%) en el tipo matorral submontano inerme pero también en matorral crasicaule con cardonal con 27.93% y con el predominio de las especies ya citadas (Figura 11).

En cuanto a los valores de  $\chi^2$  para los tipos de vegetación ( $\alpha = 0.05$  y  $gl = 8$ ), se encontraron diferencias significativas para *A. celsii albicans* con  $\chi^2 = 95.73$  ( $p < 0.005$ ) y para las especies restantes no observamos relación con la vegetación (Tabla 9).

**Tabla 9.** Valores de  $\chi^2$  de los parámetros ambientales registrados con las cinco especies de *Agave* en la Barranca de Metztitlán.

Parámetro	<i>A. celsii albicans</i> N= 26	<i>A. difformis</i> N= 129	<i>A. "hidalgensis"</i> N= 16	<i>A. striata</i> N= 50	<i>A. xylonacantha</i> N= 111
Elevación gl=9	14.98*	19.80*	8.94	7.42	17.12*
Orientación gl=4	5.39	1.37	1.39	0.53	1.41
Pendiente gl=5	6.90	1.37	5.45	3.53	1.48
Suelo gl=3	8.16	10.37*	6.99	1.97	8.91*
Vegetación gl=8	95.73**	15.88*	2.43	10.32	13.23

En estos casos \* $p < 0.05$  y \*\*  $p < 0.005$ , los restantes  $p < 0.1$

## 7. DISCUSIÓN

Estudios anteriores sugieren que la riqueza de especies endémicas del género *Agave* en México se debe principalmente a los hábitats tan heterogéneos que presenta el país (Rzedowski, 1978), los cuales difieren en clima, geología, suelos, topografía, altitud, etc; así como a las propiedades intrínsecas de este género (García-Mendoza, 2002). En este trabajo, se ha iniciado con la descripción de los factores ambientales como elementos que permiten la coexistencia de varias especies de agaves muy emparentados en la Barranca de Metztitlán.

### 7.1 Ubicación de sitios y obtención de frecuencias

Como se ha sugerido, las especies más cercanas filogenéticamente tienen una mayor superposición en el nicho por lo que en este estudio se evaluaron distintos parámetros en las cinco especies centrando nuestra atención en las tres especies más cercanas (*A. xylonacantha*, *A. difformis* y *A. "hidalguensis"*) que pertenecen al grupo *Marginatae* (*sensu* Gentry, 1982), en las que se esperaría una mayor sobreposición del nicho.

Se observó que dichas especies generalmente no se encuentran juntas en los mismos sitios y donde lo están, las densidades poblacionales de alguna de ellas se ve disminuida. La distribución y las frecuencias obtenidas, sugieren que efectivamente la comunidad de agaves de Metztitlán tienen una distribución espacial preferencial en ciertos hábitats.

La distribución obtenida para *A. difformis* y *A. xylonacantha* muestra que pueden establecerse en los mismos sitios (sobre todo al norte y centro de la Barranca); sin embargo, *A. difformis* tiene las mayores frecuencias. Al no poder competir con otra especie (o no resistir los efectos de los factores abióticos) se podría presentar su exclusión (Begon *et al.*, 1996) como tal vez suceda con *A. xylonacantha* en la parte sur de la Barranca, donde estuvo ausente.

Se corroboró que los sitios previamente reportados (Rocha, 2006) para *A. "hidalguensis"* en la Barranca son hacia el norte (al este), pero lo relevante de este trabajo es que se indican exactamente los sitios donde se encuentra, además de que puede coexistir con *A. difformis* y *A. xylonacantha*, aunque con frecuencias de ocurrencia muy inferiores.

Lo comentado anteriormente muestra algunas de las características del nicho que nos podrían ayudar a explicar la presencia de esta especie en la Barranca de Metztitlán, sin embargo tenemos que considerar que hay ejes del nicho no considerados en este estudio y que pueden ser importantes. Por ejemplo *A. striata* una especie que pertenece a un distinto grupo (Striatae), se encuentra en casi toda la Reserva (al igual que *A. difformis* y *A. xylonacantha*); sin embargo, ésta lo hace con frecuencias mucho menores. *A. striata* podría tener algún tipo de estrategia para evitar la competencia reproductiva, ya que los agaves muestran síndromes de polinización nocturnos con diferencias en tiempo de la producción de néctar, con excepción de ésta especie que produce néctar en baja cantidad por la mañana (Rocha *et al.*, 2005; Trejo, 2007).

Finalmente, en el caso de *A. celsii albicans*, los reportes previos indican que en algunas zonas se le encuentra asociado o aledaño a las poblaciones de *A. xylonacantha* (Sánchez-Mejorada, 1978; Gentry, 1982; Rocha, 2006) y en este estudio se comprobó que efectivamente ambas se encuentran en ambientes similares. Sin embargo, también comparte sitios de distribución con *A. difformis*, con la diferencia de que estas dos especies se desarrollan en altas frecuencias en la parte oeste mientras que *A. celsii albicans* prácticamente no se presenta.

Habría que analizar si esta especie ha sido rara históricamente o que algún cambio ambiental ha reducido sus poblaciones recientemente (Rabinowitz, 1981; Falk *et al.*, 1991) antes de invocar a la competencia. En la práctica, las características que podríamos emplear para hacer los análisis de rareza son el éxito reproductivo, la biología de la polinización, la habilidad competitiva, la variación fenotípica y la variación genética (Bevill y Louda, 1999).

## 7.2 Agrupamiento entre pares de especies

En la naturaleza todas las interacciones son multispecíficas; pero metodológicamente se justifica el tratar de entender primero los fenómenos más simples y menos comunes para pasar después a los más complejos y usuales; es decir, tratar de interpretar lo global en términos de lo local. Por otro lado, los casos para los que se cuenta con más datos cuantitativos y una mejor comprensión de la historia natural descriptiva, son las interacciones biespecíficas (Krebs, 1985).

Los resultados obtenidos en este estudio, entre pares de especies, indican que todas las especies están asociadas positivamente; sin embargo, las frecuencias de algunas de ellas se ven disminuidas (como lo explicamos en el apartado anterior), ésta disminución en las tasas de crecimiento debe ser a causa de que la oferta de algún recurso común (espacio, nutrientes, luz, etc.) sea limitada, por lo que, a altas densidades de población, una cierta proporción de individuos de las especies queda sin alcanzar una cantidad óptima del recurso. De igual forma hay que considerar que para las plantas el espacio se puede convertir en un recurso potencialmente limitante, si lo que limita la actividad de los organismos es su amontonamiento físico, a pesar de que los recursos sean abundantes (Begon *et al.*, 1996). Así, estas plantas que compiten se ven adversamente afectadas por la presencia de las plantas próximas (al parecer la mayor competencia estaría entre *A. "hidalgensis"* vs. *A. striata*, como veremos más adelante), ya que la zona de la que extraen los recursos (luz, agua, nutrientes) se solapa con la "zona de privación de recursos" de las plantas vecinas, dificultando la obtención de sus propios recursos.

Los estadísticos obtenidos entre pares de especies también sugieren que en todos los casos existe asociación positiva, sobresaliendo particularmente *A. xylonacantha* vs. *A. striata*, las cuales presentan el mayor valor de asociación. En este caso tendríamos que considerar otros ejes para saber en qué parte se da la diferenciación de los nichos que permite la coexistencia de los competidores (Kingsland, 1985).

En cambio, para el caso de *A. xylonacantha* vs. *A. difformis* que también presentan un valor alto de asociación proponemos que son especies relativamente equivalentes (del mismo grupo) presentando muchas características básicas en común. Algunos modelos basados en diversos mecanismos del proceso competitivo, predicen que la evolución conduce a nichos más ampliamente espaciados, o a nichos empaquetados de un modo más ajustado (Abrams, 1990); la utilización diferencial se notará como en este caso por una diferenciación de microambientes entre las especies o incluso en una diferenciación en la distribución geográfica.

Alternativamente, los reportes previos de Rocha (2006) y Trejo (2007) indican que los murciélagos son el polinizador más importante para todas las especies, excepto para *A. striata* lo que muestra una cierta ventaja para ésta especie al no competir por los murciélagos ya que tiene otros polinizadores y por lo tanto puede coexistir con *A. difformis*; es decir, que entre estas

especies podría haber repartición de recursos; lo que contribuye a disminuir las interacciones competitivas y mantener su coexistencia.

Finalmente, para *A. striata* con *A. "hidalgensis"* en las que no hay ningún tipo de asociación, puede ocurrir que para estas dos especies los nichos están diferenciados en base a las condiciones, es decir que estas especies pueden utilizar precisamente los mismos recursos; pero su capacidad para hacerlo está influida por las condiciones ambientales (Begon *et al.*, 1996). Y si responden de forma diferente a estas condiciones, entonces cada una de ellas puede ser competitivamente superior en diferentes ambientes (crecer a diferente nivel de altitud). También hay que tener en cuenta que el tamaño corporal es importante en plantas ya que refleja la relación entre el organismo y el medio, particularmente para agaves el tamaño de la roseta resulta ser muy importante para la reproducción (existen teorías sobre estrategias de vida y semelparidad que se basan en el tamaño al que las plantas "deciden" reproducirse debido al costo beneficio de reproducirse o de esperar la reproducción).

Rocha (2006) reporta una separación en los tamaños de las cinco especies (siendo *A. "hidalgensis"* la de mayor tamaño), lo que sugiere un uso diferencial de los recursos. Las dos especies con valores más altos de diversidad son *A. celsii albicans* y *A. striata* (Rocha, *et al.*, 2005; Rocha, 2006), las cuales son las de menor tamaño y esto presumiblemente también afecta la duración de su ciclo de vida, ya que presentan un ciclo reproductivo más corto que el resto de las especies estudiadas.

Aún con los resultados obtenidos es necesario evaluar al menos dos de las alternativas que expliquen la coexistencia de los agaves (particularmente en la Barranca de Metztillán), por un lado las especies pudieron colonizar la zona y por medio de la diferenciación ecológica de nicho ha sido posible su coexistencia; o, por otro lado la Barranca es un centro de especiación muy importante para el subgénero *Litsea*. Sin embargo, la manera más directa de probar la competencia es con experimentos de campo, en donde se remueve o agrega una especie a una comunidad y se monitorea la respuesta de las demás especies (Begon, 1996), lo cual es muy complicado en especies de ciclos de vida largos y crecimiento lento como los agaves.



### 7.3 Preferencia de hábitat

Los reportes previos (García-Mendoza, 1995; Tambutti, 2002; Rzedowski, 1968) indican que los agaves se distribuyen en diversos biomas y en sitios donde llegan a dominar en la vegetación. Aunque se ha reportado correlación latitudinal o longitudinal con la diversidad genética para algunas especies, de forma general para el género *Agave* no se ha encontrado una correlación significativa que indique un gradiente geográfico (Good-Ávila *et al.*, 2006; Rocha, 2006; Scheinvar, 2008). Davies y Snaydon (1976) y Grubb (1977) indican que el microambiente en que habitan las plantas puede cambiar dramáticamente en una distancia geográfica relativamente corta; al estudiar de un modo más fino la distribución de los agaves, los datos revelan claras diferencias en la forma de explotar los recursos y por lo tanto los nichos de las especies de *Agave* pueden resultar diferentes, como describimos a continuación.

#### 7.3.1 Altitud

Al analizar la preferencia de hábitat de los agaves se corroboró lo reportado por Sánchez-Mejorada (1978) y Rocha (2006) en cuanto a que los agaves tienen una distribución espacial preferencial a ciertos microhábitats. Sin embargo, los datos obtenidos muestran que las altitudes medias (entre 1288-1417) son las que presentan las mayores frecuencias, sobretodo para *A. difformis*, *A. "hidalguensis"* y *A. striata*.

Aún cuando los estadísticos demostraron que la altitud es un factor que se relaciona con la distribución de *A. difformis* y de *A. xylonacantha*, debe considerarse que la altitud es un gradiente ambiental particularmente complejo, ya que puede incluir a su vez los de temperatura, lluvia, viento, humedad, etc (Krebs, 1985). Así tenemos, por ejemplo, que la floración es asincrónica (ocurre en distintos momentos) en estas especies de *Agave* y por lo tanto podríamos descartar la temperatura como un factor limitante de su distribución.

Por otro lado, en un contexto geográfico, principalmente en función de la precipitación se ha relacionado como el factor principal que causa el reclutamiento episódico en plantas leñosas de ambientes áridos, como en las cactáceas (Bustamante, 2003). Y, consecuentemente, se supone que la estructura de edades o de tamaños de una población refleja los años o periodos favorables para el establecimiento de individuos; lo que podría explicar que *A. celsii albicans* y *A. "hidalguensis"* sean las especies con menor número de individuos al presentarse en sitios más particulares.

### 7.3.2 Aspecto

Autores como Romero (2006) señalan que la topografía es muy importante para el establecimiento de la vegetación y que hay especies de cactáceas (como *Astrophytum myriostigma*) que tienen un mayor desarrollo en laderas este-oeste pues permiten una mejor captación de luz. Contrariamente a esto, los agaves en la Barranca de Metztitlán se distribuyen preferentemente en laderas sur aunque pueden presentarse en menor medida en las demás exposiciones, estos datos concuerdan con reportes previos (Sánchez-Mejorada, 1978; Gentry, 1982; Rocha, 2006) que indican que los agaves se presentan en sitios con radiación solar intensa.

Esto puede explicarse debido a que los agaves presentan adaptaciones a ambientes áridos; en los bordes de las hojas la mayoría de las plantas tienen dientes córneos casi siempre con espina terminal que disminuyen el área de transpiración o la forma de las hojas que disminuye el área expuesta a la radiación y dirige el agua hacia el centro de la planta (García-Mendoza, 1998, 2007).

O probablemente, esta tendencia de los agaves a crecer en laderas al sur tenga relación con su biología reproductiva, son especies perennes y monocárpicas que viven muchos años y crecen lentamente. De modo que invierten la mayor parte de la energía, el agua y los nutrientes que obtienen de su medio en la construcción de tejidos fotosintéticos y muy particularmente, en un esfuerzo reproductivo que requiere incluso de décadas de crecimiento (Challenger, 1998). De igual forma puede ser que las altas inflorescencias de los agaves, surgieran evolutivamente como mecanismo para elevar las flores y frutos más allá del alcance de los grandes herbívoros, permitiendo así que las aves y murciélagos polinicen las flores y consuman sus frutos (Gentry, 1982; García-Mendoza, 1998, 2007; Challenger, 1998).

Así, tenemos que los resultados estadísticos muestran que el aspecto no es el factor que determina la distribución de los agaves, excepto *A. celsii albicans* que prefiere laderas norte. *A. celsii albicans* manifiesta los tres aspectos básicos de la rareza, como son la restricción de hábitat donde se presenta, su escasa distribución y su baja abundancia local, lo cual tal vez la "lleva a enfocar" su gasto energético hacia el éxito reproductivo y depender de la eficiencia de los polinizadores en mayor medida que las especies de *Agave* restantes. De igual manera habría que considerar otras causas (además de las ambientales) para explicar este

comportamiento como su genética, su historia evolutiva, biología reproductiva, estrategias del ciclo de vida e incluso eventos estocásticos (Fiedler y Ahouse, 1992).

### 7.3.3 Pendiente

En este estudio encontramos que los agaves se distribuyen con mayor frecuencia en laderas con pendientes desde muy inclinadas a sitios abruptos (con 8-16° o más). La pendiente influye sobre otras variables ambientales como la distribución de agua, la topografía y las características del suelo. La disponibilidad de agua también tiene influencia en la distribución de las comunidades de plantas en ambientes semiáridos (Russo, 2005); un terreno inclinado en tal ambiente con pocos procesos pluviales resulta en cambios significativos sobre la humedad del suelo en distancias cortas; y puede haber cambios importantes en la fertilidad del suelo por la pendiente.

