



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

PATRONES DE ASOCIACIÓN ENTRE CACTÁCEAS Y
PLANTAS PERENNES EN UN BOSQUE TROPICAL
CADUCIFOLIO DEL CENTRO DE MÉXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

ALMA DELIA GODINEZ MANRIQUEZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ANA MARÍA CONTRERAS GONZÁLEZ

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO

MARZO DEL 2023





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.

Agradecimientos

A la UNAM, por abrirme sus puertas y convertirse en mi casa; por ser parte de mi formación académica y también personal. Gracias por todo el conocimiento y aprendizaje, pero, sobre todo por permitirme vivir una de las etapas más bellas de mi vida.

Agradezco de la manera más sincera a la Dra. Ana María Contreras González, mi tutora. Gracias por aceptarme como su alumna, por creer en mi desde el día uno hasta hoy y por dirigir esta tesis, nada de esto hubiera sido posible sin usted. Gracias por su apoyo tan incondicional, por las incontables veces que resolvió mis dudas (así fueran las más sencillas), gracias por la paciencia, el tiempo, la enseñanza y por compartir su conocimiento conmigo. Quiero expresar que verdaderamente me siento contenta de haber sido su alumna, atesoro mucho las salidas a campo; desde las risas, las pláticas durante la comida y la cena, las caminatas junto al río, hasta el haber vaciado en los formatos los tantísimos datos que permitieron que esta tesis se realizara. Gracias por alentarme durante todo este tiempo, pero especialmente por ser alguien gentil, empática y sencilla.

A los miembros del jurado, la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, por brindarme su tiempo y observaciones para la mejora del presente trabajo. Al Dr. Héctor Octavio Godinez Álvarez, por sus sugerencias y valiosas aportaciones que lograron enriquecer el presente trabajo, pero especialmente por ser parte de la inspiración para encontrar el tema de mi tesis, y cultivar aún más el amor hacia las cactáceas en las clases del monográfico. Al Dr. Francisco Alberto Rivera Ortiz, por su apoyo y los comentarios que permitieron mejorar el presente trabajo. Y finalmente al Dr. Juan Pablo Castillo Landero, por su tiempo, sugerencias y comentarios, pero sobre todo por amabilidad y compromiso pese a ser un miembro externo de la FESI.

Al Dr. Oswaldo Téllez Valdés, por su ayuda para la determinación de algunos ejemplares vegetales.

A la Dra. Laura Nuñez Rosas, por haberme asesorado en la realización de los análisis de redes de interacción.

A Kati, Isra, Quevedo y Chío, por haberme brindado su valioso apoyo y esfuerzo en el campo para la toma de datos. Sin ustedes esto no se hubiera logrado, gracias por las anécdotas compartidas y por hacer más llevadera la estancia en la reserva.

A las autoridades de Bienes Comunales de la localidad de Santa María Tecomavaca, por habernos permitido realizar el presente trabajo en su comunidad.

Dedicatorias

A mis padres, Audelia Manriquez Rangel y Raymundo Godinez López, porque son mi más grande pilar en la vida, porque los amo mucho y porque siempre han creído en mí a pesar de mis inseguridades. No existen las palabras suficientes para agradecerles por todo lo que han hecho por mí, pero verdaderamente agradezco mucho el apoyo, su amor y la confianza que han depositado en mí. Sé que están orgullosos de lo que soy y de cada uno de mis logros, pero yo lo estoy aún más de ustedes.

A mis hermanos, Iván y Jocelyn, por acompañarme a lo largo de mi vida, por ponerle esa chispa de alegría en mi día a día, por su apoyo, complicidad, cariño y por enseñarme tanto.

A mi tío Arturo, porque me apoyaste para que tomara el curso de ingreso a la universidad, porque sin ti esto muy posiblemente no estaría pasando... y aunque no sé si vas a leer estas palabras en algún momento, estoy y estaré eternamente agradecida contigo.

A Miriam Anaí, porque lejos de ser mi prima eres una hermana para mí, y porque a pesar de la distancia que nos separa, me has mostrado el significado real de la familia. Gracias por ser quién eres, por creer en mí y siempre ser un lugar cálido.

A Alan Omar, porque me has apoyado de mil maneras y aún no sé cómo agradecerte, porque la calidez de tu corazón se ha convertido en mi hogar, porque hemos crecido juntos, crees en mí, no sueltas mi mano y me impulsas a seguir adelante (incluso ante las adversidades de la vida). Y porque me amas, me aceptas como soy, y porque yo te amo.

A Fanny, por ser mi amiga desde hace más de catorce años, por haberte quedado cerquita de mí, apoyándome en los buenos y malos momentos. Gracias por cuidar de mí, por ser tan linda y por tu cariño.

A Olivia, porque eres una de mis mejores amigas y uno de mis sitios seguros, porque has creído en mí, y porque eres luz en mi vida. Gracias por ser alguien leal, por tu cariño, por los buenos momentos, así como por las adversidades que hemos atravesado, porque las hemos logrado superar y hoy seguimos aquí.

A Jani, porque eres alguien importante para mí, porque me has brindado tu apoyo y la alegría de tu ser, y porque a pesar de todo seguimos acompañándonos en esta vida.

A Isis, porque desde la preparatoria me has echado porras, porque has creído en mí y valoro mucho tu amistad; sé que siempre podré contar contigo.

A Emilio, porque tu amistad es invaluable, porque verdaderamente me escuchas, prestas atención hasta el más mínimo detalle y porque has sido muy empático.

A Ceci, porque aunque llegaste casi al final de la licenciatura (y en uno de mis momentos más oscuros), llegaste y te quedaste. Gracias por ser tan cálida, por la complicidad, por estar siempre que lo he necesitado, pero, sobre todo, gracias por ser un hogar para mí. No sé si agradecer al destino o a alguien en específico, pero hoy me siento contenta y afortunada porque estás mi vida, verdaderamente eres alguien muy importante para mí.

A Chilis, porque siempre has tenido las palabras exactas para curar mi corazón, pero especialmente porque me haces sentir valiente y segura. Eres alguien muy importante para mí y alguien a quien mi corazón adora.

A Yatsiry, porque fuiste mi primera amiga en la universidad, porque hoy sigues en mi vida y porque siempre has sido alguien muy cálida y amable conmigo. Gracias por mostrarme que los verdaderos amigos existen.

A Oscar Daniel, por todos los momentos que compartimos en la licenciatura, porque siempre serás alguien especial para mí y porque sé que a pesar de todo puedo contar contigo.

A Sandi, porque aunque nuestra amistad comenzó al final de la carrera, has sido alguien muy empática y cálida conmigo, porque me hace feliz que seamos amigas y porque has estado en momentos difíciles.

A Kati, encontrarnos en el laboratorio incorrecto fue lo mejor que me pudo ocurrir, porque me animaste a encontrar un mejor lugar; uno que nos unió. Gracias por ser tú misma siempre, por tu cariño, y por convertir las salidas a campo en algo muy especial; por haberme ayudado a medir los tantísimos árboles y cactus, por todos los momentos compartidos, incluso en los que faltó agua para tomar y las mandarinas fueron nuestra salvación.