Romero (2006) reporta que la cactácea *Astrophytum myriostigma* es sensible a gran cantidad de agua, por lo que su hábitat idóneo de distribución sería aquel con buen drenaje de manera que no se retenga el agua por mucho tiempo; consideramos que lo mismo ocurre con estas cinco especies de *Agave* que se desarrollan en sitios muy inclinados o abruptos y así evitan la acumulación excesiva de agua, aunque se ha reportado que *A. celsii albicans*, por ejemplo, requiere de alta humedad por lo que se le encuentra en zonas bajas y medias de la Reserva (Sánchez-Mejorada, 1978; CONANP, 2003; Rocha, 2006); de igual forma dichos autores reportan que *A. "hidalguensis"* se presenta en lomeríos húmedos aunque esto no concuerda totalmente al tener registros de que crece hacia las zonas con altitudes medias.

Así, los agaves compiten entre sí (por ejemplo) por polinizadores (Rocha *et al.*, 2005; Trejo, 2007) tomando en cuenta las condiciones ambientales que los rodean, es una zona semidesértica y los recursos para las especies nectarívoras son escasos en todas las épocas.

A pesar de que algunos autores (Sánchez-Mejorada, 1978; Gentry, 1982; CONANP, 2003; Rocha, 2006) reportan para estas cinco especies de *Agave* de manera general algunas características ambientales, no había hasta este estudio, datos precisos que indiquen los rangos medios de inclinación de pendiente (y de los distintos factores ambientales) que ocupan estos agaves; cabe aclarar que los datos estadísticos obtenidos en este trabajo no señalan a la inclinación de pendiente como el factor ambiental que determina la distribución de los agaves.

### 7.3.4 Suelos

Según Rzedowski (1978) el tipo de suelo es uno de los factores más importantes en la determinación de la distribución geográfica de las plantas; aparentemente las características macroambientales parecen homogéneas, pero el microambiente en que las plantas habitan puede cambiar drásticamente en una distancia geográfica relativamente corta (Davies y Snaydon, 1976; Grubb, 1977); algunas variables ambientales como las condiciones edafológicas pueden causar cambios en la estructura y densidad de las poblaciones y las comunidades (McAuliffe, 1991; Witkowski y O'connor, 1996).

La topografía y las características del suelo, influyen considerablemente en la estructura y en la composición de especies, pues redistribuyen la lluvia en el terreno y modifican los patrones de almacenamiento de agua dentro del suelo (Shreve, 1951 citado en Challenger, 1998). En este contexto, los suelos jóvenes, rocosos y poco intemperizados, permiten en general una utilización de agua más rápida que los suelos aluviales, viejos e intemperizados, ya que estos últimos poseen una textura arcillosa que se presta más para el escurrimiento superficial. Por lo tanto a pesar de que los suelos arenosos y rocosos suelen ser relativamente inhóspitos para el crecimiento de las plantas de otras zonas ecológicas, en las regiones áridas suelen sustentar las comunidades con mayor biomasa (Rzedowski, 1978).

Aunque los resultados obtenidos muestran que los agaves pueden coexistir en distintos tipos de suelo según la especie. *A. celsii albicans*, *A. striata* y *A. xylonacantha* se presentan en suelos areno-arcillosos (Fluvisol-Fozem), mientras que *A. difformis* y *A. xylonacantha* se desarrollan principalmente en los arcillosos (Rendzina, Vertisol, Luvisol), para los dos casos tendríamos que la competencia centra los efectos competitivos dentro de las especies y no entre las especies (Begon *et al.*, 1996). Adicionalmente, tendríamos que considerar que la incidencia de especies raras (*A. "hidalguensis"* y *A. celsii albicans*) dependen tanto de las características del hábitat como de su nivel de plasticidad o de la tolerancia a cambios ambientales (Hubbell y Foster, 1986; Andersen, 1989).

No obstante lo anterior, los resultados estadísticos para los tipos de suelo muestran diferencias significativas para *A. celsii albicans* y para *A. xylonacantha* que se desarrollan principalmente en suelos areno-arcillosos (Fluvisol-Fozem) que les permiten la utilización más rápida del agua; en cambio *A. difformis* se desarrolla principalmente en suelos arcillosos (Rendzina-Vertisol-

Luvisol) que no les permiten utilizar el agua de la misma manera; las demás especies no muestran asociación con este factor ambiental.

### 7.3.5 Vegetación

Las zonas ecológicas árida y semiárida se caracterizan por presentar una menor productividad y diversidad florística que otras (como selvas y bosques), sin embargo son centros muy importantes de endemismos (Challenger, 1998). Se cree que la flora de estas zonas evolucionó rápidamente, formando nuevas especies y se diferenció dando origen a las agrupaciones regionales modernas (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998), lo que explicaría la gran diversidad y el alto grado de endemismos que se observan actualmente (Gentry, 1982). Además del alto grado de endemismo, en las zonas áridas de México se ha reportado especiación explosiva en varias familias como Cactaceae, Poaceae y Asteraceae (Toledo y Ordóñez, 1993) y más recientemente en Agavaceae (Rocha, 2006).

Muchos ecosistemas del matorral xerófilo están dominados, ya sea en términos de su cobertura o de su aspecto por plantas suculentas perennes de las familias Cactaceae, Crassulaceae o Agavaceae, estas comunidades en conjunto se conocen como matorral crasicaule. Rzedowski (1978) identifica tres variantes principales de éste (el cardonal o tetechera, las nopaleras y la tercera compuesta por matorral rosetófilo). La Barranca de Metztitlán presenta en general estos tres tipos de comunidades del matorral crasicaule; pero Sánchez-Mejorada (1978), Rzedowski (1994) y CONANP (2003) la describen como una zona de gran diversidad en plantas suculentas.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que los agaves pueden desarrollarse en distintos biomas, como lo reportan otros autores (García-Mendoza, 1995; Tambutti, 2002; Rzedowski, 1998). En cuanto a las cinco especies estudiadas encontramos que algunas (*A. celsii albicans*, *A. difformis* y *A. xylonacantha*) se pueden presentar en distintos tipos de vegetación, tanto en matorral submontano-inérme como en matorral crasicaule con cardonal donde muestran frecuencias altas. A diferencia, *A. "hidalguensis"* y *A. striata* muestran una preferencia clara (43.75% y 58%, respectivamente) por la vegetación matorral crasicaule con cardonal; esto puede explicarse debido a que posiblemente las plantas tienen necesidades muy similares de los mismos recursos potencialmente limitados y existe aparentemente menos margen para la distribución de los recursos.

Sin embargo, los estadísticos obtenidos muestran diferencias significativas sólo para *A. celsii albicans* que crece preferentemente en la vegetación con agricultura de riego y también se presenta con frecuencias altas en selva baja caducifolia (donde sobresalen especies como: *Bursera morelensis*, *Tillandsia usneoides*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus dumortieri*, *Acacia* sp., etc.) y para las especies de *Agave* restantes no hay ninguna relación de su distribución con el tipo de vegetación.

La utilización diferencial de los recursos se nota en este caso por una diferenciación de microhábitats entre las especies o incluso en una diferenciación en la distribución geográfica; Grubb (1977) propone que el "nicho por regeneración", es el modo principal de diferenciación de nicho en las plantas, según el cual las plantas coexisten por la diferencia en requerimientos para su regeneración (fenología, producción de semillas, dispersión, germinación y desarrollo).

Por todo lo anterior suponemos que esta capacidad de los agaves de desarrollarse y coexistir con estas agrupaciones de plantas puede deberse a que las plantas de los ambientes áridos tienen diversas características, en lo que se refiere a su forma y ciclo de vida, como resultado de una amplia variedad de adaptaciones morfofisiológicas que adquirieron evolutivamente en respuesta a la aridez extrema y otras formas de presión selectiva (Challenger, 1998).

Por ejemplo, algunas de esas adaptaciones consisten en modificaciones foliares para evitar la evapotranspiración a través de la superficie de las hojas; otras plantas han adaptado un mecanismo de conservación de agua, para que la planta viva y crezca aunque la humedad del suelo sea en ocasiones extremadamente baja (la succulencia). La mayoría de las plantas suculentas (incluso todos los cactoides y especies de *Agave*), tienen otra adaptación que les permite conservar el agua; se le denomina la vía del metabolismo ácido de las crasuláceas (fotosíntesis CAM) (Challenger, 1998).

Además de las adaptaciones a la sequía, muchas plantas tienen otras contra la intensa radiación solar, así, muchas especies de cactus protegen sus meristemas apicales contra las lesiones tisulares, mediante la presencia de espinas tiernas o de tricomas con aspecto de algodón, los cuales por ser blancos o de color claro, reflejan una buena parte de la radiación solar; entre las especies con estas adaptaciones en Metztitlán destaca el cacto endémico *Cephalocereus senilis* (viejito), o *Echinocactus platyacanthus*, cuya protección consiste en una capa corta y compacta de tricomas blancos. Asimismo, para evitar el sobrecalentamiento, al

mismo tiempo que se expone una superficie fotosintética para captar los rayos solares, muchas especies de *Opuntia* orientan sus cladodios en cierto ángulo respecto al sol, a veces mostrando un claro azimut preferencial (Cano-Santana, *et al.*, 1992).

De igual forma, puede ser que las altas inflorescencias de *Agave sp.* surgieran evolutivamente un mecanismo para elevar las flores y los frutos lejos del alcance de los grandes herbívoros, permitiendo así que las aves y los murciélagos polinizaran las flores y consumieran los frutos; tanto *Yucca* como *Agave* defienden sus hojas perennes mediante espinas, y muchas leguminosas leñosas lo hacen mediante púas y espinas para proteger su follaje contra los herbívoros, al mismo tiempo que la presencia de metabolitos secundarios (alelopatía) en sus hojas hace que éstas les resulten desagradables o tóxicas a los herbívoros menores, como los insectos (Janzen, 1986). Casi todas las plantas de *Agave* florecen una sola vez y luego mueren, por lo tanto tienen que aprovechar al máximo su única oportunidad reproductiva; para garantizar la polinización de sus flores, la mayoría de los agaves producen sus ostentosas flores, de color casi siempre amarillo o blanco, en tallos muy altos que se elevan por encima del dosel abierto de la vegetación. A pesar del extraordinario gasto de energía y nutrientes que las especies de *Agave* destinan a su floración, su éxito no está garantizado automáticamente; por lo tanto, antes de morir varias especies recurren a la reproducción vegetativa, a forma de asegurarse, para producir hijuelos en su base, otras especies (por ejemplo, *Agave macroacantha* endémico del desierto de Tehuacán) producen hijuelos mediante la formación de "bulbilos", es decir, plántulas que se forman en los nodos de la inflorescencia (Arizaga y Ezcurra, 1995).

Existen otros factores que permiten (o en algunos casos propician) la coexistencia entre distintas especies de estas comunidades, suculentas inermes como *Echeveria sp.*, que generalmente sólo crecen en terrenos muy rocosos o disparejos o en acantilados de piedra, donde es difícil que los grandes herbívoros tengan acceso a ellas; por el contrario especies leguminosas como el mezquite (*Prosopis juliflora*) o el huizache (*Acacia sp.*) están adaptadas a la dispersión de sus semillas por los herbívoros; o incluso se puede presentar la asociación entre plantas herbáceas y algunas plántulas e individuos juveniles de algunos cactus crecen de preferencia bajo ciertas especies de arbustos (plantas nodrizas) (Valiente-Banuet, 1988).

Los murciélagos son importantes polinizadores de los cactus columnares, y se ha propuesto que la floración de las distintas especies de esas plantas se sincroniza para coincidir con la migración anual de varias especies de murciélagos, esto proporciona a los murciélagos una abundante fuente de alimento y garantiza el éxito reproductivo de los cactus. El ocotillo (*Fouquieria sp.*) tiene una fenología secuencial similar, pero ésta especie sincroniza su floración con la migración de los colibríes, con adaptaciones perfectas de sus flores tubulares con nectarios basales (MacMahon, y Wagner, 1985).

Finalmente, el objetivo de describir algunos aspectos del nicho de los agaves fue reconocer qué partes pueden permitir la coexistencia entre ellas; sin embargo, no podemos hablar de coexistencia o competencia y menos de que tipo es ésta hasta que no se realicen experimentos de exclusión y de competencia, lo cual es difícil considerando la complejidad de estas comunidades y las distintas estrategias, biología reproductiva y ciclos de vida que cada una presentan. Lo importante en este estudio fue el lograr establecer nuevas poblaciones de *Agave* para investigaciones posteriores en la zona, además de conocer algunas de las características ambientales en que se desarrollan estas especies; y que los resultados de este trabajo muestran que la orientación y pendiente no están relacionadas con la distribución de estas cinco especies de *Agave*, en cambio la altitud, el tipo de suelo y vegetación sí tienen relación con la presencia de los agaves en la Barranca de Metztlán.

#### **7.4 La importancia del uso de los SIG's**

Pudimos comprobar la importancia del uso de las herramientas informáticas disponibles, especialmente los programas de bases de datos y los Sistemas de Información Geográfica, los cuales facilitan enormemente la recopilación y cartografía de la información biológica (Davies, 1994; Margules y Austin, 1994; Miller, 1994). Los SIG's, son herramientas que pueden proveernos de información valiosa en este sentido y son muy útiles en las investigaciones. En el estudio de la biodiversidad permiten representar cartográficamente la distribución y la abundancia de las especies tanto a nivel regional como nacional (Burrough, 1987); y este "mapeo" de la biodiversidad facilita el reconocimiento de las regiones donde es prioritario establecer un programa de conservación, apoya las investigaciones para el aprovechamiento de los recursos naturales y los estudios sobre aquellas regiones donde la información biológica es escasa (Maurer, 1994).



Son innumerables y diversos los tipos de programas de SIG's, algunos como ArcExplorer son incluso gratuitos, aunque su capacidad sea muy escasa (no son más que visualizadores), otros como ESRI ArcView (que es la herramienta SIG más conocida en el mundo dadas sus avanzadas capacidades de visualización, consulta y análisis de información geográfica, además de las herramientas de integración de datos desde todo tipo de fuentes). Específicamente en este caso trabajamos con IDRISI versión Kilimanjaro, ya que utiliza mapas basados en celdillas (rasters) y por las ventajas que tiene: relativamente barato, poder analítico y de manejo muy accesible.

Muchas disciplinas se han beneficiado de la tecnología basada en los SIG y sabemos que cuando se cuenta con mejor información, es posible tomar mejores decisiones; esto es igual para un SIG como para otros sistemas de información. Un SIG, sin embargo, no es un sistema automático de toma de decisiones, pero es una herramienta para consultar, analizar y mapear datos como soporte del proceso de toma de decisiones. La información puede presentarse claramente en la forma de un mapa y un informe respectivo, permitiendo a quienes toman decisiones, enfocarse en los temas reales, más que en tratar de entender los datos.

El producto cartográfico final resultante puede estar tanto en formato digital como impreso. El uso conjunto que en determinados SIG se dá de potentes técnicas de análisis espacial junto con una representación cartográfica profesional de los datos, hace que se puedan crear mapas de alta calidad en un corto periodo de tiempo.