A Edith, porque tu amistad es importante para mí; tú me has escuchado cuando más lo he necesitado y me has brindado tu apoyo, porque eres alguien real y porque sin importar que no seamos las más cercanas, sé que puedo contar contigo en todo momento. Gracias por alentarme y por confiar tanto en mí.

A Carlos Garfias, mi amiguito del bosque, porque verdaderamente me siento contenta de haber coincidido contigo y porque eres una persona que me transmite mucha calma. Gracias por siempre enviarme fotos de patos o de flores cuando más lo necesito.

Finalmente, el presente trabajo es dedicado a aquellas personas que han sido amables, nunca dejaron de creer en mí y me apoyaron a concluir este trabajo a pesar de todas las dificultades que se han presentado. Y también es dedicado a las personas que formaron parte importante de mi vida pero que por alguna razón tuvieron que irse, gracias, porque aprendí mucho de ustedes en su momento y porque los llevo en lo profundo de mi ser.

*No te rindas, aún estás a tiempo
De alcanzar y comenzar de nuevo,
Aceptar tus sombras,
Enterrar tus miedos,
Liberar el lastre,
Retomar el vuelo.*

*No te rindas que la vida es eso,
Continuar el viaje,
Perseguir tus sueños,
Desterrar el tiempo,
Correr los escombros,
Y destapar el cielo.*

*No te rindas, por favor no cedas,
Aunque el frío queme,
Aunque el miedo muerda,
Aunque el sol se esconda,
Y se calle el viento,
Aún hay fuego en tu alma
Aún hay vida en tus sueños.*

Mario Benedetti.

ÍNDICE

1. Resumen	1
2. Introducción	2
2.1 Interacciones positivas y negativas	2
2.2 Las zonas áridas y semiáridas de México	2
2.3 Facilitación en plantas	3
2.4 La familia Cactaceae	3
2.5 Bosque tropical caducifolio	3
2.6 Factores que explican el nodricismo	4
2.7 Atributos funcionales en las plantas nodrizas	4
2.8 Elementos geográficos que influyen en el establecimiento de las cactáceas	4
2.9 Redes de interacción	6
2.10 Estudios sobre facilitación por plantas nodrizas en zonas áridas y semiáridas	6
3. Objetivos	9
3.1 Objetivo general.....	9
3.2 Objetivos particulares	9
4. Área de estudio	10
5. Métodos	10
5.1 Trabajo de campo.....	10
5.1.1 Patrones de asociación de las cactáceas con las plantas perennes	10
5.1.2 Estimación de la cobertura de las plantas perennes	11

6. Análisis de datos	12
6.1 Patrones de asociación de las cactáceas con las plantas perennes	12
6.2 Densidad de cactáceas en sitios encontrados en pendientes y sitios planos	12
6.3 Distribución espacial de los individuos de cactáceas	12
6.4 Redes de interacción cactácea-planta perenne	12
6.5 Intensidad de asociación	14
6.6 Amplitud del nicho de las especies de cactáceas	14
6.7 Preferencia de las cactáceas con las especies de plantas perennes	14
6.8 Atributos funcionales de las plantas nodrizas	14
6.9 Elementos geográficos que influyen en el establecimiento de las cactáceas	15
7. Resultados	15
7.1 Patrones de asociación entre las cactáceas y las plantas perennes	18
7.2 Densidad de cactáceas en sitios encontrados en pendientes y sitios planos	20
7.3 Distribución espacial de los individuos de cactáceas	21
7.4 Redes de interacción cactácea-planta perenne	22
7.5 Intensidad de asociación	25
7.6 Amplitud del nicho de las especies de cactáceas	30
7.7 Preferencia de las cactáceas con las especies de plantas perennes	31
7.8 Atributos funcionales de las plantas nodrizas	35
7.8.1 Densidad de plantas perennes Vs número de individuos de cactáceas	35
7.8.2 Cobertura de las plantas perennes en el espacio Vs número de individuos de cactáceas	36

7.9	Elementos geográficos que influyen en el establecimiento de las cactáceas	39
7.9.1	Orientación de las cactáceas con respecto a las plantas perennes	39
7.9.2	Distancia de las cactáceas con respecto al tallo de las plantas perennes...	41
8.	Discusión	44
8.1	Densidad de cactáceas en sitios encontrados en pendientes y sitios planos	44
8.2	Distribución espacial de los individuos de cactáceas	45
8.3	Patrones de asociación de las cactáceas con las plantas perennes	46
8.4	Redes de interacción cactácea-planta perenne	47
8.5	Intensidad de asociación	49
8.6	Amplitud del nicho de las especies de cactáceas	52
8.7	Preferencia de las cactáceas con las especies de plantas perennes	52
8.8	Atributos funcionales de las plantas nodrizas	56
8.8.1	Densidad de plantas perennes Vs número de individuos de cactáceas	56
8.8.2	Cobertura de las plantas perennes Vs número de individuos de cactáceas	56
8.9	Elementos geográficos que influyen en el establecimiento de las cactáceas	57
8.9.1	Orientación de las cactáceas con respecto a las plantas perennes	57
8.9.2	Distancia de las cactáceas con respecto al tallo de las plantas perennes...	58
9.	Conclusiones	59
10.	Literatura citada	61

Índice de figuras

Figura 1. Especies de cactáceas encontradas en el Cañón el Sabino, Oaxaca.....	16
Figura 2. Número promedio de los individuos de cactáceas asociados y no asociados en sitios en pendientes y sitios planos.	18
Figura 3. Número promedio de los individuos asociados y no asociados de cada especie de cactácea en sitios en pendientes.....	19
Figura 4. Número promedio de los individuos asociados y no asociados de cada una de las especies de cactáceas encontradas en sitios planos.....	19
Figura 5. Densidad de individuos de cactáceas encontrados en sitios en pendientes y sitios planos.	20
Figura 6. Red de interacciones cactácea-planta perenne correspondiente a sitios con inclinación en el Cañón el Sabino, Oaxaca.....	23
Figura 7. Red de interacciones cactácea-planta perenne correspondiente a sitios planos en el Cañón el Sabino, Oaxaca.	24
Figura 8. Representación gráfica de la matriz de interacciones cactácea-planta perenne en el Cañón el Sabino, Oaxaca.	26
Figura 9. Correlación de Spearman entre el número de individuos asociados y la densidad de plantas perennes en el Cañón el Sabino.....	35
Figura 10. Correlación de Spearman entre el número de individuos de cactáceas asociadas y la cobertura de las plantas perennes.	37
Figura 11. Cobertura en porcentaje de las especies de plantas perennes incluyendo espacio abierto en dos condiciones	38
Figura 12. Orientaciones de las especies de cactáceas con respecto al tronco de las plantas perennes con las cuales se asocian.	40

Índice de cuadros

Cuadro 1. Forma de crecimiento y sitio en donde se localizaron las especies de cactáceas en el Cañón el Sabino, Oaxaca.	16
Cuadro 2. Listado de las especies de plantas perennes con las que se asociaron las especies de cactáceas encontrados en pendientes y sitios planos en el bosque tropical caducifolio en el Cañón el Sabino, Oaxaca..	17
Cuadro 3. Valores del índice varianza/media empleados para calcular la distribución que presentan los individuos de cactáceas en sitios en pendiente y sitios planos.	21
Cuadro 4. Valores del índice varianza/media empleados para calcular la distribución de los individuos de cada una de las especies de cactáceas encontradas en sitios en pendiente y sitios planos.	21
Cuadro 5. Análisis de residuales estandarizados de las especies de plantas perennes a las que se encontraron asociados <i>C. calipensis</i> , <i>C. pallida</i> y <i>F. recurvus</i> en sitios en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca.	27
Cuadro 6. Análisis de residuales estandarizados de las especies de plantas perennes a las que se encontraron asociados <i>L. hollianus</i> , <i>M. haageana</i> y <i>M. polyedra</i> en sitios en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca.	28
Cuadro 7. Análisis de residuales estandarizados de las especies de plantas perennes a las que se encontraron asociados <i>M. geometrizzans</i> , <i>N. tetetzo</i> y <i>O. pilifera</i> en sitios en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca.....	29
Cuadro 8. Índice de Levins de la amplitud del nicho del establecimiento de las especies de cactáceas en sitios en pendientes y en sitios planos en el Cañón el Sabino..	30

Cuadro 9. Análisis de residuales estandarizados de la preferencia de <i>C. calipensis</i> , <i>C. pallida</i> y <i>F. recurvus</i> hacia las plantas perennes en sitios localizados en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca..	32
Cuadro 10. Análisis de residuales estandarizados de la preferencia de <i>L. hollianus</i> , <i>M. haageana</i> , <i>M. polyedra</i> hacia las plantas perennes en sitios localizados en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca..	33
Cuadro 11. Análisis de residuales estandarizados de la preferencia de <i>N. tetetzo</i> y <i>O. pilifera</i> hacia las plantas perennes en sitios localizados en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca.....	34
Cuadro 12. Categorías de distancia con respecto al tallo de las plantas perennes observadas, esperadas y residuales en las que se encontró a <i>M. polyedra</i> , <i>M. haageana</i> y <i>C. calipensis</i> en sitios localizados en pendientes..	42
Cuadro 13. Categorías de distancia con respecto al tallo de las plantas perennes observadas, esperadas y residuales en las que se encontró a <i>C. pallida</i> , <i>L. hollianus</i> y <i>F. recurvus</i> en sitios localizados en pendientes.....	42
Cuadro 14. Categorías de distancia con respecto al tallo de las plantas perennes observadas, esperadas y residuales en las que se encontró a <i>O. pilifera</i> , <i>N. tetetzo</i> y <i>M. geometrizzans</i> en sitios localizados en pendientes..	43
Cuadro 15. Categorías de distancia con respecto al tallo de las plantas perennes observadas, esperadas y residuales en las que se encontró a <i>M. polyedra</i> y <i>C. calipensis</i> en sitios planos.....	43

1. Resumen

Debido a las condiciones ambientales que presentan las zonas áridas y semiáridas, así como en el bosque tropical caducifolio, las cactáceas logran establecer interacciones con plantas perennes, las cuales se conocen como “nodrizas”. En este último ambiente las condiciones no son tan estresantes como en los desiertos o matorrales, sin embargo, en la temporada de lluvias es probable que se presente una respuesta de competencia entre las plantas por factores como luz y humedad debido al crecimiento excesivo de pastos y hierbas. Los estudios sobre interacciones entre cactáceas y plantas perennes en bosque tropical caducifolio son escasos. Por lo que el objetivo del presente estudio fue conocer los patrones de asociación que existen entre cactáceas y plantas perennes en un bosque tropical caducifolio del centro de México, para inferir si se encuentra presente la facilitación en este ambiente. Para ello se trazaron seis parcelas de 50 X 20 m, tres en laderas y tres en sitios planos, cubriendo un área total de 6000 m² en el Cañón el Sabino, en la localidad de Santa María Tecomavaca. Se registraron las asociaciones entre cactáceas y plantas perennes, se consideró la orientación de las cactáceas con respecto a las plantas nodrizas, así como la distancia entre las cactáceas y el tallo de la planta. También se tomó nota de los individuos de cactáceas encontrados en espacios abiertos. Se encontró que existen patrones de asociación entre cactáceas y plantas perennes, sin embargo, estos patrones son diferentes en los sitios sin inclinación. Las cactáceas se distribuyen de manera agregada en ambos sitios, y se establecen bajo la copa de las plantas con mayor frecuencia hacia el noroeste en sitios en pendientes y hacia el norte en sitios planos. En cuanto a las redes de interacción, estas nos revelan que *M. luisana* y *P. praecox* son especies importantes para el establecimiento de las diferentes especies de cactáceas en el bosque tropical caducifolio en los sitios con inclinación, mientras que en sitios planos lo son dos especies del género *Bursera* y *P. tithymaloides*. En cuanto a las especies de cactáceas, en los dos sitios la gran mayoría prefieren establecerse tanto cerca como lejos debajo de la copa de varias especies de plantas nodrizas.

Por otra parte, la densidad y la cobertura de las plantas perennes son atributos funcionales importantes para el establecimiento de las cactáceas, ya que favorecen el aumento del número de individuos de cactáceas asociadas a las plantas nodrizas, sin embargo, esto no ocurre en sitios planos.

Palabras clave: Redes de interacción, densidad, distribución, facilitación, cactus, selva baja caducifolia.

2. Introducción

2.1 Interacciones positivas y negativas

La riqueza y distribución de las comunidades vegetales se logra gracias al balance neto de las interacciones que se desarrollan entre las especies (Bond *et al.*, 2001; Choler *et al.*, 2001). Por un lado, las interacciones positivas ayudan en el establecimiento, crecimiento y desarrollo de las plantas cuando los factores abióticos podrían afectar su crecimiento y supervivencia (Bertness y Hacker, 1994; Greenlee y Callaway, 1996; Pugnaire y Luque, 2001). Por el contrario, las interacciones negativas destacan cuando los recursos no son limitantes en el ambiente, condición bajo la cual, las plantas incrementan su productividad y adaptación, lo cual ocasiona que algunos individuos adquieran con más facilidad los recursos que otros, produciendo un efecto negativo que contribuye al decremento en la tasa de crecimiento y en la adecuación de las especies afectadas (Callaway y Walker, 1997; Callaway *et al.*, 2002).