## 8. CONCLUSIONES

1. *A. difformis* y *A. xylonacantha* se distribuyen en el norte, centro y oeste la Barranca de Metztitlán. Mientras *A. "hidalguensis"* se encuentra al norte y oeste de la zona.
2. *A. striata* también se distribuye a lo largo de toda la Reserva, aunque en frecuencias menores. *A. celsii albicans* comparte sitios de distribución con *A. xylonacantha* y *A. difformis*, sin embargo ésta se desarrolla en las zonas este y oeste en muy bajas frecuencias.
3. La asociación entre pares de especies resultó positiva en todos los casos, sobresalen particularmente *A. xylonacantha* vs. *A. striata*. *A. "hidalguensis"* vs. *A. striata* son las únicas que no muestran asociación entre sí (tal vez la diferencia en el tamaño de los individuos o su estrategia reproductiva les permite coexistir).
4. La caracterización de hábital muestra que los agaves se encuentran preferentemente en laderas con exposiciones Sur, en elevaciones promedio de 1343.5 msnm, con pendientes promedio de 15.22 grados (sitios muy inclinados). El tipo de suelo predominante es de la categoría formada por Fluvisol-Feozems (suelos areno-arcillosos, poco profundos), ricos en materia orgánica y nutrientes. La vegetación en la que se desarrollan es matorral crasicaule con cardonal con presencia de especies como *C. senilis*, *S. dumortieri*, *O. imbricata*, *Hechtia* sp., *M. geometrizans*, *P. julliflora*, entre otras.
5. El aspecto y la pendiente no determinan la distribución de ninguna de las especies de *Agave* en Metztitlán.
6. La elevación tiene correlación solo con la presencia de *A. difformis* y *A. xylonacantha*, hacia las zonas con elevaciones medias (1150-1400 msnm).
7. El tipo de suelo mostró relación con *A. celsii albicans* y *A. xylonacantha* por su clara preferencia por suelos arenoso-arcillosos (Fluvisol-Feozem) que les permiten una utilización más rápida de agua y para *A. difformis* que se desarrolla en suelos arcillosos (Rendzina-Vertisol-Luvisol).
8. El tipo de vegetación aparentemente está asociada a la distribución sólo de *A. celsii albicans* que se desarrolla preferentemente en agricultura de riego y selva baja caducifolia.
9. Aparentemente *A. celsii albicans*, *A. difformis* y *A. xylonacantha* son las especies más sensibles al ambiente, ya que relacionan su presencia con dos factores ambientales.
10. Las variables de mayor peso para la distribución y la frecuencia de los agaves sugerimos que son la elevación, el tipo de suelo y la vegetación asociada.

## 9. PERSPECTIVAS

- ⇒ Evaluar otras alternativas (bióticas o abióticas) que expliquen la coexistencia de los agaves y particularmente en la Barranca de Metziltlán.
- ⇒ Es conveniente realizar experimentos de campo como una forma directa de probar la coexistencia, aún cuando esto es muy complicado en especies de vida larga y crecimiento lento como los agaves.
- ⇒ Conjuntar la información de estudios demográficos para poder evaluar si la coexistencia es estable o inestable.
- ⇒ Por otro lado, los datos obtenidos servirán como base para realizar junto con otros parámetros ambientales (o ejes del nicho), simulaciones por computadora.
- ⇒ Uno de los objetivos de este estudio fue el establecer nuevos sitios con poblaciones de *Agave* dentro de la Reserva siguiendo un tipo de muestreo “prácticamente al azar”; sin embargo, éste muestreo se considera impráctico para trabajos realizados en áreas con topografía muy accidentada como la Barranca de Metziltlán.
- ⇒ Por lo anterior se propone realizar estudios similares, que incluyan sitios específicos dentro la zona o incluso mediante el uso de cuadrantes.
- ⇒ Estudiar las especies de *Agave* de manera individual y más detallada con los distintos parámetros ambientales e incluso se pueden considerar características físico-químicas de los microhábitats
- ⇒ Finalmente, sería conveniente evaluar las Interacciones de los agaves con otros organismos como los herbívoros o depredadores y aprovechar la Información que ya se tiene en cuanto a polinizadores (murciélagos, aves, colibríes, abejas; etc).

## 10. ANEXOS

Anexo 1 Mapas de distribución de las especies de Agave en la Barranca de Metztitlán.

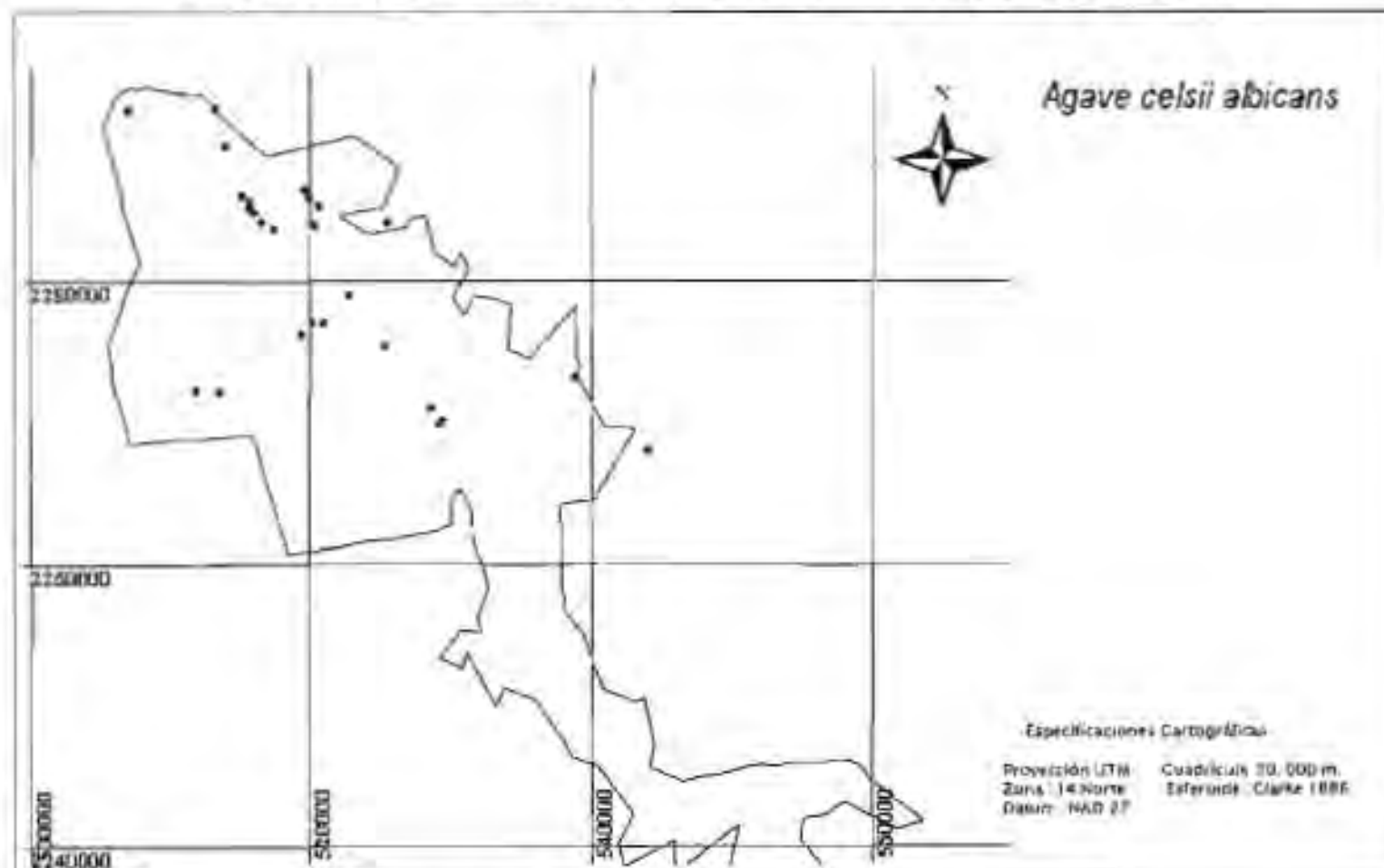


Figura 12. Distribución de *Agave celsii albicans* en la Barranca de Metztitlán.

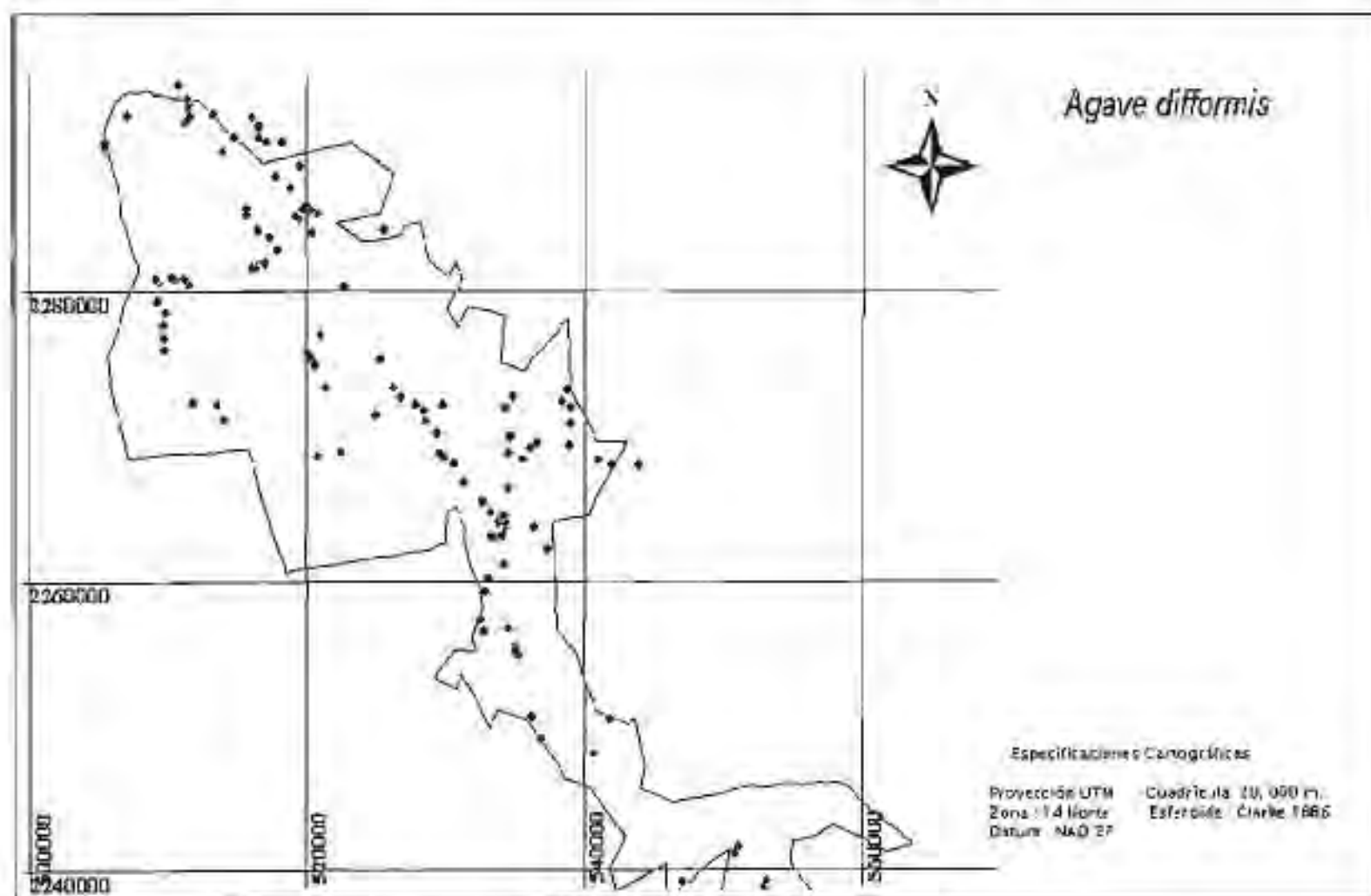


Figura 13. Distribución de *Agave difformis* en la Barranca de Metztitlán.

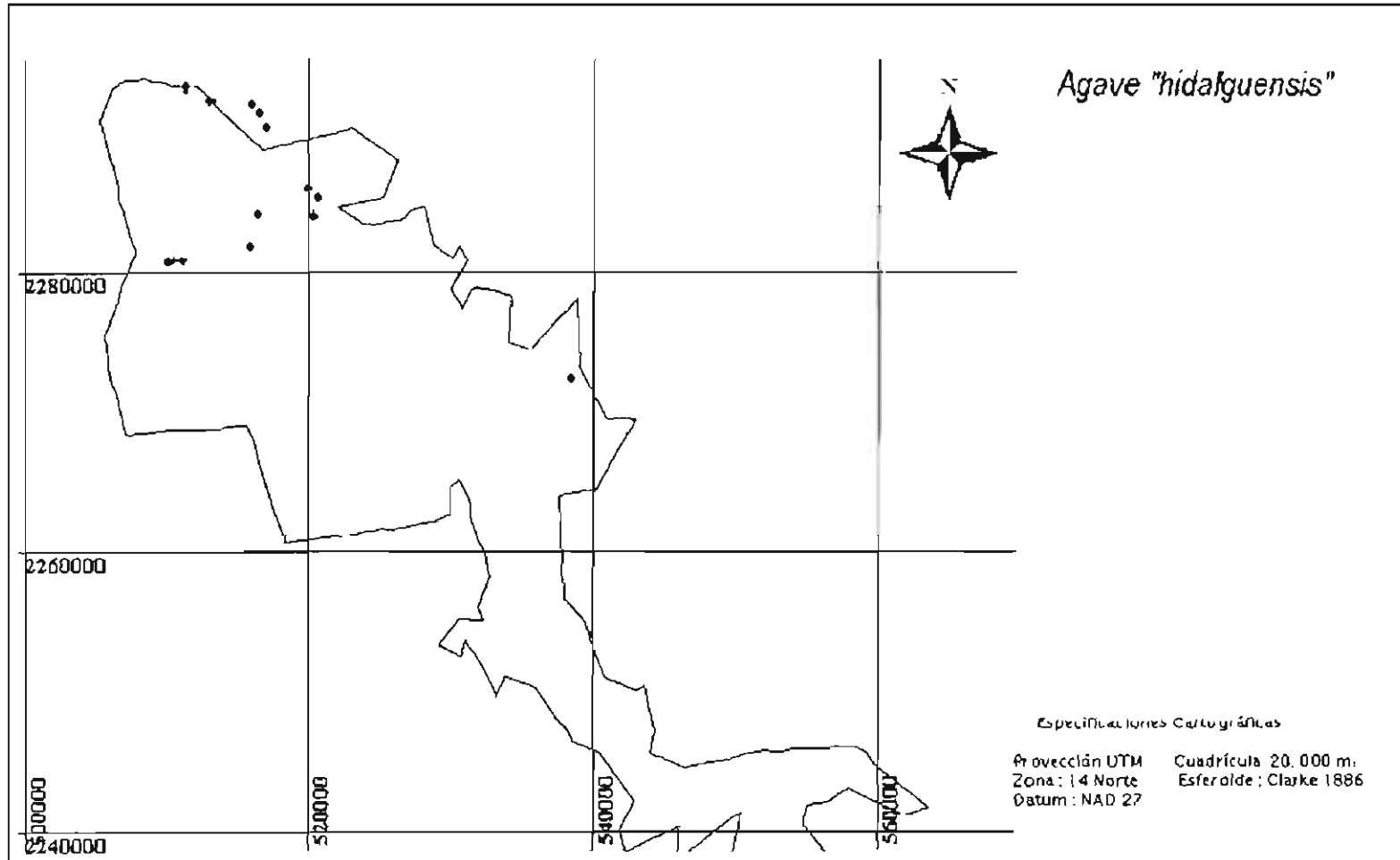


Figura 14. Distribución de Agave "hidalgensis" en la Barranca de Metztitlán.