El balance que existe entre las interacciones positivas y negativas, como la facilitación y la competencia, desempeña un papel central en la dinámica de las poblaciones, así como en la estructura, composición y diversidad de las comunidades vegetales (Callaway, 1995; Armas y Pugnaire, 2005; Valiente-Banuet *et al.*, 2006). Este balance cambia a lo largo de gradientes de disponibilidad de los recursos, en el cual el éxito y adaptación de las especies interactuantes estarán determinados por las condiciones ambientales del hábitat de los organismos (Pugnaire y Luque, 2001). Ya que, a nivel fisiológico, el estrés ambiental ocasiona que las plantas tengan una limitación en su productividad fotosintética principalmente en zonas áridas y semiáridas, donde las condiciones ambientales son limitantes y desfavorables (Grime, 1982; Brooker y Callaghan, 1998).

2.2 Las zonas áridas y semiáridas de México

Estas zonas abarcan aproximadamente el 50% del territorio nacional (Tarango, 2005) y se caracterizan por presentar elevados niveles de radiación solar, lo que determina que en el suelo existan altas temperaturas, por otra parte, en estos sitios la precipitación es uno de los factores limitantes, ya que es irregular e impredecible. Lo anterior ocasiona que las plantas de estos ambientes presenten altas tasas de mortalidad en las primeras etapas de su desarrollo, como lo son durante la germinación y el establecimiento de éstas (Nobel, 1980; González, 2012).

2.3 Facilitación en plantas

Las condiciones ambientales en zonas áridas y semiáridas determinan que el establecimiento y el crecimiento de las plántulas de diferentes especies vegetales se presente bajo interacciones positivas como la facilitación (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Callaway, 1995; Callaway, 2007). La facilitación consiste en el reclutamiento y establecimiento no azaroso de los individuos de una especie bajo la copa de las plantas perennes (Cody, 1985). Este fenómeno se ha descrito en diversos grupos de plantas (Armas y Pugnaire, 2005; Reyes-Oliva *et al.*, 2002), en zonas áridas este mecanismo se ha estudiado principalmente en cactáceas (Drezner, 2006; Castillo y Valiente-Banuet, 2010; García y del Carmen Mandujano, 2010; Golubov *et al.*, 2010).

2.4 La familia Cactaceae

Los individuos de esta familia tienen ciclos de vida muy largos, sin embargo, desde que la radícula emerge, hasta la etapa adulta, están expuestas a diferentes factores de mortalidad, principalmente por las condiciones ambientales donde habitan (del Carmen Mandujano *et al.*, 1998; Rosas-Barrera y del Carmen Mandujano, 2001), ya que estas condiciones pueden ocasionar que estas plantas presenten una baja tasa de germinación y supervivencia, y por lo tanto que en algunas poblaciones se presente un bajo número de individuos (Aranda, 2015).

Las cactáceas se distribuyen en su mayoría en el desierto Chihuahuense y Sonorense, así como también en el centro de México, particularmente en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán (Becerra, 2000). Sin embargo, estas plantas también se distribuyen en otros tipos de vegetación, como dunas, bosques templados, bosque tropical caducifolio, entre otros (Miguel-Talonia *et al.*, 2014).

2.5 Bosque tropical caducifolio

El bosque tropical caducifolio ocupa aproximadamente el 11.7% de la superficie nacional (CONABIO, 2020), se distribuye en la vertiente del Pacífico de México, desde el sur de Sonora y el suroeste de Chihuahua, hasta el sur de México, atravesando la parte centro, por Oaxaca, hasta Chiapas y continuando hasta Centroamérica (Meave *et al.*, 2012; CONABIO, 2020). Este tipo de vegetación se caracteriza principalmente por presentar un periodo corto de lluvias y una prolongada sequía, donde las especies de plantas pierden sus hojas. A menudo se distribuye en laderas de cerros, en sitios con pendientes ligeras a moderadas (Murphy y Lugo, 1986; Bullock y Solís-Magallanes, 1990).

2.6 Factores que explican el nodricismo

Debido a las condiciones ambientales que presentan las zonas áridas y semiáridas, así como en el bosque tropical caducifolio, las cactáceas logran establecer interacciones con plantas perennes, las cuales se conocen como “nodrizas” (Lustre *et al.*, 2014). Estas plantas ofrecen un microambiente bajo sus copas con condiciones favorables para la germinación y establecimiento de los individuos, donde la temperatura es menor en comparación con los espacios abiertos o desprovistos de vegetación, mientras que la humedad, el nivel de nitrógeno y los nutrientes tienden a ser mayores bajo la copa de las plantas (Steenbergh y Lowe, 1977; Zúñiga *et al.* 2005; Márquez *et al.*, 2013; Llambí *et al.*, 2017).

2.7 Atributos funcionales en las plantas nodrizas

Además de los factores que explican el nodricismo existen algunas características que presentan las plantas nodrizas que son consideradas como atributos funcionales en el proceso de facilitación (Díaz, 2017). Entre estas se encuentra la densidad de individuos que algunas especies de nodrizas pueden alcanzar en zonas áridas y semiáridas (Valiente-Banuet *et al.*, 2006), la cobertura (Drezner, 2006) y densidad de la copa (Drezner, 2006), la altura del individuo asociado con respecto a la cobertura y el microclima que ofrece la planta (Bravo-Mendoza *et al.*, 2007), así como la presencia de espinas, las cuales brindan protección contra herbívoros y reducen el calor o estrés hídrico (Bravo-Mendoza *et al.*, 2007).

2.8 Elementos geográficos que influyen en el establecimiento de las cactáceas

Además de los atributos funcionales descritos en el párrafo anterior, se ha encontrado que existen algunos elementos geográficos que influyen en el establecimiento, distribución, morfología e incluso en la reproducción de las cactáceas, dentro de éstos se encuentra con gran relevancia la inclinación de los sitios donde se distribuyen los individuos de cactáceas (Cody, 1985), debido a que la incidencia de los rayos solares puede tener un efecto determinante en etapas críticas como el establecimiento (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; García y Mandujano, 2010); la orientación que tienen las cactáceas debajo de las plantas nodrizas, ya que puede haber diferencias en la incidencia de la luz en las distintas orientaciones (Valiente-Banuet, 1991), y la distancia entre dos plantas, debido a que la cercanía o lejanía hacia otras plantas favorece su éxito en el ambiente (Nobel, 1980).

Respecto a la inclinación, existen estudios que abordan este factor, como el estudio realizado por Ehleringer y House (1984), en el cual encontraron que la biznaga de barril (*Ferocactus acanthodes*) se distribuye principalmente en laderas debido a que recibe un mayor calentamiento por la incidencia solar en invierno. Así mismo, el tetecho (*N. tetetzo*) se distribuye principalmente en laderas en el bosque tropical caducifolio (Contreras-González, 2015). Por otro lado, Springer *et al.* (2015), mediante un modelo de regresión logístico modelaron la respuesta del saguaro (*C. gigantea*) a futuros eventos como incendios y heladas, así como también a los cambios ambientales; concluyeron que el incremento de la radiación solar y de la pendiente favorecen la probabilidad del establecimiento de esta especie en los pies de montaña.

En cuanto a la orientación, particularmente en las cactáceas, Valiente-Banuet y Ezcurra (1991) encontraron que la supervivencia del tetecho (*Neobuxbaumia tetetzo*) resultó mayor bajo las nodrizas cuando los individuos se encontraban localizados al norte bajo la copa de las plantas. Así mismo, Golubov *et al.* (2010) realizaron un estudio en un matorral xerófilo, en el cual encontraron que el 63% de los individuos de la biznaga de color carne (*M. carnea*) se localizaron orientados entre el norte y el suroeste debajo de las nodrizas, además de que las condiciones de temperatura y humedad en esas orientaciones resultaron similares bajo la copa de las especies nodrizas, así como también en espacios abiertos. Por último, García y del Carmen Mandujano (2010) describe que el peyote (*L. williamsii*) se establece principalmente hacia el sur de las nodrizas, lo cual está relacionado con la diferencia de los factores ambientales, como la radiación solar y su distribución debajo de las copas de las plantas nodrizas.

En cuanto a la distancia que existe entre la planta beneficiada y la nodriza, se ha demostrado en zonas áridas que las plantas que crecen alejadas del centro de las nodrizas se exponen a mayores porcentajes de radiación fotosintéticamente activa, aumentando así su tamaño y por tanto su supervivencia (Nobel, 1984). En un estudio realizado por Bravo-Mendoza *et al.* (2007) en un matorral xerófilo, reporta que los individuos del tetecho (*N. tetetzo*) con mayor tamaño (42 cm), se encontraron entre los 80 y 100 cm de distancia a la planta nodriza, mientras que a los individuos más pequeños (20 cm) se encontraron entre los 0 a 20 cm de distancia. En el estudio realizado por Larrea (2007), se encontró una correlación significativa entre el tamaño del mezcalito (*Stenocereus griseus*) y la distancia hacia las plantas nodrizas, mostrando que los individuos pueden incrementar de tamaño significativamente con respecto a la distancia de las especies nodrizas.

2.9 Redes de interacción

Una herramienta que permite representar la relación entre dos o más especies y que además describe la estructura de las comunidades biológicas, son los análisis de redes de interacción (Bascompte y Jordano, 2007). Las redes pueden ser unipartitas, en las cuales los enlaces se establecen entre cualquiera de los nodos de la red, o bipartitas, en donde solo se establecen conexiones entre nodos de los dos grupos distintos (Jordano *et al.*, 2009). Estos análisis utilizan matrices de interacción y diferentes índices que permiten saber la relación entre las especies (Bascompte y Jordano, 2007). Las matrices pueden ser representadas gráficamente como una red, la cual se compone de nodos (especies de los dos grupos interactuantes), los cuales están interconectados por medio de enlaces (Jordano *et al.*, 2009).

Particularmente en plantas, se han estudiado las interacciones por pares de especies desde un enfoque de red para comprender cómo las interacciones positivas como la facilitación y el nodricismo, además de ensamblar comunidades, contribuyen a la preservación de la biodiversidad (Levins y Lewontin, 1985). En zonas áridas y semiáridas se ha descrito que las redes de interacción entre plantas (incluyendo cactáceas), se comportan como redes mutualistas con una estructura no aleatoria y anidada, en donde pocas nodrizas generalistas facilitan una gran cantidad de especies, mientras que el resto de las plantas nodrizas facilitan solo un subconjunto de ellas (Verdú y Valiente-Banuet, 2008).

2.10 Estudios sobre facilitación por plantas nodrizas en zonas áridas y semiáridas

Los trabajos enfocados en la facilitación por plantas nodrizas se han realizado en gran mayoría en zonas áridas y semiáridas, los cuales han revelado que existen efectos positivos y negativos en las semillas (Zepeda, 2010), plántulas y juveniles de cactáceas que se establecen debajo de alguna planta nodriza (Franco y Nobel, 1989; Flores-Martínez *et al.*, 1994; Nobel, 2002; Contreras-González, 2015).

Por mencionar algunos estudios que abordan este tema tenemos los siguientes: en el caso del saguaro (*Carnegiea gigantea*) se ha descrito que este cactus se establece gracias al palo verde (*Cercidium microphyllum*) (McAuliffe, 1984). Así mismo, el falso peyote (*Lophophora diffusa*) se asocia con *Larrea tridentata* y *Acacia sororia*, donde las condiciones de luz, humedad y temperatura resultaron similares bajo las copas de estas nodrizas (Zúñiga *et al.* 2005). Además, García y Mandujano (2010) encontraron que el

peyote (*Lophophora williamsii*), se establece mediante *Larrea tridentata*, la autora encontró un mayor número de individuos bajo su copa, los cuales se distribuyeron de forma agregada. Por su parte, la liendrilla (*Astrophytum ornatum*) presenta una distribución agregada y requiere de una nodriza para su establecimiento (Zepeda, 2010).

En cuanto al bosque tropical caducifolio, existen pocos estudios que describan la facilitación en este ambiente. Sin embargo, en el bosque tropical caducifolio, Contreras-González (2015) realizó un estudio en el cual se encontró que *Cyrtocarpa procera*, *Euphorbia schlechtendalii* y *Mimosa luisana* funcionan como nodrizas, ya que mantienen la supervivencia de los individuos del tetecho (*N. tetetzo*), mientras que el establecimiento de las plántulas de esta especie no resultó mayor a 60 días en espacios abiertos.

Por mencionar otros estudios, Méndez *et al.* (2006) encontraron que las plántulas del órgano kanzacam (*Pterocereus gaumeri*) ubicadas bajo plantas perennes durante la temporada de lluvias tienen una mortalidad similar a la que ocurre en espacios abiertos, sin embargo, en temporada de sequía el 90% de las plántulas en espacios abiertos murió. Así mismo, Lustre *et al.* (2014) encontraron en un bosque tropical caducifolio que las plántulas del candelabro (*Pachycereus weberi*) se distribuyen de forma agregada, y que su nodriza, *Acacia cochliacantha*, mantuvo la supervivencia de los individuos (54%), mientras que el total de los individuos en espacios abiertos no sobrevivieron.

Justificación

La importancia del presente trabajo radica en que la mayoría de los estudios de interacciones como facilitación y competencia se han realizado principalmente en zonas áridas, como se ha descrito anteriormente, sin embargo, en bosque tropical caducifolio se han realizado muy pocos trabajos. Por otra parte, el bosque tropical caducifolio presenta condiciones menos estresantes que las que predominan en desiertos o matorrales, la temporada de lluvia es muy corta, en comparación con la de sequía (con una duración de alrededor de ocho meses), y en dicha temporada los árboles y arbustos pierden su follaje, lo cual crea condiciones de insolación y de temperaturas extremas a nivel del suelo durante esta temporada (Méndez *et al.*, 2006). Además, en la temporada de lluvias, es probable que se presente una respuesta de competencia entre los individuos de la comunidad por factores como la luz y la humedad durante la temporada de lluvias debido al crecimiento excesivo de hierbas y pastos (Contreras-González, 2015).