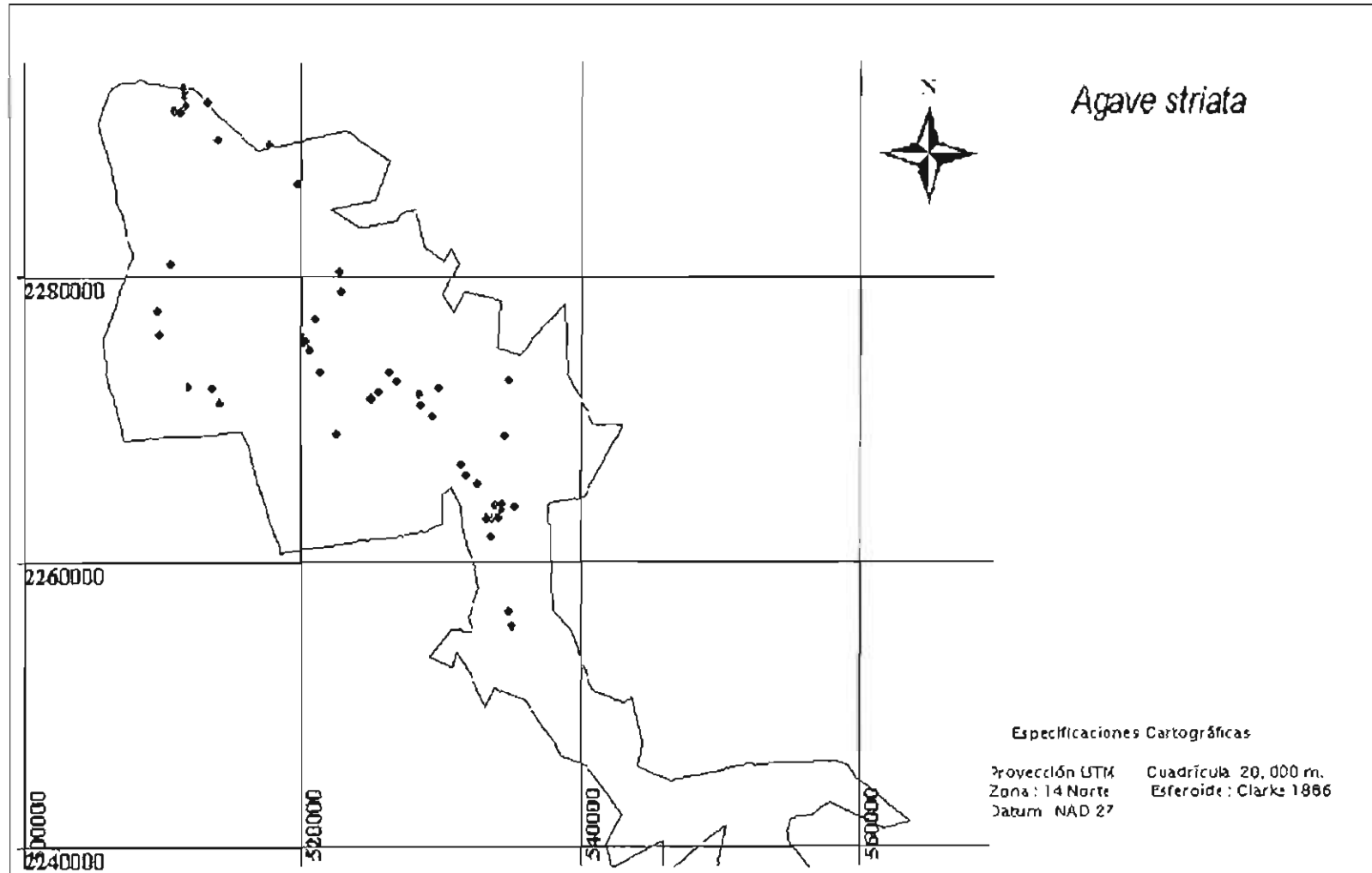


Figura 15. Distribución de *Agave striata* en la Barranca de Metztitlán.



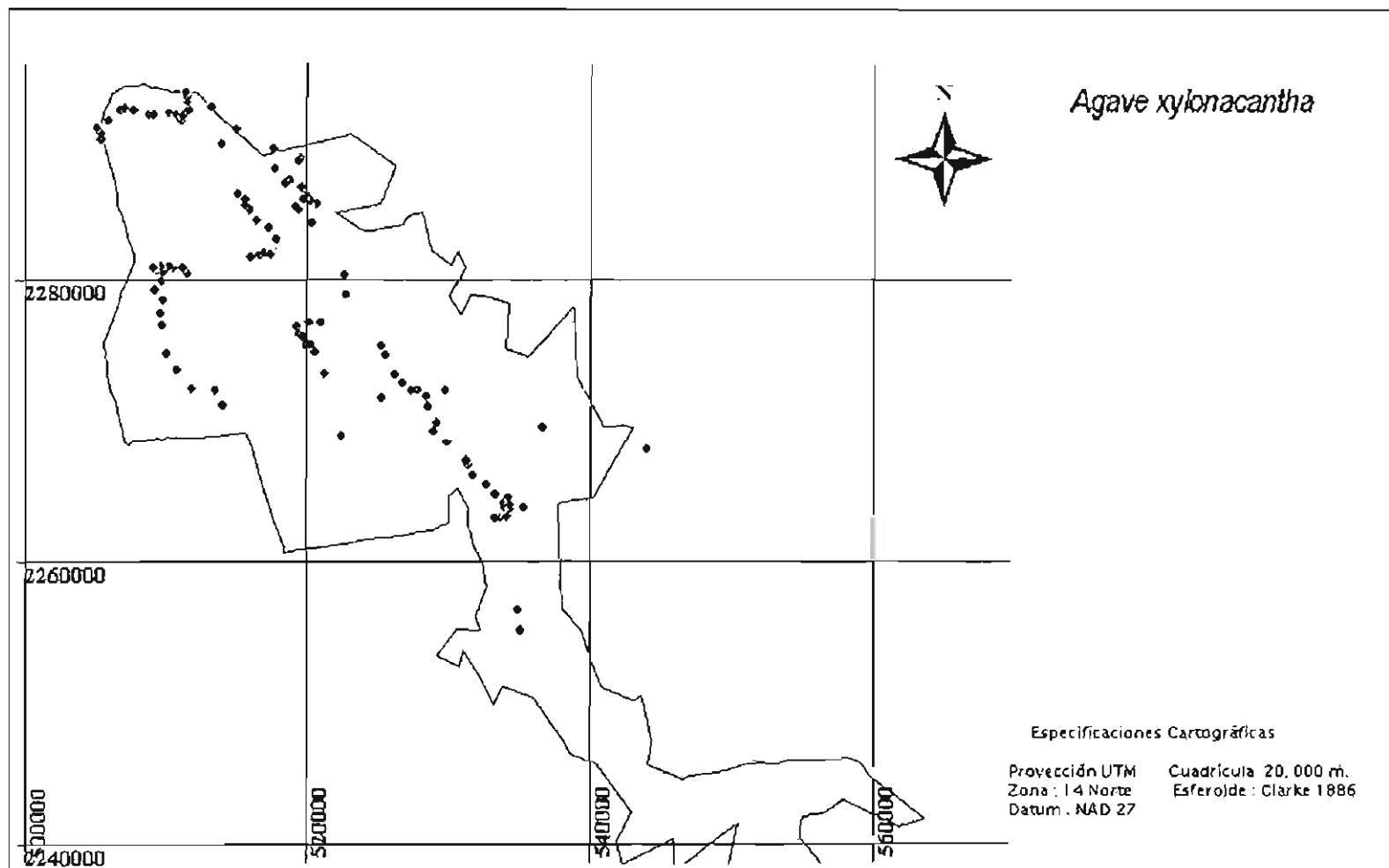


Figura 16. Distribución de *Agave xylonacantha* en la Barranca de Metztitlán.

**Anexo 2. Listado Florístico: Especies asociadas al género Agave en Metztlán**

FAMILIA	ESPECIE		Nombre común
Agavaceae	<i>Agave americana</i>	Gentry	"agave pulquero"
	<i>Agave angustifolia</i>	(Salm-Dyck) Gentry	"maguey espadín"
	<i>Agave applanata</i>	K. Koch ex Jacobi	
	<i>Agave celsii albicans</i>	Hook (Jacobi)	"maguey de peña"
	<i>Agave difformis</i>	Berger	
	<i>Agave garciae mendozae</i>	Galván & Hernández	
	<i>Agave "hidalgensis"</i>		
	<i>Agave lechugulla</i>	Torr.	"lechugulla" o "ixtle"
	<i>Agave sp.</i>		"agave pulquero"
	<i>Agave striata</i>	Zuccarini	"espadín" o "sololito"
	<i>Agave xylonacantha</i>	Salm-Dyck	"agave de istle"
	<i>Yucca sp.</i>		"yuca-palma"
Anacardiaceae	<i>Pseudosmodium multifolium</i>	Rose	"chameca"
	<i>Schinus molle</i>	(L.)	"pirul"
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra L. f. actifolia</i>	(Polr.) Woodson	"rosa blanca" o "flor de mayo"
Asteraceae	<i>Baccharis conferta</i>	Kunth	"escoba o jarilla"
	<i>Cosmos sp.</i>		"cosmos"
	<i>Tagetes sp.</i>		"moringol"
Betulaceae	<i>Alnus sp.</i>		"alle"
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i>	(L.) Juss ex H. B. & K.	"tronadora"
Brassicaceae	<i>Erysimum capitatum</i>	(Dougl.) Greene	"flor de mariposa o paracata"
Bromeliaceae	<i>Hechtia sp.</i>		"guapilla"
	<i>Tillandsia usneoides</i>	(L.) L.	"heno o palste"
Burseraceae	<i>Bursera morelensis</i>	Ramírez	"chacá"
	<i>Bursera simaruba</i>	(L.) Sarg.	"chacá o palo mulato"
	<i>Bursera sp.</i>		"copal"
Cactaceae	<i>Ariocarpus egeoides</i>	Castañeda (Anderson)	"biznaga pequeña"
	<i>Astrophytum ornatum</i>	(De Candolle) Weber	"biznaga liendrilla"
	<i>Cephalocereus senilis</i>	Pfeiffer	"viejito"
	<i>Coryphantha sp.</i>		
	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	Link & Otto f. grandis (Rose) Bravo	"biznaga gigante"
	<i>Ferocactus latispinus</i>	Britton & Rose	"uña de gato"
	<i>Mammillaria germinispina</i>	Haw.	
<i>Mammillaria longimamma</i>	(De Candolle) Britton and Rose	"biznaga de dedos largos"	

FAMILIA	ESPECIE		Nombre común
	<i>Mammillaria sp.</i>		"biznagas"
	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	(C. Mart.) Console	"garambullo"
	<i>Neubuxbaumia polylopha</i>		
	<i>Opuntia imbricata</i>	(Hawort) D. C.	"cardón"
	<i>Opuntia sp.</i>		"nopal"
	<i>Pachycereus marginatus</i>	(DC.) Britton & Rose	"jarritos"
	<i>Stenocereus dumortieri</i>	(Scheidw.) Buxb	"organo manso"
<b>Caesalpiniaceae</b>	<i>Bauhinia sp.</i>		
<b>Convolvulaceae</b>	<i>Ipomoea arborescens</i>	G. Don	"casahuate"
	<i>Ipomoea sp.</i>		"ozote-manto"
<b>Crassulaceae</b>	<i>Echeveria sp.</i>		"conchita-estrellita"
	<i>Sedum sp.</i>		
<b>Cupressaceae</b>	<i>Juniperus flaccida</i>	Schldtl.	"sabino"
<b>Ericaceae</b>	<i>Arctostaphylos pungens</i>	Kunth	"manzanita" o "pinguica"
<b>Euphorbiaceae</b>	<i>Cnidoscylus sp.</i>		"chaya-mala mujer"
	<i>Croton ciliatoglanduliferus</i>	Ortega	"solimán"
	<i>Euphorbia antisiphilitica</i>	Zucc.	"candelilla"
	<i>Jatropha dioica</i>	Sessé	"sangregado"
	<i>Ricinus communis</i>	(L.)	"higuerilla"
<b>Fabaceae</b>	<i>Sophora secundiflora</i>	(Ortega) Lag.	"pitol negro"
<b>Fagaceae</b>	<i>Quercus sp.</i>		"encino"
<b>Fouquieriaceae</b>	<i>Fouquieria fasciculata</i>	Glass, C. Foster R.	"barril" o "barrigona"
	<i>Fouquieria sp.</i>		
	<i>Fouquieria splendens</i>	Engelm.	"ocotillo-rotilla"
<b>Hydrophyllaceae</b>	<i>Wigandia sp.</i>		"cardo o tabaquillo"
<b>Juglandaceae</b>	<i>Juglans sp.</i>		"nogal"
<b>Leguminosae</b>	<i>Acacia berlandieri</i>	(Benth.)	"huaxillo"
	<i>Acacia schaffneri</i>	(S. Watson) F. J. Herm.	"huizache chino"
	<i>Acacia sp.</i>		"huizache"
	<i>Calliandra eriophylla</i>	Benth.	"ocotillo"
	<i>Dalea sp.</i>		"escobo"
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	(Ortega) Sarg.	"palo dulce"
	<i>Harpalyce arborescens</i>	A. Gray	"chicharilla"
	<i>Pithecellobium sp.</i>		
<b>Liliaceae</b>	<i>Aloe sp.</i>		"sabila"
	<i>Dasyilirion sp.</i>		"sotol"
<b>Loganiaceae</b>	<i>Buddleia cordata</i>	Kunth	"tepozán"
<b>Mimosaceae</b>	<i>Leucaena sp.</i>		"guaje"
	<i>Mimosa sp.</i>		

FAMILIA	ESPECIE		Nombre común
Moraceae	<i>Prosopis juliflora</i>	(Torrey) Cockerell	"mezquite"
	<i>Ficus aff. involuta</i>	Liebm.	"ficus"
	<i>Ficus collnifolia</i>	Kunth in HBK.	"higuerón"
	<i>Ficus sp.</i>		"higuerón"
	<i>Ficus tecolutensis</i>	(Liebm.)	"xelama"
Moringaceae	<i>Moringa oleifera</i>	Lam.	"moringa" o "chinto borrego"
Myrtaceae	<i>Psidium guajaba</i>	L. GIM	"guayabo"
Oleaceae	<i>Olea sp.</i>	(L.)	"olivo"
Palmaeae	<i>Brahea sp.</i>		"palma"
Pinaceae	<i>Pinus sp.</i>		"pino"
Poaceae	<i>Muhlenbergia sp.</i>		"zacate"
	<i>Leplochloa dubia</i>	(Kunth) Nees	"gigante"
Polemoniaceae	<i>Loeselia mexicana</i>	(Liebm.) Brand.	"huachichile"
Rhamnaceae	<i>Condalia mexicana</i>	Schlechtl.	"berenjeno – bizcolote"
	<i>Karwinskia humboldtiana</i>	(Roem. & Schult.) Zucc.	"capulín de zorra"
Rosaceae	<i>Amelanchier denticulata</i>	(Kunth) K. Koch	"membrillo"
	<i>Cotoneaster sp.</i>		
Rubiaceae	<i>Bouvardia fernifolia</i>	(Cav.) Schtdl.	"escobilla-trompetilla"
	<i>Bouvardia sp.</i>		
Salicaceae	<i>Salix sp.</i>		"sauce"
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	(L.) Jacq.	"tapavena"
Sapotaceae	<i>Bromelia sp.</i>		"heno"
Scrophulariaceae	<i>Leucophyllum ambignum</i>	(H. B.)	"chamizo o raguno"
Setaginellaceae	<i>Setagnella lepidophylla</i>	(Hook & Grev.) Spring	"doradilla"
Solanaceae	<i>Nicotiana glauca</i>	Graham.	"labaquillo"
	<i>Solanum sp.</i>	Martens et Galeotti	"agave vara de cuete"
Turneraceae	<i>Turnera diffusa</i>	Willd	"damiana"
Verbenaceae	<i>Lantana involucrata</i>	(L.) Jacq.	"chapul"

**Anexo 3. Resultados de las Tablas de Contingencia de 2X2:  
agrupamiento de especies**

<i>A. celsii albicans</i>			
<i>A. difformis</i>	PRESENTE	AUSENTE	TOTAL
PRESENTE	17	112	129
AUSENTE	9	194	203
<b>TOTAL</b>	<b>26</b>	<b>306</b>	<b>332</b>

<i>A. celsii albicans</i>			
<i>A. "hidalguensis"</i>	PRESENTE	AUSENTE	TOTAL
PRESENTE	5	11	16
AUSENTE	21	295	316
<b>TOTAL</b>	<b>26</b>	<b>306</b>	<b>332</b>