Finalmente, se ha descrito que este tipo de vegetación es uno de los más afectados por diversas actividades antropológicas como la agricultura y ganadería (Velázquez et al., 2003), ocasionando cambios en el uso de suelo, así como deforestación y fragmentación de estos ecosistemas (Ceballos et al., 2010; Ellis et al., 2016). Además, dentro de la gran variedad de familias de plantas que caracterizan al bosque tropical caducifolio, las cactáceas son uno de los grupos que están expuestos a diversas actividades antropogénicas tales como la ganadería, la agricultura, la colecta directa y el tráfico ilegal de semillas e individuos (Álvarez et al., 2004; Valverde et al., 2007).

Hipótesis

Debido a las condiciones ambientales que presentan las zonas áridas y semiáridas, las cactáceas establecen interacciones con plantas nodrizas, las cuales les permiten germinar y establecerse. Por otra parte, aunque el bosque tropical caducifolio presenta una temporada estresante durante la larga temporada de sequía y en ella se ha descrito que la mortalidad de las cactáceas es mayor, mientras que la supervivencia de los individuos es mayor bajo la copa de plantas perennes que en los espacios abiertos, se espera que en el bosque tropical caducifolio del presente estudio se presenten asociaciones entre cactáceas y plantas perennes.

Además, se ha reportado que las cactáceas se encuentran distribuidas principalmente en sitios con inclinación y en las orillas de las copas debido a que se exponen a mayores porcentajes de luz, por lo que se espera encontrar un mayor número de individuos en pendientes, así como a los individuos más alejados de los tallos de las plantas perennes.

3. Objetivos

3.1 Objetivo general

-  Conocer los patrones de asociación que existen entre cactáceas y plantas perennes en un bosque tropical caducifolio del centro de México, para inferir si se encuentra presente la facilitación en este ambiente.

3.2 Objetivos particulares

-  Determinar bajo qué especies de plantas perennes se encuentran asociados los individuos de cactáceas menores a un metro de talla, para establecer si existen patrones de asociación.
-  Comparar la densidad de individuos de cactáceas menores a un metro de talla en sitios planos y en laderas, para saber si la inclinación influye en la presencia de estos individuos en el bosque tropical caducifolio.
-  Determinar si el patrón de distribución de los individuos de las especies de cactáceas es aleatorio, uniforme o agregado en el sitio de estudio.
-  Construir redes de interacción de las cactáceas con las plantas perennes, para identificar las asociaciones que se presenten entre las especies en este ambiente.
-  Evaluar la intensidad y la preferencia de asociación entre las cactáceas y las plantas perennes, para saber si existen especies de plantas perennes clave en el establecimiento de las cactáceas en este ambiente.
-  Identificar si la asociación entre cactáceas y plantas perennes está influenciada por la densidad de individuos de plantas perennes en el sitio, por la cobertura que ocupan éstas en el área, y/o por la orientación de los cactáceas con respecto a las plantas perennes, para conocer qué factores podrían influir en el establecimiento de las cactáceas en el bosque tropical caducifolio.

- 🌵 Determinar si existen patrones de establecimiento de los individuos de cactáceas con relación a la distancia que existe entre las cactáceas con respecto al tallo de las plantas perennes, para inferir si ocurre la facilitación o la competencia en el bosque tropical caducifolio.

4. Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en el Cañón el Sabino, en la localidad de Santa María Tecomavaca, en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, en el estado de Oaxaca. Este sitio se encuentra entre las coordenadas 17° 51' 32.12" N y 97° 14' 43.44" W, a una altitud entre 600 y 900 msnm (Rivera-Ortiz *et al.*, 2008). El clima del sitio de estudio es seco cálido, con una temperatura media anual de 26.6 °C, la precipitación anual es de 493.6 mm, en donde los meses con mayor precipitación son de junio a octubre (datos originales de la estación meteorológica de Quiotepec (1951-2010; SMN, 2019). La vegetación característica del sitio de estudio es bosque tropical caducifolio asociado a bosques de cactáceas columnares (Valiente-Banuet *et al.*, 2009). En cuanto a las cactáceas encontramos a especies del género *Mammillaria*, *Ferocactus latispinus*, *Neobuxbaumia tetetzo*, entre otras. Entre las especies vegetales arbóreas predominantes se encuentra a *C. procera*, *Plumeria rubra*, *Ceiba aesculifolia var. parvifolia*, *Jatropha dioica*, *Parkinsonia praecox*, *Lysyloma divaricata*, *Bursera fagaroides*, *B. schlechtendalii*, *B. morelensis*, entre otras. Las especies arbustivas y herbáceas características son *Cnidoscylus tehuacanensis*, *E. schlechtendalii*, *Pedilanthus tithymaloides*, etc. (Valiente-Banuet *et al.*, 2009; Contreras-González, 2015). El sitio de estudio se caracteriza por la presencia de rocas sedimentarias calizas y lutitas del Cretácico inferior y conglomerados del Terciario inferior (INEGI, 2019).

5. Métodos

5.1 Trabajo de campo

5.1.1 Patrones de asociación de las cactáceas con las plantas perennes

En el sitio de estudio se trazaron seis parcelas de 50 X 20 m, tres en laderas y tres en sitios planos, cubriendo un área total de 6000 m² (Ruiz, 2007). Dentro de cada parcela se tomó nota de cada individuo de las especies plantas perennes encontradas, y se tomó nota en cm de los dos radios de la copa para posteriormente calcular la cobertura de cada una de las especies de las plantas (Irwin y Fletcher, 2003).

Se consideró como asociación al encontrar a los individuos de cactáceas menores a un metro de talla debajo de las copas de las plantas perennes. Teniendo en cuenta lo anterior, se tomó nota de la especie de planta perenne bajo la que se encontraba el individuo de cada especie de cactácea, asimismo se registró la orientación (norte, sur, este, oeste, noreste, noroeste, sureste, suroeste) de las cactáceas con respecto a la planta perenne, la distancia entre los individuos de cactáceas y el tallo de la planta, en este caso los datos se clasificaron en cinco categorías de porcentaje (esto para homogeneizar los datos de los radios de la copa de los árboles y arbustos) según la cercanía o lejanía del individuo al tallo de la planta perenne: 1) 0 a 20 %, 2) 21 a 40 %, 3) 41 a 60 %, 4) 61 a 80 % y 5) 81 a 100 %), dónde los valores más cercanos a 0 indican mayor cercanía al tallo de la planta perenne, y los valores más cercanos a 100, indican que se encuentran alejados al tallo y por lo tanto se encuentran en las orillas de las copas de las plantas perennes. Así mismo, se tomó nota si los individuos de cactáceas se encontraban en espacios abiertos.

5.1.2 Estimación de la cobertura de las plantas perennes

Con los datos de los radios de la copa de las plantas se obtuvo el valor de la cobertura para cada individuo de las plantas mediante la fórmula de la elipse ($C = r_1 \times r_2 \times \pi$), se realizó la sumatoria de la cobertura para cada especie y se expresó en metros, se calculó la cobertura relativa y en porcentaje para posteriormente calcular el valor de la cobertura incluyendo el valor del espacio abierto.

Con los datos de cobertura de las especies de plantas perennes obtenidos como se indicó anteriormente, se estimó el área que ocupa cada una de estas en el espacio (3000 m²) y se expresó en porcentaje. Para estimar el área sin vegetación (espacios abiertos) se calculó con base en la modificación de la técnica de la vara-claro (“Stick-gap”), en la cual se trazaron tres transectos de 50 m de largo separados cada 10 m en cada parcela previamente trazada para evaluar los patrones de asociación. En donde se utilizaron varillas de un metro de longitud, que se coloraron a nivel del suelo de forma perpendicular al transecto, y cada 2 m de distancia se midió en cm el espacio abierto, teniendo un total de 225 m muestreados en cada sitio. Finalmente, con esto se estimó el espacio abierto en cada parcela mediante la suma del espacio abierto muestreado y se expresó en porcentaje (Ríos-Casanova y Godinez-Álvarez, 2017).

6. Análisis de datos

6.1 Patrones de asociación de las cactáceas con las plantas perennes

Para conocer si existe una diferencia entre los individuos de cactáceas asociados a las plantas perennes y los individuos no asociados en sitios planos, pendientes, y por especie, se aplicó un GLM con distribución de Poisson.

6.2 Densidad de cactáceas en sitios encontrados en pendientes y sitios planos

Para comparar la densidad de cactáceas en ambas condiciones (sitios en pendientes y planos) y saber si la inclinación tiene un efecto sobre la presencia de estos individuos en el sitio de estudio, se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) con una distribución de Poisson (Garibaldi *et al.*, 2019).

6.3 Distribución espacial de los individuos de cactáceas

Para conocer la distribución de las cactáceas en el espacio se aplicó el Índice de dispersión de razón varianza/media ($\frac{s^2}{\bar{x}}$). Donde valores iguales a 1 indican una distribución aleatoria, valores menores a 1 una distribución uniforme y valores mayores a 1 una distribución agregada (Southwood y Henderson, 2009).

6.4 Redes de interacción cactácea-planta perenne

Con el fin de identificar las asociaciones entre las cactáceas y las especies de plantas perennes en los sitios planos y los sitios con pendiente se aplicaron análisis de las redes de interacción (uno para cada tipo de condición; sitios planos y laderas), se elaboró una matriz cuantitativa (frecuencia de la interacción) con el número de la frecuencia en la que un individuo de cactácea se observó debajo del dosel de la copa de una especie de planta perenne. Para la construcción de las redes de interacción se empleó el programa R (versión 3. 6. 0; R Development Core Team, 2019) en el cual se empleó el paquete Bipartite (Jordano *et al.*, 2009).

Para conocer el anidamiento de las redes de interacción entre cactáceas y nodrizas, es decir, el núcleo de las especies generalistas de ambos grupos, en el cual las especies interactúan entre ellas, y el núcleo de las especies especialistas que a su vez interactúa con el núcleo de las generalistas. Este parámetro se calculó mediante la temperatura (grado de desorden de la matriz). Para ello se empleó el paquete Binmatnest siguiendo la función `Nestedness` en el programa R (versión 3.6.0; R Development Core Team, 2019). Donde $T^{\circ} = 0$ indican que la matriz está anidada y $T^{\circ} = 100$ indica que no hay anidamiento. Para determinar si el valor del anidamiento de las matrices originales es más alto que el generado en matrices generadas al azar, se comparó contra 100 modelos nulos (Dormann, 2009). Este parámetro solo se calculó para los sitios localizados en pendientes, ya que en sitios planos el número de filas de la matriz fueron insuficientes para lograr estimarlo.

Para conocer la conectancia (C) de las redes de interacción, es decir, la fracción de interacciones registradas entre las cactáceas y las nodrizas respecto del total de interacciones posibles entre ambos grupos; donde a medida que incrementa la riqueza de especies de una comunidad, aumenta el número de interacciones registradas, también se empleó el paquete `Bipartite`, siguiendo la función `Networklevel` en el programa R (versión 3.6.0; R Development Core Team, 2019). En este caso los valores van de 0 a 1; donde valores cercanos a 0 indican que la red está poco conectada, mientras que los valores cercanos a 1 indican que la red está muy conectada (Dormann, 2009).

Para conocer la robustez (R) de las redes de interacción, es decir, la estabilidad de la red de interacción frente a extinciones secundarias de las cactáceas y nodrizas; para ello se empleó el paquete `Bipartite` siguiendo la función `Second.extinct` del programa R (versión 3.6.0; R Development Core Team, 2019). Esta función calcula las consecuencias de eliminar una especie de la red bipartita, con el trazado y estimación de la pendiente. Además, calcula el área debajo de la curva (donde $R = 1$ mayor resistencia a la pérdida de especies, es decir mayor robustez, y $R = 0$ sistema frágil y menor robustez), que fue generada por `Second.extinct` como una medida de la robustez del sistema ante la pérdida de especies (Memmott, *et al.*, 2004).

6.5 Intensidad de asociación

Para evaluar la intensidad de asociación en términos de la frecuencia de asociación entre las cactáceas y las plantas perennes, se empleó una Chi-cuadrada y posteriormente se aplicó un análisis de residuales estandarizados, para conocer la o las especies de plantas perennes a las que los individuos de cactáceas se asociaron con mayor frecuencia (Cerón, 2015).

6.6 Amplitud del nicho de las especies de cactáceas

Para conocer si las cactáceas se establecen bajo especies particulares de especies de plantas perennes, es decir, son especialistas en el área de estudio, se aplicó el Índice estandarizado de la amplitud del nicho, donde los valores cercanos a 0 indican una preferencia de establecimiento hacia pocas especies de plantas perennes, es decir son especialistas, y los valores cercanos a 1 indican una preferencia de establecimiento por parte de las cactáceas a varias plantas perennes es decir, son generalistas (Krebs, 1989; Colwell y Futuyma, 1971).

6.7 Preferencia de las cactáceas con las especies de plantas perennes

Con el fin de identificar si las cactáceas prefieren establecerse en alguna especie en particular de planta perenne con base a su cobertura y el número de individuos de cada especie de cactus asociados a cada especie de planta perenne, se aplicó un análisis de preferencia mediante el modelo logístico-lineal solo en sitios localizados en pendientes, ya que en los sitios planos el número de asociaciones fue menor (Everitt, 1977).

6.8 Atributos funcionales de las plantas nodrizas

Por otra parte, para los datos de la densidad de plantas perennes y porcentaje de cobertura en el espacio muestreado, así como el número de individuos asociados a cada especie de planta perenne, se aplicó la prueba de normalidad de Kolmogórov-Smirnov (Corder y Foreman, 2014) para determinar la prueba a utilizar.