<i>A. celsii albicans</i>			
<i>A. striata</i>	PRESENTE	AUSENTE	TOTAL
PRESENTE	11	39	50
AUSENTE	15	267	282
<b>TOTAL</b>	<b>26</b>	<b>306</b>	<b>332</b>

<i>A. celsii albicans</i>			
<i>A. xylonacantha</i>	PRESENTE	AUSENTE	TOTAL
PRESENTE	22	89	111
AUSENTE	4	217	221
<b>TOTAL</b>	<b>26</b>	<b>306</b>	<b>332</b>

<i>A. difformis</i>			
<i>A. "hidalguensis"</i>	PRESENTE	AUSENTE	TOTAL
PRESENTE	13	3	16
AUSENTE	116	200	316
<b>TOTAL</b>	<b>129</b>	<b>203</b>	<b>332</b>

<i>A. difformis</i>			
<i>A. striata</i>	PRESENTE	AUSENTE	TOTAL
PRESENTE	42	8	50
AUSENTE	87	195	282
<b>TOTAL</b>	<b>129</b>	<b>203</b>	<b>332</b>

<i>A. difformis</i>			
<i>A. xylonacantha</i>	PRESENTE	AUSENTE	TOTAL
PRESENTE	78	33	111
AUSENTE	51	170	221
<b>TOTAL</b>	<b>129</b>	<b>203</b>	<b>332</b>

<i>A. "hidalguensis"</i>			
<i>A. striata</i>	PRESENTE	AUSENTE	TOTAL
PRESENTE	4	46	50
AUSENTE	12	270	282
<b>TOTAL</b>	<b>16</b>	<b>316</b>	<b>332</b>

<i>A. "hidalguensis"</i>			
<i>A. xylonacantha</i>	PRESENTE	AUSENTE	TOTAL
PRESENTE	13	98	111
AUSENTE	3	218	221
<b>TOTAL</b>	<b>16</b>	<b>316</b>	<b>332</b>

<i>A. striata</i>			
<i>A. xylonacantha</i>	PRESENTE	AUSENTE	TOTAL
PRESENTE	43	68	111
AUSENTE	7	214	221
<b>TOTAL</b>	<b>50</b>	<b>282</b>	<b>332</b>

#### Anexo 4. Descripción de los tipos de suelo

La FAO y la UNESCO (1974) propusieron un sistema Mundial de clasificación de los Suelos. El INEGI (1991) adoptó esta clasificación para caracterizar los tipos principales de suelos para el territorio nacional, como son: *Acrisol*, *Andosol*, *Cambisol*, *Castañosem*, *Gleysol*, *Luvisol*, *Feozem*, *Planosol*, *Regosol*, *Litosol*, *Xenosol*, *Yermosol*, *Rendzina*, *Solonchak* y *Vertisol*. Para el caso particular de este estudio solo describimos los tipos de suelo que se han reportado para la Reserva de la Biosfera Baramba de Metztlán.

**VERTISOL:** (del latín *verto*: voltear, suelos que se revuelven y autoabonan, ricos en arcillas expandibles). Son muy arcillosos, con grietas anchas y profundas cuando están secos; si están húmedos, son pegajosos, su drenaje es deficiente, en seco son muy duros. Se presentan en casi todos los climas que tienen una marcada estación seca y otra lluviosa; sobre terrenos planos o en depresiones, frecuentes en llanuras costeras del Golfo de México, asociados con los feozem y los solonchaks.

**FLUVISOL:** Son suelos que tienen material de suelo *flúvico* que comienza dentro de los 25 cm. desde la superficie del suelo y continúa hasta una profundidad de por lo menos 50 cm. desde la superficie del suelo; y no tienen otros horizontes de diagnóstico que no sean un horizonte místico, mólico, ócrico, lakínico, úmbrico, yémico, sálico o sulfúrico.

**PLANOSOL:** (del latín *planus*: plano, llano). Suelos que se desarrollan en sitios de topografía plana o en depresiones mal drenadas. Presentan un horizonte superficial de color claro o gleysado, sobre un horizonte lentamente permeable, dentro de una profundidad de hasta 125 cm. Se les localiza en el centro del país, en zonas semihúmedas y templadas, sobre terrenos planos o levemente ondulados, como en gran parte del estado de Aguascalientes. Sobre ellos se desarrollan pastizales climáticos.

**FEOZEM:** (del griego *phaeo*: pardo y del ruso *zemlja*: tierra, o sea, tierra parda). Son suelos oscuros, de consistencia suave, ricos en materia orgánica y en nutrientes; generalmente el subsuelo presenta acumulación de arcilla. Se les encuentra en las regiones templadas y tropicales, son frecuentes en parte del Eje Volcánico Transversal, asociados con andosoles, cambisoles y vertisoles.

**LUVISOL:** (del latín *luvi, luo*: lavar, suelo lavado). Son suelos con un contenido de bases que va de mediano a alto. El subsuelo tiene acumulación de arcillas, como resultante del lavado y la formación *in situ*. En zonas tropicales son de color rojizo y cambian a amarillento en las templadas, son muy susceptibles a la erosión. Se les localiza fundamentalmente bajo climas templados y tropicales, sobre terrenos de topografía variada. A veces se les encuentra en zonas semláridas, abarcando pequeñas áreas. Se hallan ampliamente representados en el Eje Volcánico Transversal, asociados con andosoles, vertisoles, cambisoles y rendzinas. Sobre ellos se desarrolla vegetación de bosques, selva o pastizal.

**CAMBISOL:** (del latín *cambiare*: cambiar, suelo que cambia). Son suelos claros, con desarrollo débil, que presentan cambios en su estructura o consistencia debido al intemperismo. Frecuentemente presentan todavía características del material que les dio origen. Dependiendo del clima, pueden sustentar una vegetación de matorral, pastizal, bosque o selva. Se encuentran en cualquier tipo climático, excepto en zonas áridas y semláridas, en terrenos abruptos, ondulados o planos, en porciones orientales de la Sierra Oriental, en las partes montañosas del Eje Volcánico Transversal. Se asocian a regosoles o feozem.

**REGOSOL:** (del griego *rheros*: manto, cobija; relativo a la capa de material suelto que cubre la roca). Son suelos poco desarrollados, constituidos por material suelto, muy semejante a la roca de la cual se originó; dependiendo del tipo de clima sustentan cualquier tipo de vegetación. Muy abundantes en el país, en terrenos montañosos, sobretudo en el Norte.

**LITOSOL:** (del griego *lithos*: piedra y *solum*: suelo, es decir, suelo de piedra) son suelos muy delgados, con espesores menores a los 10 cm. Descansan sobre un estrato duro y continuo, como roca madre, tepetate o caliche; según el clima soportan selvas bajas o matorrales altos. De amplia distribución en el país, generalmente en topografía plana o levemente ondulada, frecuente en el Sureste, asociados a Redzinas

**RENDZINA:** (nombre polaco que se dá a los suelos profundos y pegajosos que se desarrollan sobre calizas). Son suelos oscuros poco profundos (10 cm. a 50 cm.) que sobreyacen directamente al material carbonatado, por ejemplo, calizas. Se les localiza en cualquier tipo climático, excepto en zonas frías, generalmente en relieves montañosos como en la Sierra Madre Oriental, asociados a litrales. La vegetación que sustentan varía desde bosques de pino-encino, encinares, bosques mesófilos de montaña hasta selvas bajas y medianas.

### Anexo 5. Perfiles altitudinales

Adicionalmente de los datos de distribución latitudinal de las cinco especies de *Agave*, se realizaron perfiles altitudinales en diferentes sitios con base en muestreos sistemáticos de presencia-ausencia de las especies de *Agave* realizando conteos para obtener las abundancias según el método de la línea de Canfield a lo largo de 12 gradientes altitudinales en diferentes partes de la Barranca (Tabla 10 y Figura 17).

**Tabla 10.** Distancia recorrida a pie en cada uno de los transectos en la Barranca de Metztlán

	TRANSECTO	Distancia (Km.)	Poblado cercano
1	Tlaxco a Huloco	8.401	San Antonio Tlaxco
2	De Metzsnoxtla a Pie de la Cuesta	10.301	Metzsnoxtla
3	Basurero del Carrizal al Durazno	13.215	Milpillas
4	San Bernardo a San Juan	16.852	San Bernardo
5	La Joya a Tlasotitlan Anarco	11.904	
6	La Alhaja (C. verde) a Metlapa (C. colorado)	21.075	
7	La Mesa a Tesisco	22.057	La Mesa Grande
8	Carr. Cumbre de San a San Lucas Allende	14.316	San Lucas Allende
9	La Peña a Rancho Alegre	0.30	Venados
10	Coalquixque a Cañada Chilamacatla	0.41	Coalquixque
11	Ejido de Buena Vista a Buena Vista	0.26	
12	Modulo La Casita a San Lucas Allende	0.25	La Cumbre de San Lucas

Para obtener los datos de abundancia, de manera general se siguió el mismo procedimiento que el realizado con los recorridos en vehículo, se hizo el levantamiento de datos con GPS y los puntos se georeferenciaron como latitud-longitud; solamente que en este caso los transectos fueron recorridos a pie a lo largo de gradientes altitudinales y los datos que se tomaron en cada sitio fueron: 1) especies de *Agave* presentes, 2) vegetación asociada a los agaves (en los casos en que las especies no eran identificadas en campo se realizaron colectas botánicas) y se utilizaron parámetros ambientales como: 3) elevación, 4) orientación (aspecto), 5) pendiente y 6) tipo de suelo.

En cuanto a los 12 transectos recorridos, tenemos que se cubrieron gradientes altitudinales de entre 0.25 y 22 Km. y de 10m. de ancho aproximadamente, de los cuales tenemos datos de abundancia de las especies de *Agave*. Sobresalen por su mayor abundancia *A. xylonacantha* con 464 registros (44.4%) y *A. difformis* con 340 (32.56%); estos datos nos confirman que según los valores de frecuencia y abundancia registrados para estas dos especies son las más ampliamente distribuidas dentro de la Barranca, pero que además se encuentran en mayor



número *A. striata* también tiene un valor de abundancia alto con 202 registros (19.34 %) que igualmente concuerda con los valores de frecuencia (tanto para los puntos tomados en vehículo como para los transectos) y se puede decir que ésta especie tiene una distribución relativamente amplia y un buen número de individuos representándola dentro de la Reserva. Y finalmente *A. "hidalguensis"* y *A. celsii* con 22 y 16 registros respectivamente, son las especies menos abundantes y las menos distribuidas, o mejor dicho, al parecer son las dos especies que requieren condiciones más particulares para su desarrollo (Tabla 11).

**Tabla 11.** Datos de abundancia y altitudes promedio para los transectos recorridos a pie en la Barranca de Metztitlán.

ESPECIE	Altitud promedio	Abundancia	%
<i>A. celsii albicans</i>	1366	16	1.53
<i>A. difformis</i>	1468	340	32.56
<i>A. "hidalguensis"</i>	1514	22	2.10
<i>A. striata</i>	1437	202	19.34
<i>A. xylonacantha</i>	1371	464	44.44
TOTAL		1044	100

Con los datos anteriores fue posible estimar las densidades por metro cuadrado para las cinco especies de *Agave* (Tabla 12) y darnos una idea de la abundancia de los agaves en la Barranca de Metztitlán.

**Tabla 12.** Estimación de la densidad (individuos por m<sup>2</sup>) de los transectos recorridos en Metztitlán.

Transecto	Área m <sup>2</sup>	A.				
		<i>A. celsii</i>	<i>A. difformis</i>	<i>"hidalguensis"</i>	<i>A. striata</i>	<i>A. xylonacantha</i>
1	84010	0.00019	0.00405	0.00026	0.00240	0.00552
2	103010	0.00016	0.00330	0.00021	0.00196	0.00450
3	132150	0.00012	0.00257	0.00017	0.00153	0.00351
4	168520	0.00009	0.00202	0.00013	0.00120	0.00275
5	119040	0.00013	0.00286	0.00018	0.00170	0.00390
6	210750	0.00008	0.00161	0.00010	0.00096	0.00220
7	220570	0.00007	0.00154	0.00010	0.00092	0.00210
8	143160	0.00011	0.00237	0.00015	0.00141	0.00324
9	3000	0.00533	0.11333	0.00733	0.06733	0.15467
10	4100	0.00390	0.08293	0.00537	0.04927	0.11317
11	2600	0.00615	0.13077	0.00846	0.07769	0.17846
12	2500	0.00640	0.13600	0.00880	0.08080	0.18560

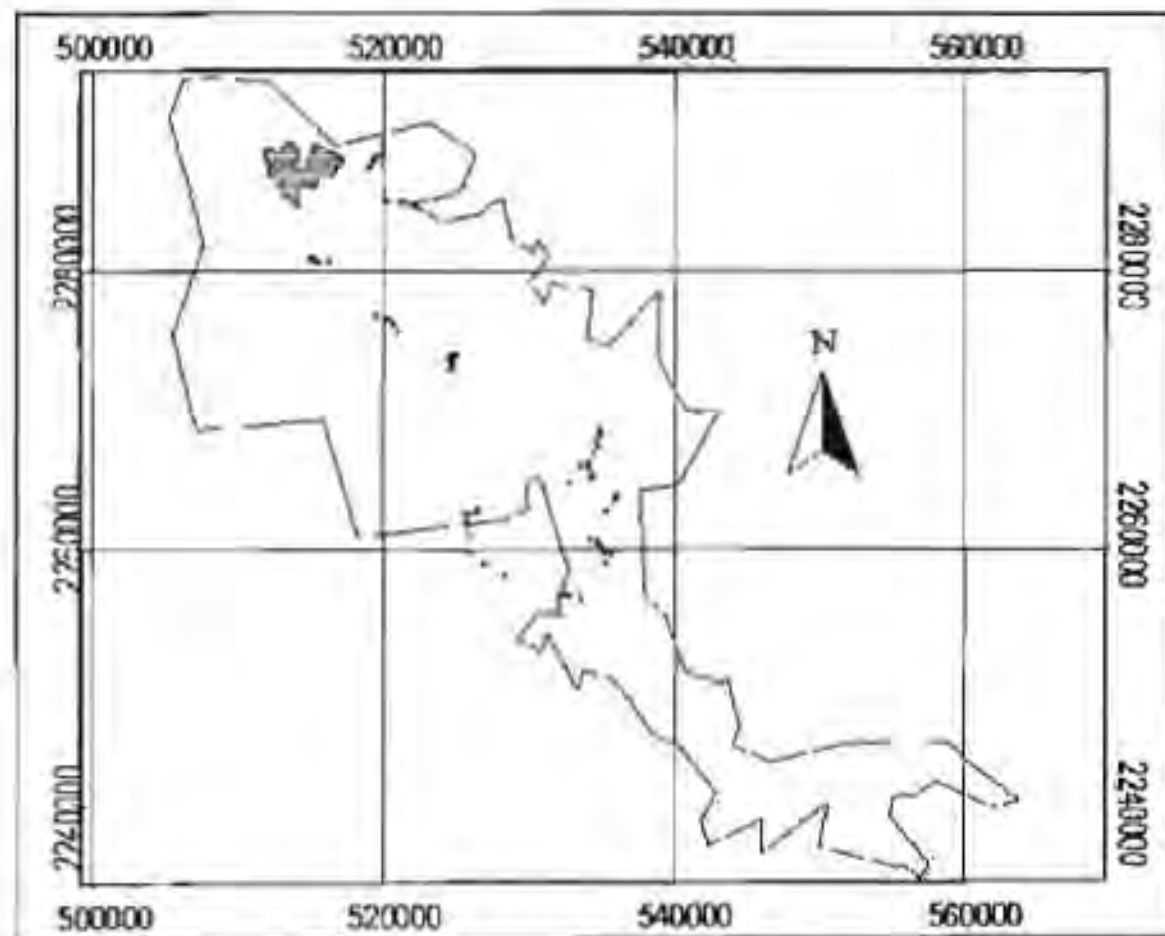


Figura 17. Ubicación de los transectos recorridos a pie en la Barranca de Metztitlán (Proyección UTM, Datum NAD 27, Cuadrícula 20, 000m)

Anexo 6. Coordenadas de los puntos georeferenciados en la Barranca de Metztitlán

No.	ESPECIE	LONGITUD	LATITUD	No.	ESPECIE	LONGITUD	LATITUD
1	<i>A. celsii albicans</i>	-98.931017	20.728483	5	<i>A. striata</i>	-98.887200	20.728033
2	<i>A. celsii albicans</i>	-98.811417	20.879217	6	<i>A. striata</i>	-98.891587	20.724850
3	<i>A. celsii albicans</i>	-98.807817	20.874483	7	<i>A. striata</i>	-98.895633	20.725633
4	<i>A. celsii albicans</i>	-98.801150	20.669350	8	<i>A. striata</i>	-98.830300	20.703667
5	<i>A. celsii albicans</i>	-98.803983	20.656250	9	<i>A. striata</i>	-98.811417	20.679217
6	<i>A. celsii albicans</i>	-98.853867	20.675317	10	<i>A. striata</i>	-98.898000	20.828567
7	<i>A. celsii albicans</i>	-98.849400	20.672283	11	<i>A. striata</i>	-98.795300	20.560717
8	<i>A. celsii albicans</i>	-98.849317	20.668183	12	<i>A. striata</i>	-98.801800	20.574333
9	<i>A. celsii albicans</i>	-98.846550	20.665117	13	<i>A. striata</i>	-98.805167	20.578467
10	<i>A. celsii albicans</i>	-98.841217	20.658367	14	<i>A. striata</i>	-98.797750	20.583783
11	<i>A. celsii albicans</i>	-98.832833	20.654083	15	<i>A. striata</i>	-98.780517	20.611600
12	<i>A. celsii albicans</i>	-98.812783	20.585917	16	<i>A. striata</i>	-98.782133	20.623683
13	<i>A. celsii albicans</i>	-98.805783	20.593717	17	<i>A. striata</i>	-98.671117	20.475587
14	<i>A. celsii albicans</i>	-98.797750	20.593783	18	<i>A. striata</i>	-98.748150	20.560883
15	<i>A. celsii albicans</i>	-98.780517	20.611600	19	<i>A. striata</i>	-98.748150	20.560883
16	<i>A. celsii albicans</i>	-98.754683	20.658067	20	<i>A. striata</i>	-98.743250	20.555150
17	<i>A. celsii albicans</i>	-98.628033	20.559167	21	<i>A. striata</i>	-98.726650	20.546650
18	<i>A. celsii albicans</i>	-98.578283	20.510933	22	<i>A. striata</i>	-98.726167	20.539967
19	<i>A. celsii albicans</i>	-98.756750	20.578550	23	<i>A. striata</i>	-98.718000	20.532000
20	<i>A. celsii albicans</i>	-98.726167	20.539967	24	<i>A. striata</i>	-98.699017	20.501300
21	<i>A. celsii albicans</i>	-98.718000	20.532000	25	<i>A. striata</i>	-98.695800	20.494617
22	<i>A. celsii albicans</i>	-98.720383	20.528917	26	<i>A. striata</i>	-98.687050	20.488817
23	<i>A. celsii albicans</i>	-98.864867	20.708483	27	<i>A. striata</i>	-98.674933	20.474367
24	<i>A. celsii albicans</i>	-98.871750	20.729900	28	<i>A. striata</i>	-98.671017	20.472317
25	<i>A. celsii albicans</i>	-98.885483	20.551333	29	<i>A. striata</i>	-98.673067	20.467667
26	<i>A. celsii albicans</i>	-98.888217	20.550350	30	<i>A. striata</i>	-98.680633	20.466700
1	<i>A. hidalguensis</i>	-98.835117	20.712950	31	<i>A. striata</i>	-98.678450	20.455483
2	<i>A. hidalguensis</i>	-98.845300	20.728300	32	<i>A. striata</i>	-98.685950	20.408400
3	<i>A. hidalguensis</i>	-98.840100	20.722383	33	<i>A. striata</i>	-98.713633	20.550450
4	<i>A. hidalguensis</i>	-98.873867	20.730183	34	<i>A. striata</i>	-98.688783	20.519400
5	<i>A. hidalguensis</i>	-98.888733	20.739367	35	<i>A. striata</i>	-98.666033	20.554733
6	<i>A. hidalguensis</i>	-98.888850	20.737833	36	<i>A. striata</i>	-98.684617	20.399600
7	<i>A. hidalguensis</i>	-98.807817	20.674483	37	<i>A. striata</i>	-98.877883	20.467183
8	<i>A. hidalguensis</i>	-98.801150	20.669350	38	<i>A. striata</i>	-98.861700	20.473433
9	<i>A. hidalguensis</i>	-98.803983	20.656250	39	<i>A. striata</i>	-98.783667	20.520633
10	<i>A. hidalguensis</i>	-98.841217	20.658367	40	<i>A. striata</i>	-98.760100	20.543333
11	<i>A. hidalguensis</i>	-98.901483	20.627200	41	<i>A. striata</i>	-98.864867	20.706483
12	<i>A. hidalguensis</i>	-98.898000	20.628567	42	<i>A. striata</i>	-98.871750	20.729900
13	<i>A. hidalguensis</i>	-98.891700	20.828533	43	<i>A. striata</i>	-98.755250	20.547250
14	<i>A. hidalguensis</i>	-98.846533	20.638017	44	<i>A. striata</i>	-98.788667	21.077450
15	<i>A. hidalguensis</i>	-98.631733	20.552100	45	<i>A. striata</i>	-98.906583	20.599883
16	<i>A. hidalguensis</i>	-98.871750	20.729900	46	<i>A. striata</i>	-98.904933	20.583787
1	<i>A. striata</i>	-98.888733	20.739367	47	<i>A. striata</i>	-98.885483	20.551333
2	<i>A. striata</i>	-98.888133	20.736717	48	<i>A. striata</i>	-98.868217	20.550350
3	<i>A. striata</i>	-98.888950	20.737833	49	<i>A. striata</i>	-98.864287	20.540833

No.	ESPECIE	LONGITUD	LATITUD	No.	ESPECIE	LONGITUD	LATITUD
4	<i>A. striata</i>	-98.887833	20.734217	50	<i>A. striata</i>	-98.806833	20.581917
1	<i>A. difformis</i>	-98.811600	20.698067	1	<i>A. xylonacantha</i>	-98.812483	20.696433
2	<i>A. difformis</i>	-98.825333	20.712833	2	<i>A. xylonacantha</i>	-98.811600	20.698067
3	<i>A. difformis</i>	-98.835117	20.712950	3	<i>A. xylonacantha</i>	-98.854567	20.718067
4	<i>A. difformis</i>	-98.845300	20.728300	4	<i>A. xylonacantha</i>	-98.888733	20.738367
6	<i>A. difformis</i>	-98.840100	20.722383	5	<i>A. xylonacantha</i>	-98.888133	20.736717
6	<i>A. difformis</i>	-98.840033	20.716783	6	<i>A. xylonacantha</i>	-98.888950	20.737833
7	<i>A. difformis</i>	-98.896567	20.748017	7	<i>A. xylonacantha</i>	-98.887833	20.734217
8	<i>A. difformis</i>	-98.888733	20.739367	8	<i>A. xylonacantha</i>	-98.887200	20.728033
9	<i>A. difformis</i>	-98.888133	20.736717	9	<i>A. xylonacantha</i>	-98.891567	20.724850
10	<i>A. difformis</i>	-98.888850	20.737833	10	<i>A. xylonacantha</i>	-98.892033	20.722133
11	<i>A. difformis</i>	-98.887833	20.734217	11	<i>A. xylonacantha</i>	-98.895633	20.725633
12	<i>A. difformis</i>	-98.887200	20.728033	12	<i>A. xylonacantha</i>	-98.900233	20.726367
13	<i>A. difformis</i>	-98.891567	20.724850	13	<i>A. xylonacantha</i>	-98.910800	20.725550
14	<i>A. difformis</i>	-98.931017	20.729483	14	<i>A. xylonacantha</i>	-98.914350	20.725167
15	<i>A. difformis</i>	-98.947783	20.713817	15	<i>A. xylonacantha</i>	-98.925017	20.728250
16	<i>A. difformis</i>	-98.947000	20.709883	16	<i>A. xylonacantha</i>	-98.931017	20.729483
17	<i>A. difformis</i>	-98.828517	20.691883	17	<i>A. xylonacantha</i>	-98.934750	20.728867
18	<i>A. difformis</i>	-98.818750	20.683650	18	<i>A. xylonacantha</i>	-98.942350	20.722317
19	<i>A. difformis</i>	-98.810317	20.671733	19	<i>A. xylonacantha</i>	-98.950350	20.717417
20	<i>A. difformis</i>	-98.807817	20.674483	20	<i>A. xylonacantha</i>	-98.947783	20.713817
21	<i>A. difformis</i>	-98.804517	20.670600	21	<i>A. xylonacantha</i>	-98.947000	20.709883
22	<i>A. difformis</i>	-98.801150	20.689350	22	<i>A. xylonacantha</i>	-98.830300	20.703867
23	<i>A. difformis</i>	-98.815200	20.666700	23	<i>A. xylonacantha</i>	-98.828517	20.691883
24	<i>A. difformis</i>	-98.812833	20.665350	24	<i>A. xylonacantha</i>	-98.822017	20.681983
25	<i>A. difformis</i>	-98.803983	20.656250	25	<i>A. xylonacantha</i>	-98.818750	20.683650
26	<i>A. difformis</i>	-98.849400	20.872283	26	<i>A. xylonacantha</i>	-98.811417	20.679217
27	<i>A. difformis</i>	-98.849317	20.668183	27	<i>A. xylonacantha</i>	-98.810317	20.671733
28	<i>A. difformis</i>	-98.841217	20.658367	28	<i>A. xylonacantha</i>	-98.807817	20.674483
29	<i>A. difformis</i>	-98.832833	20.654083	29	<i>A. xylonacantha</i>	-98.804517	20.670600
30	<i>A. difformis</i>	-98.828283	20.646200	30	<i>A. xylonacantha</i>	-98.801150	20.669350
31	<i>A. difformis</i>	-98.911117	20.628750	31	<i>A. xylonacantha</i>	-98.815200	20.666700
32	<i>A. difformis</i>	-98.910333	20.628400	32	<i>A. xylonacantha</i>	-98.812833	20.665350
33	<i>A. difformis</i>	-98.900350	20.629783	33	<i>A. xylonacantha</i>	-98.803983	20.658250
34	<i>A. difformis</i>	-98.898000	20.628567	34	<i>A. xylonacantha</i>	-98.853867	20.675317
35	<i>A. difformis</i>	-98.891700	20.628533	35	<i>A. xylonacantha</i>	-98.849400	20.672283
36	<i>A. difformis</i>	-98.887983	20.624933	36	<i>A. xylonacantha</i>	-98.849317	20.668183
37	<i>A. difformis</i>	-98.844933	20.634600	37	<i>A. xylonacantha</i>	-98.846550	20.665117
38	<i>A. difformis</i>	-98.842100	20.634900	38	<i>A. xylonacantha</i>	-98.841217	20.658367
39	<i>A. difformis</i>	-98.836550	20.638200	39	<i>A. xylonacantha</i>	-98.832833	20.654083
40	<i>A. difformis</i>	-98.838750	20.636733	40	<i>A. xylonacantha</i>	-98.828283	20.648200
41	<i>A. difformis</i>	-98.795300	20.580717	41	<i>A. xylonacantha</i>	-98.831900	20.637217
42	<i>A. difformis</i>	-98.801800	20.574333	42	<i>A. xylonacantha</i>	-98.911117	20.628750
43	<i>A. difformis</i>	-98.805167	20.579467	43	<i>A. xylonacantha</i>	-98.910333	20.628400
44	<i>A. difformis</i>	-98.797750	20.583783	44	<i>A. xylonacantha</i>	-98.906483	20.629033
45	<i>A. difformis</i>	-98.782133	20.623683	45	<i>A. xylonacantha</i>	-98.900350	20.629783
46	<i>A. difformis</i>	-98.754683	20.658067	46	<i>A. xylonacantha</i>	-98.904633	20.626067

No.	ESPECIE	LONGITUD	LATITUD	No.	ESPECIE	LONGITUD	LATITUD
47	<i>A. difformis</i>	-98.628033	20.559167	47	<i>A. xylonacantha</i>	-98.901483	20.627200
48	<i>A. difformis</i>	-98.631733	20.552100	48	<i>A. xylonacantha</i>	-98.898000	20.628567
49	<i>A. difformis</i>	-98.626217	20.547733	49	<i>A. xylonacantha</i>	-98.891700	20.628533
50	<i>A. difformis</i>	-98.625683	20.537833	50	<i>A. xylonacantha</i>	-98.887983	20.624933
51	<i>A. difformis</i>	-98.626333	20.524533	51	<i>A. xylonacantha</i>	-98.844933	20.634600
52	<i>A. difformis</i>	-98.606817	20.513650	52	<i>A. xylonacantha</i>	-98.836550	20.638200
53	<i>A. difformis</i>	-98.597900	20.510933	53	<i>A. xylonacantha</i>	-98.838750	20.636733
54	<i>A. difformis</i>	-98.579050	20.511167	54	<i>A. xylonacantha</i>	-98.795300	20.560717
55	<i>A. difformis</i>	-98.578283	20.510933	55	<i>A. xylonacantha</i>	-98.801800	20.574333
56	<i>A. difformis</i>	-98.649133	20.526783	56	<i>A. xylonacantha</i>	-98.805167	20.579467
57	<i>A. difformis</i>	-98.654117	20.522883	57	<i>A. xylonacantha</i>	-98.808000	20.578717
58	<i>A. difformis</i>	-98.659050	20.515100	58	<i>A. xylonacantha</i>	-98.810200	20.584550
59	<i>A. difformis</i>	-98.668467	20.497117	59	<i>A. xylonacantha</i>	-98.812783	20.585917
60	<i>A. difformis</i>	-98.672467	20.479833	60	<i>A. xylonacantha</i>	-98.814233	20.591083
61	<i>A. difformis</i>	-98.671117	20.475567	61	<i>A. xylonacantha</i>	-98.805783	20.593717
62	<i>A. difformis</i>	-98.756750	20.578550	62	<i>A. xylonacantha</i>	-98.797750	20.593783
63	<i>A. difformis</i>	-98.748150	20.560683	63	<i>A. xylonacantha</i>	-98.780517	20.611600
64	<i>A. difformis</i>	-98.748150	20.560683	64	<i>A. xylonacantha</i>	-98.782133	20.623683
65	<i>A. difformis</i>	-98.743250	20.555150	65	<i>A. xylonacantha</i>	-98.578283	20.510933
66	<i>A. difformis</i>	-98.726650	20.546650	66	<i>A. xylonacantha</i>	-98.649133	20.526783
67	<i>A. difformis</i>	-98.726167	20.539967	67	<i>A. xylonacantha</i>	-98.672467	20.479833
68	<i>A. difformis</i>	-98.718000	20.532000	68	<i>A. xylonacantha</i>	-98.671117	20.475567
69	<i>A. difformis</i>	-98.715983	20.519850	69	<i>A. xylonacantha</i>	-98.756750	20.578550
70	<i>A. difformis</i>	-98.713000	20.516283	70	<i>A. xylonacantha</i>	-98.753867	20.572583
71	<i>A. difformis</i>	-98.706883	20.511900	71	<i>A. xylonacantha</i>	-98.748150	20.560683
72	<i>A. difformis</i>	-98.699017	20.501300	72	<i>A. xylonacantha</i>	-98.743250	20.555150
73	<i>A. difformis</i>	-98.687050	20.488617	73	<i>A. xylonacantha</i>	-98.736750	20.550333
74	<i>A. difformis</i>	-98.680917	20.481950	74	<i>A. xylonacantha</i>	-98.726650	20.546650
75	<i>A. difformis</i>	-98.675433	20.476133	75	<i>A. xylonacantha</i>	-98.726167	20.539967
76	<i>A. difformis</i>	-98.674933	20.474367	76	<i>A. xylonacantha</i>	-98.720383	20.528917
77	<i>A. difformis</i>	-98.671017	20.472317	77	<i>A. xylonacantha</i>	-98.722267	20.523600
78	<i>A. difformis</i>	-98.673067	20.467667	78	<i>A. xylonacantha</i>	-98.713000	20.516283
79	<i>A. difformis</i>	-98.680633	20.466700	79	<i>A. xylonacantha</i>	-98.700400	20.503600
80	<i>A. difformis</i>	-98.672083	20.449717	80	<i>A. xylonacantha</i>	-98.699017	20.501300
81	<i>A. difformis</i>	-98.683383	20.441200	81	<i>A. xylonacantha</i>	-98.695900	20.494617
82	<i>A. difformis</i>	-98.685517	20.432867	82	<i>A. xylonacantha</i>	-98.687050	20.488617
83	<i>A. difformis</i>	-98.688200	20.416233	83	<i>A. xylonacantha</i>	-98.680917	20.481950
84	<i>A. difformis</i>	-98.686033	20.409033	84	<i>A. xylonacantha</i>	-98.675433	20.476133
85	<i>A. difformis</i>	-98.668917	20.410400	85	<i>A. xylonacantha</i>	-98.674933	20.474367
86	<i>A. difformis</i>	-98.663967	20.396233	86	<i>A. xylonacantha</i>	-98.671017	20.472317
87	<i>A. difformis</i>	-98.652117	20.355483	87	<i>A. xylonacantha</i>	-98.673067	20.467667
88	<i>A. difformis</i>	-98.645833	20.341900	88	<i>A. xylonacantha</i>	-98.680633	20.466700
89	<i>A. difformis</i>	-98.549800	20.251483	89	<i>A. xylonacantha</i>	-98.665950	20.408400
90	<i>A. difformis</i>	-98.549800	20.251483	90	<i>A. xylonacantha</i>	-98.663967	20.396233
91	<i>A. difformis</i>	-98.492033	20.247783	91	<i>A. xylonacantha</i>	-98.807800	20.671883
92	<i>A. difformis</i>	-98.490633	20.252550	92	<i>A. xylonacantha</i>	-98.713633	20.550450
93	<i>A. difformis</i>	-98.713633	20.550450	93	<i>A. xylonacantha</i>	-98.677683	20.467183

No.	ESPECIE	LONGITUD	LATITUD	No.	ESPECIE	LONGITUD	LATITUD
94	<i>A. difformis</i>	-98.667667	20.530333	94	<i>A. xylonacantha</i>	-98.661700	20.473433
95	<i>A. difformis</i>	-98.670350	20.548333	95	<i>A. xylonacantha</i>	-98.783667	20.520833
96	<i>A. difformis</i>	-98.688783	20.519400	96	<i>A. xylonacantha</i>	-98.757067	20.545500
97	<i>A. difformis</i>	-98.686033	20.554733	97	<i>A. xylonacantha</i>	-98.732550	20.550450
98	<i>A. difformis</i>	-98.650733	20.472300	98	<i>A. xylonacantha</i>	-98.864867	20.706483
99	<i>A. difformis</i>	-98.642350	20.459233	99	<i>A. xylonacantha</i>	-98.871750	20.729900
100	<i>A. difformis</i>	-98.599050	20.353733	100	<i>A. xylonacantha</i>	-98.910917	20.628667
101	<i>A. difformis</i>	-98.610400	20.331967	101	<i>A. xylonacantha</i>	-98.909733	20.626900
102	<i>A. difformis</i>	-98.629600	20.003183	102	<i>A. xylonacantha</i>	-98.905567	20.620033
103	<i>A. difformis</i>	-98.628583	20.003167	103	<i>A. xylonacantha</i>	-98.910700	20.614417
104	<i>A. difformis</i>	-98.661667	20.393517	104	<i>A. xylonacantha</i>	-98.904583	20.608017
105	<i>A. difformis</i>	-98.664617	20.399500	105	<i>A. xylonacantha</i>	-98.906583	20.599683
106	<i>A. difformis</i>	-98.668317	20.409600	106	<i>A. xylonacantha</i>	-98.904800	20.591600
107	<i>A. difformis</i>	-98.677683	20.467183	107	<i>A. xylonacantha</i>	-98.901867	20.573517
108	<i>A. difformis</i>	-98.783867	20.520533	108	<i>A. xylonacantha</i>	-98.894867	20.563083
109	<i>A. difformis</i>	-98.800033	20.516817	109	<i>A. xylonacantha</i>	-98.885483	20.551333
110	<i>A. difformis</i>	-98.780100	20.543333	110	<i>A. xylonacantha</i>	-98.869217	20.550350
111	<i>A. difformis</i>	-98.732550	20.550450	111	<i>A. xylonacantha</i>	-98.864267	20.540833
112	<i>A. difformis</i>	-98.857183	20.716450				
113	<i>A. difformis</i>	-98.884867	20.706483				
114	<i>A. difformis</i>	-98.871750	20.729900				
115	<i>A. difformis</i>	-98.511917	20.268933				
116	<i>A. difformis</i>	-98.509100	20.273300				
117	<i>A. difformis</i>	-98.800000	20.226583				
118	<i>A. difformis</i>	-98.806833	20.581917				
119	<i>A. difformis</i>	-98.796667	21.077450				
120	<i>A. difformis</i>	-98.910917	20.628667				
121	<i>A. difformis</i>	-98.909733	20.828900				
122	<i>A. difformis</i>	-98.910700	20.614417				
123	<i>A. difformis</i>	-98.904583	20.608017				
124	<i>A. difformis</i>	-98.906583	20.599683				
125	<i>A. difformis</i>	-98.904800	20.591600				
126	<i>A. difformis</i>	-98.904933	20.583767				
127	<i>A. difformis</i>	-98.885483	20.551333				
128	<i>A. difformis</i>	-98.869217	20.550350				
129	<i>A. difformis</i>	-98.864267	20.540833				

## 11. BIBLIOGRAFÍA

- Abrams P. A. 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **14**: 359-376.
- Abrams P. A. 1990. Ecological vs evolutionary consequences of competition. *Oikos* **57**: 147-151.
- Álvarez de Zayas A. 1989. Distribución geográfica y posible origen de las Agavaceae. *Revista del Jardín Botánico Nacional* **10**: 25-36.
- Andersen H. 1989. The rare plants of the Galapagos Islands and their conservation. *Biological Conservation* **47**: 49-77.
- Anderson R. P., D. Lew y A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* **162**: 211-232.
- Arizaga S., E. Ezcurra, E. Peters, F. R. de Arellano, y E. Vega. 2000a. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. I. Floral biology and pollination mechanisms. *American Journal of Botany* **87**: 1004-1010.
- Arizaga S., E. Ezcurra, E. Peters, F. R. de Arellano, y E. Vega. 2000b. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany* **87**: 1011-1017.
- Arizaga S., y E. Ezcurra. 1995. Insurance against reproductive failure in a semelparous plant: bulbil formation in *Agave macroacantha* flowering stalks. *Oecologia* **101**: 329-334.
- Arizaga S., y E. Ezcurra. 2002. Propagation mechanism in *Agave macroacantha* (AGAVACEAE), a tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany* **89(4)**: 632-641.
- Armas C. y Pugnaire, F. I. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* **93**: 978-989.
- Ashby E. 1948. Statistical Ecology. A-reassessment II. *The Botanical Review* **14**: 222-234.
- Atkinson W. D. and Shorrocks, B. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal Ecology* **50**: 461-471.
- Austin M. P. 1988. An ecological perspective on biodiversity investigations: examples from Australian eucalypts forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **85**: 2-17.
- Axelrod D. I. 1983. Paleobotanical history of the western deserts. En S. G. Wells y D. R. Haragan [eds.], *Origin and evolution of deserts*. 113-129. University of New Mexico Press, Albuquerque, NM.
- Bazzaz F. A. 1987. Experimental studies on the evolution of niche in successional plant populations. En A. J. Gray, M. J. Crawley, y P. J. Edwards [eds.], *Colonization, succession and stability*. pp. 245-272. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Begon M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell science, Oxford.
- Bevill R. L. y Louda S. M. 1999. Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology* **13**: 493-498.
- Blackman G. E. 1935. A study by statistical methods of the distribution of species in grassland. *Annals of Botany* **49**: 749-777.
- Bolker B., Pacala, S. y Neuhauser, C. 2003. Spatial dynamics in model plant communities: What do we really know? *American Naturalist* **162**: 135-148.
- Briones O. 1994. Origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia* **45**: 263-279.
- Burrough P. A. 1987. *Principles of Geographical Information System for land resources assesment*. Clarendon. Press, Oxford, EUA.

- Bustamante, O. E. 2003. Variación espacial y temporal en la reproducción y estructura poblacional de *Stenocereus thurberi*: una cactácea columnar del matorral costero del Sur de Sonora, México. Tesis Maestría, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Callaway R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Campbell, J. B. 1996. *Introduction to remote sensing*. 2nd Ed. The Guilford Press, New York. 622 p.
- Cano-Santana Z., C. Cordero y E. Ezcurra. 1992. Termoregulación y eficiencia de interceptación de luz en *Opuntia pilifera* Weber (Cactaceae) *Acta Bot. Mex.* 16: 63-72.
- Cantú Treviño S. 1953. La Vega de Metztlán en el Estado de Hidalgo. *Bol. Soc. Mex. Geog. Est.* 75: 1-284.
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO, Instituto de Biología-UNAM, Agrupación Sierra Madre S. C., México.
- Chapman A. D. y J. R. Busby. 1994. Linking plant species information to continental biodiversity inventory, climate modelling and environmental monitoring. In: R. I. Miller (Ed). *Mapping the diversity of nature*. Chapman & Hall, London, pp. 179-195.
- Clark Labs. 2003. IDRISI Kilimanjaro. Clark University, Worcester, Massachusetts, USA.
- Cody M. L. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. *American Naturalist* 102: 107-148.
- Cody M. L. 1986. Diversity, rarity and conservation in Mediterranean-climate regions. En: Soulé M. E. Ed. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*, pp. 122-152. Sinauer, Sunderland.
- Cole, LaMont C. 1949. The Measurement of Interspecific Association. *Ecology* 30(4): 411-424.
- CONANP: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2003. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán, México. 202 p.
- Connell J. H. 1961. The effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle, *Balanus balanoides*. *Ecol. Monogr.* 31: 61-104.
- Connell J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- Dahlgren R. M., Clifford H. T. y Yeo P. F. 1985. The families of monocotyledons. Springer-Verlag, Berlin.
- Daiyuan P., A. Bouchard, P. Legendre y G. Domon. 1998. Influence of edaphic factors on the spatial structure of inland halophytic communities: A case study in China. *Journal of Vegetation Science* 9(6): 797-804.
- Dale M. R. T. 1999. *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Daniel, Wayne W. 2006. *Bioestadística: base para el análisis de las ciencias de la salud*. Limusa-Wiley. México. 924 p.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. John Murray, London.
- Davies M. S., y R. W. Snaydon. 1976. Rapid population in a mosaic environment. III. Measurements of selection pressures. *Heredity* 36: 59-66.
- Davies, F. W. 1994. Mapping and monitoring terrestrial biodiversity using geographic information systems. En Peng, C.I. & Chou, C.H. (eds.), págs. 461-471. *Biodiversity and Terrestrial Ecosystems*. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph series No 14, Taipei.



- Diggle P. J. 1983. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Drury W. H. 1974. Rare species. *Biological Conservation* 6: 162-169.
- Eguiarte L. E., V. Souza, y A. Silva-Montellano. 2000. Evolución de la familia Agavaceae: Filogenia, Biología reproductiva y genética de poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66: 131-150.
- Emmons L. H. 1980. Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecological Monographs* 50: 31-54.
- ERDAS. 1995. ERDAS field guide. 3rd Edition. ERDAS Inc. Atlanta Georgia. 627 p.
- Esparza-Olguín L. G. 2004. ¿Qué sabemos de la rareza de especies vegetales? Un enfoque genético – demográfico. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 75: 17-32.
- Esparza-Olguín L. G., T. Valverde y M. C. Mandujano. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology*, 47: 229-245.
- Fager, Edgard, W. 1957. Determination and Analysis of Recurrent Groups. *Ecology*. 38(4): 586-595.
- Falk D. A. y Holsinger K. E. 1991. *Genetics and conservation of Rare Plants*. Oxford University Press, Oxford.
- FAO-UNESCO. 1974. *Soil Map of the World 1:5000 000*. Volume I. UNESCO. Paris.
- Fiedler, P. L. y J. J. Ahouse. 1992. Hierarchies of cause: toward an understanding of rarity in vascular plant species. En P. L. Fiedler y S. K. Jain (eds.), *Conservation biology: the theory and practice on nature conservation, preservation and management*. pp. 23-47. Chapman and Hall, Londres.
- Fischer J., D. B. Lindenmayer, H. A. Nix, J. L. Stein y J. A. Stein. 2001. Climate and animal distribution: a climatic analysis of the Australian marsupial. *Trichosurus caninus*. *Journal of biogeography* . 28: 293-304.
- Fisher M. y Mathies D. 1998. RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae) *American Journal of Botany* 85: 811-819.
- Flores Mata G., Jiménez L. J., Madrigal, S. X., Moncayo, R. F. Takaki, T. F. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana. Dirección de Agrología. Secretaría de Recursos Hídricos. México.
- Fortin M. J. y Dale, M. R. T. 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- García E. 1981. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto de Geografía. UNAM. México.
- García-Mendoza A. 1995. Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. En E. Linares, P. Dávila, F. Ching, R. Bye, y T. Elías [eds.], *Conservación de plantas en peligro de extinción: Diferentes enfoques*. pp. 59-83. UNAM. México, D. F.
- García-Mendoza A. 1998. Con sabor a maguey. *Guía de la Colec. Nat. de Aga. y Noll. del Jardín Botánico del Inst. Biol. UNAM*. UNAM. México. 114p.
- García-Mendoza A. 2002. Distribution of *Agave* (Agavaceae) in México. *Cactus and Succulent Journal*. 74: 177-186.
- García-Mendoza A. 2007. Los agaves de México. *Ciencias* 87: 14-23.
- Gaston K. J. 1984. *Rarity*. Chapman and Hall, London.
- Gause G. F. 1934. *The struggle for Existence*. Hafner, New York. (Reprinted 1964).
- Gause G. F. 1935. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals. *J. Exp. Biol* 12: 44-48.

- Gentry H. S. 1982. *Agaves of continental North America*. The University of Arizona Press, Arizona.
- Golubov, J., M. C. Mandujano, F. Mandujano. 2005. *Diversidad alfa y beta en Opuntia y Agave*. Monografías Tercer milenio. 221 pp.
- González F. y P. Hiriart. 1978. La vegetación de la cuenca del río Metztlán. Resúmenes de los trabajos del VII Congreso Mexicano de Botánica. México pp. 88-89.
- González G. A. 2004. Biología reproductiva y genética de poblaciones del *Agave garciaemendozae*. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- González Medrano F. y P. Hiriart Valencia. 1978. La vegetación de la Cuenca del río Metztlán. Resúmenes de los trabajos del VII Congreso Mexicano de Botánica, pp. 88-89. *Sociedad Botánica de México*. México.
- Good-Avila S., Souza, V. Gaut B. S. y Eguarte L. E. 2006. Timing and rate of speciation in Agave (Agavaceae) PNAS **103**(24): 9124-9129.
- Granados D. 1993. Los Agaves en México. Universidad Autónoma Chapingo. México.
- Greig Smith H. P. 1979. The use of random and contiguous quadrants in the study of the structure of plants communities. *Annals of Botany* **16**:293-316.
- Greig Smith H. P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Griggs R. F. 1940. The ecology of rare plants. Bulletin of Torrey Botanic Club **67**: 575-594.
- Grubb P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* **52**: 107-145.
- Guisan A., S. B. Weiss y A. D. Weiss. 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology* **143**:107-122.
- Haase P., Pugnaire, F. I., Clarck, S. C. y Incoli, L. D. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern. *Journal of Vegetation Science* **7**: 527-534.
- Haase, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-Function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* **6**: 575-582.
- Hanski I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environments with and without predation. *Oikos* **37**: 306-312.
- Harper J. L. 1981. The means of rarity. En: Synge H. Ed. *Biological Aspects of Rare Plant Conservation*, pp. 189-203, John Wiley and Sons, Nueva York.
- Harper J. L. 1985. Modules, branches and the capture of resources. In: *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms* (J. B. C. Jackson, L. W. Buss & R. E. Cook, eds) pp. 1-33. Yale University Press. New Haven.
- Holmgren, M., M. Scheffer and M. A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* **78**: 1966-1975.
- Howell D. 1972. Physiological adaptations in the syndrome of chiropterophily with emphasis on the bat *Leptonycteris* Lydekker, Ph.D. Dissertation. University of Arizona, Tucson.
- Hubbell S. P. 2001. The unified neutral theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbell S. P. y Foster R. B. 1986. Commonness and rarity in a Neotropical forest: implications for tropical tree conservation. En: Soulé M. E. Ed. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*, pp. 205-231. Sinauer, Sunderland.
- Hutchinson G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology* **22**: 415-427.
- INEGI. 1991. Datos básicos de la Geografía de México. 142 pp. Cartas de uso de suelo y vegetación. Escala 1:1,000, 000; 1:250, 000. Varias fechas.
- INEGI. 1992. Síntesis Geográfica del estado de Hidalgo. Aguascalientes, México.

- INEGI. 2002. <http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/hgo/rh.cfm>.
- Ives A. R. and May, R. M. 1985. Competition within and between species in a patchy environment: relations between microscopic and macroscopic models. *Journal of Theoretical Biology*. 11: 65-92.
- Jenzen, D. H. 1986. Chihuahuan Desert nopaleras: Defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17: 595-636.
- Jenzen, J. R. 1996. Introductory Digital Image Processing: a remote sensing perspective. 2nd edition, Prentice Hall, New Jersey, 316 p.
- Kingsland S. E. 1985. Modeling Nature. University of Chicago Press. Chicago.
- Krebs Ch. J. 1985. Ecología: Estudio de la Distribución y la Abundancia. Segunda Ed. Harla. México.
- Kreitman M., Shorrocks, B. and Dytham, C. 1992. Genes and ecology: two alternative perspectives using *Drosophila*. In: *Genes in Ecology* (R. J. Berry, T. J. Crawford and G. M. Hewitt, eds.), pp. 281-312. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Kuban J. F. 1989. The pollination biology of two populations of the big bang century plant, *Agave havardiana* Trel: a multiple pollinator syndrome with floral specialization for vertebrate pollinators. Ph.D. dissertation, Syracuse University, New York.
- Kuban J. F., J. Lawley y R. L. Neill. 1983. The partitioning of flowering century plants by black-chinned and lucifer hummingbirds. *Southwestern Naturalist* 28: 143-148.
- Kunin W. E. y Gaston K. G. 1997. *The Biology of rarity: Patterns, Causes and Consequences of Rare-Common Differences*. Chapman and Hall, Londres.
- Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science (Washington)* 241: 1455-1460.
- Lande R. 1995. Mutation and conservation. *Conservation Biology* 9: 782-791.
- Lavorel S. y P. Chesson. 1995. How species with different regeneration niches coexist in patchy habitats with local disturbances. *Oikos* 74: 103-114.
- Legendre P. y Fortin, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.
- Legendre P. y Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Second English edition. Elsevier Publishers, Amsterdam, Holanda.
- Lindenmayer D. B., H. A. Nix, J. P. McMahon, M. F. Hutchinson y M. T. Tanton. 1991. The conservation of Leadbeater's possum, *Gymnobelideus leadbeateri* (McCoy): a case study of the use of bioclimatic modeling. *Journal of Biogeography* 18: 371-383.
- Lynch A. J. J. y Villancourt R. E. 1995. Genetic diversity in the endangered *Phebalium daviessii* (Rutaceae) compared to that in two widespread congeners. *Australian Journal of Botany* 43: 181-191.
- MacArthur R. H. and Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- MacMahon, J. y F. H. Wagner. 1985. *The Mojave. Sonoran and Chihuahuan Deserts of North América*. En: M. Evenari, I. Noy-Meir y D. W. Goodall (Eds.) *Hot deserts and arid shrublands*. A. Serie: *Ecosystems of the World*. 12A. Elsevier. Amsterdam. pp. 105-202.
- Maestre F. T. 2006. Análisis y modelización de datos espacialmente explícitos en Ecología. *Ecosistemas* 3: 1-6.
- Margules, C.R., Nicholls, A.O. & Austin, M.P. 1987. Diversity of Eucalyptus species predicted by a multi-variable environment gradient. *Oecologia* 71: 229-232.
- Martens S. N., Breshears, D. D., Meyer, C. W. y Barnes, F. J. 1997. Scales of above-ground and below-ground competition in a semi-arid woodland detected from spatial pattern. *Journal of Vegetation Science* 8: 655-664.

- Martínez, M. 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de Plantas Mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México.
- Martínez, R. J. 2002. Introducción a la Percepción Remota y a los Sistemas de Información geográfica. Editorial UJED-CONACyT. 160 p.
- Maurer A. B. 1994. Geographical Population Analysis: tools for the analysis of biodiversity. Blackwell Scientific Publications. EUA.
- May R. M. 1973. On relationships among various types of population models. *American Naturalist*. 107: 46-57.
- McAuliffe, J. 1991. Demographic shifts and plant succession along a late Holocene soil chronosequence in the Sonoran Desert of Baja California. *Journal of Arid Environments* 20: 165-178.
- McIntosh, RP. 1998. The myth of community as organism Perspectives in Biology and Medicine. 41(3): 426-438.
- McKenzie N. L. & Roffe, J. K. 1986. Structure of bat guilds in the Kimberley mangroves. Australia. *Journal of Animal Ecology* 55: 401-420.
- Menges E. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* 4: 52-62.
- Miller, R.I. 1994. Mapping the Diversity of Nature. Chapman and Hall, London.
- Milligan B. G., Leebens-Mack J. y Strand A. E. 1994. Conservation genetics beyond the maintenance of marker diversity. *Molecular Ecology* 3: 423-435.
- Molina Frenar F., y L. E. Eguiarte. 2003. The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern México: Contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany* 90: 1016-1024.
- Morrison, M. L. y L. S. Hall. 2002. Standard terminology: toward a common language to advance ecological understanding and application. En: J. M., Scott, P. J. Heglund M. L., Morrison, J. B. Haufler, M. G. Raphael, W. A. Wall y F. . Samson (eds). *Predicting species occurrence: issues of accuracy and scale*. Island Press, Washington, USA. 43-52.
- Nix H. A. 1986. A biogeographic analysis of the Australian elapid snakes. In: R. Longmore (ed.) *Atlas of elapid snakes*. Australian. *Flora and Fauna Series* 7: 4-15.
- O'Brien S. J. 1994. The cheetah's conservation controversy. *Conservation Biology* 8: 1153-1155.
- Ortiz C. G. 1980. La vegetación xerófila de la Barranca de Metztlán, Hgo. Tesis Licenciatura. UNAM. México.
- Ouborg N. J. y Van Treuren R. 1995. Variation in fitness-related characters among small and large population of *Salvia pratensis*. *Journal of Ecology* 83: 369-380.
- Perry J. N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J. L., Miriti, M., Jakomulska, A. y Citron-Pousty, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578-600.
- Pianka E. R. 1975. Niche relations of desert lizards. En M. L. Cody y J. M. Diamond [eds.], *Ecology and evolution of communities*. pp. 292-314. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachussets.
- Rabinowitz D. 1981. Seven forms of rarity. En Synge H. [Ed.]. *Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. pp 205-217. John Wiley y Sons., Nueva York.
- Rabinowitz D., Cairns S. y Dillon T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: Soulé M. E. Ed. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. pp. 182-203. Sinauer, Sunderland.
- Ricklefs R. E., y G. L. Miller. 2000. *Ecology*. W. H. Freeman and Company. New York.

- Rocha M. M. 2006. Ecología evolutiva comparada en cinco especies de *Agave*. Tesis doctoral. Instituto de Ecología. UNAM. México.
- Rocha M. M., Good A. S., Molina F., Arita H. T., Castillo A., García M. A., Silva M. A. 2005. Pollination, biology and adaptive radiation of Agavaceae, with special emphasis on the genus *Agave*. *Aliso*. (22): 329-344.
- Romero M. U. 2006. Modelo probabilístico de la distribución geográfico-espacial de la cactácea *Astrophytum myriostigma* LEM. (1839) en la Sierra "El Sarnoso", Durango, México. Tesis de Maestría. Universidad Juárez del Estado de Durango. México. 76p.
- Rossi R. E., Mulla, D. J., Journel, A. G. y Franz, E. H. 1992. Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs*. 62: 277-314.
- Russo, D., Regina E. and J. B. J. Harrison. 1995. Slope and aspect influences on plant distribution in a semi-arid region of central New México. *Annual Meeting*. Ecological Society of América.
- Rzedowski J. 1968. Las principales zonas áridas de México y su vegetación. *Bios* 1: 4.
- Rzedowski J. 1994. Vegetación de México. Limusa. México, D. F.
- Salas de León S. 1998. Distribución geográfica y ecológica de la flora amenazada de extinción en la zona árida de San Luis Potosí, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. 91 p.
- Sánchez Salas J. 2002. Distribución geográfica de la flora cactológica con estatus de conservación de la Sierra El Sarnoso, Durango, México. Tesis Licenciatura. Universidad Juárez del Estado de Durango. 77 p.
- Sánchez-Cordero V., A. T. Peterson y P. Escalante Pliego. 2001. El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. *En*: H. M. Hernández, A. N. García A., F. Álvarez y M. Ulloa (comps.) *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Instituto de Biología. UNAM. México. pp. 359-379.
- Sánchez-Mejorada H. 1978. Manual de campo de las cactáceas y suculentas de la Barranca de Metztitlán. *Sociedad Mexicana de Cactología*. México.
- Sánchez-Mejorada H. 1979. Observaciones sobre la distribución altitudinal de algunas cactáceas en la Sierra Madre Occidental. *Cact. Suc. Mex. Sociedad Cactológica Mexicana* 26(2): 31-34.
- Schaffer, W. M., y M. V. Schaffer. 1977. The reproductive biology of Agavaceae: I. Pollen and nectar production in four Arizona agaves. *Southwestern Naturalist*. 22: 157-168.
- Scheinvar, G. E. 2008. Genética de poblaciones silvestres y cultivadas de dos especies mezcaleras: *Agave cupreata* y *Agave potatorum*. Tesis Maestría. UNAM. 109 p.
- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, J., Parker M. y Bishop J. G. 1994. Evaluating approach to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Schoener T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Schoener T. W. 1986. Overview: kinds of ecological communities ecology becomes pluralistic. *En* J. Diamond y T. Case [Eds.]. *Community ecology*. Harper and Row. NY.
- Scott J. M., T. H. Tear y F. W. Frank. 1996. Gap Analysis: A landscape approach to biodiversity planning. *American society for Photogrammetry and Remote Sensing*. Baltimore, Meriland.
- Segerstrom K. 1962. Geology of the south central Hidalgo and northeastern México Mex. U. S. Geol. Survey Bull. 1104- C, p 87-162.

- Shorrocks B. and Rosewell. 1987. Spatial patchiness and community structure coexistence and guild size of drosophilids on ephemeral resources. *In: organization of Communities: Past and Present* (J. H. R. Gee & P. S. Giller, eds), pp. 29-52. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Shorrocks B., Alkinson, W. and Chartersworth, P. 1979. Competition on a divided and ephemeral resource. *Journal of Animal Ecology* 48: 899-908.
- Silva-Montellano A. y L. E. Eguiarte. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity. *American Journal of Botany* 90: 377-387.
- Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*. 19: 605-611.
- Simpson, G. G., A. Roe and R. C. Lewontin. 1960. *Quantitative Zoology*. Harcourt Brace Jovanovich, New York.
- Slauson L. A. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* 87: 825-836.
- Slauson L. A. 2001. Insights on the pollination biology of *Agave* (Agavaceae). *Haseltonia*, pp. 10-23.
- Soulé M. E. 1986. Patterns of diversity and rarity: their implications for conservation. *En: Soulé M. E. Ed. Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. pp. 111-124. Sinauer, Sunderland.
- Stewart A. J. A., John, E. A. y Hutchings, M. J. 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. *En The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity* (eds. Hutchings, M. J., John, E. A. y Stewart A. J. A.), pp 1-8, Blackwell Science, Cambridge, Reino Unido.
- Sillies G. F. 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198: 1177-1178.
- Stockwell, D. R. B. and D. Peters. 1999. GARP. *Int. J. Geogr. Inf. Sci.* 13, 143.
- Stockwell, D. R. B. and I. R. Noble. 1992. GARP. *Math. Comp. Simul.* 33, 143.
- Sturges, H. A. The Choice of a Class Interval. *Journal of American Statistical Association*, 21: 65-66.
- Tambutti M. 2002. Diversidad del género *Agave* en México: una síntesis para su conservación. Tesis de licenciatura. UNAM, México.
- Tansley A. G. 1917. On competition between *Gallium sylvestre* Poll. (*G. asperum* Schreb) on different types of soil. *Journal of Ecology* 5: 173-179.
- Tillman D., Mattson, M. and Langer, S. 1981. Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography* 26: 1020-1033.
- Tivy J. 1993. Biogeography: a study of plants in the ecosphere. Longman Scientific y Technical Publishers, EUA.
- Tokeshi M. 1999. *Species coexistence. Ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science. Cambridge, Reino Unido.
- Toledo V. M. y M. J. Ordóñez. 1993. The biodiversity scenario of México: A review of terrestrial habitats. *En T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, y J. Fa [Eds.]. Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. pp. 757-777. Oxford University Press. NY.
- Trejo, S. R. E. 2007. Dinámica de la polinización de *Agave difformis*, *A. garcía-mendozæ* y *A. striata* (Agavaceae) en la Barranca de Metztitlán, Hidalgo. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, México.

- Trujillo Argueta S. 1984. Distribución geográfica y ecológica de *Echinocactus platyacanthus* un ejemplo de distribución disyunta. *Cact. Suc. Mex. Sociedad Cactologica Mexicana*, XXIX. 4: 75-79.
- Valiente-Banuet, A. 1988. *The generality and underlying mechanisms of the nurse-plant association phenomenon, In the arid and semiarid regions of the world*. Departamento de Ecología, Instituto de Biología, UNAM, México.
- Wall R. and Begon, M. 1985. Competition and fitness. *Oikos* 44: 356-360.
- Watt A. S. 1947. Pattern and process in plant community. *Journal of Ecology* 12: 1-22.
- Whitford P. B. 1949. Distribution of woodland plants in relación with succession and clonal growth. *Ecology* 30: 199-208.
- Wilson J. B. 1988. Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology*. 25: 279-296.
- Witkowski E. T. F. y T. G. O'Connor. 1996. Topo-edaphic, floristic and physiognomic gradients of woody plants in a semi-arid African savanna woodland. *Vegetatio* 124(1): 9-23.
- Zamudio R., Rzedowski, J., Carranza, G., Calderón de Rzedowski. 1992. La Vegetación del Estado de Querétaro. Instituto de Ecología. Pátzcuaro, Michoacán, México.