Debido a que los datos densidad de plantas perennes, su cobertura y el número de individuos de cactáceas asociados no fueron normales, se aplicó una correlación de Spearman para determinar si existe una relación entre el número de individuos de cactáceas y la densidad de plantas perennes, así como entre el número de individuos de cactáceas y la cobertura de las plantas perennes (López-Kleine, 2017).

6.9 Elementos geográficos que influyen en el establecimiento de las cactáceas

Para saber si los individuos de cactáceas se establecen en alguna orientación en particular con respecto a las plantas perennes, se empleó un GLM con una distribución de Poisson (Dunteman *et al.*, 2006).

Finalmente, para determinar si las cactáceas se establecen en una distancia con respecto al tallo de las plantas perennes en particular se aplicó una prueba de Chi-cuadrada, y posteriormente se empleó un análisis de residuales estandarizados, para conocer en qué categoría de distancia se establecen principalmente los individuos de cada una de las especies de cactáceas bajo el dosel de las plantas perennes (Triola, 2004).

7. Resultados

En el bosque tropical caducifolio en el Cañón el Sabino se encontraron nueve especies de cactáceas; las cuales fueron *Coryphantha calipensis*, *Coryphantha pallida*, *Ferocactus recurvus*, *Lemaireocereus hollianus*, *Mammillaria haageana*, *Mammillaria polyedra*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Opuntia pilifera* (Figura 1). En cuanto a la forma de crecimiento de las especies, una presentó un crecimiento cespitoso, una de tipo cilíndrico, tres columnares (menores a un metro de talla) y cuatro globosas. Las nueve especies se localizaron en los sitios en pendientes, mientras que en sitios planos solo se encontraron dos (Cuadro 1).

En cuanto a las especies plantas perennes, se encontraron en total 39 especies, pertenecientes a 15 familias; siendo Euphorbiaceae, Fabaceae y Cactaceae las familias con mayor número de especies. En sitios localizados en pendientes se encontró el mayor número de especies de plantas perennes (35), de las cuales 31 especies fueron con las que se asociaron las cactáceas. En sitios planos se encontraron 24 especies de plantas, de las cuales solamente seis especies de plantas fueron con las que se asociaron las cactáceas (Cuadro 2).

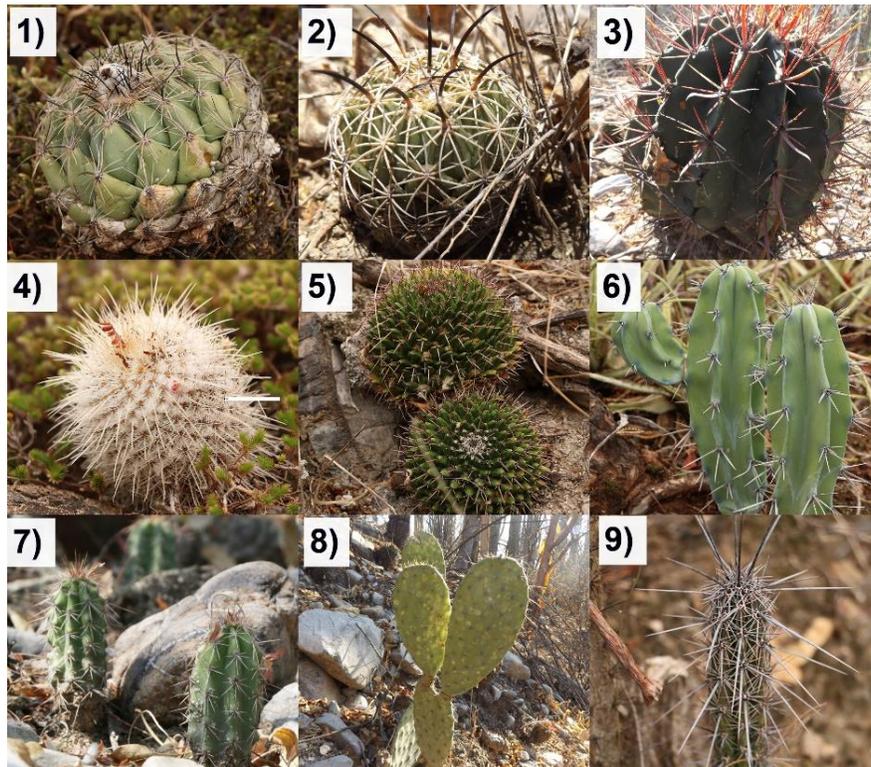


Figura 1. Especies de cactáceas encontradas en el Cañón el Sabino, Oaxaca: 1) *Coryphantha calipensis*, 2) *C. pallida*, 3) *Ferocactus recurvus*, 4) *Mammillaria haageana*, 5) *M. polyedra*, 6) *Myrtillocactus geometrizans*, 7) *Neobuxbaumia tetetzo*, 8) *Opuntia pilifera* y 9) *Lemaireocereus hollianus*. Fotografías 1,4, 5, 6, 7 y 9 tomadas por Ana María Contreras-González y 2,3 y 8, tomadas por Katia Isidra Flores.

Cuadro 1. Forma de crecimiento y sitio en donde se localizaron las especies de cactáceas en el Cañón el Sabino, Oaxaca. Donde: X representa la presencia de las especies.

Especie	Forma de crecimiento	Pendiente	Plano
<i>Coryphantha calipensis</i>	globosa	X	X
<i>Coryphantha pallida</i>	globosa	X	
<i>Ferocactus recurvus</i>	cilíndrico	X	
<i>Lemaireocereus hollianus</i>	columnar	X	
<i>Mammillaria haageana</i>	globosa	X	
<i>Mammillaria polyedra</i>	globosa	X	X
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	columnar	X	
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	columnar	X	
<i>Opuntia pilifera</i>	cespitoso	X	

Cuadro 2. Listado de las especies de plantas perennes con las que se asociaron las especies de cactáceas encontrados en pendientes y sitios planos en el bosque tropical caducifolio en el Cañón el Sabino, Oaxaca. Donde: X representa la presencia de las especies, A representa a las especies de plantas con las que las cactáceas se asociaron, y NA representan las especies con las que no se asociaron.

Familia	Especie	Pendiente	Condición	Plano	Condición
Anacardiaceae	<i>Amphipterygium adstringens</i>	X	A	X	NA
	<i>Cyrtocarpa procera</i>			X	A
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra</i>	X	A		
Asteraceae	<i>Dahlia sp.</i>			X	NA
	<i>Viguiera dentata</i>	X	NA	X	NA
Boraginaceae	<i>Heliotropium sp.</i>	X	A		
Burseraceae	<i>Bursera aloexylon</i>	X	A		
	<i>B. aptera</i>	X	A	X	NA
	<i>B. fagaroides</i>	X	A		
	<i>B. morelensis</i>	X	A	X	A
	<i>B. schlechtendalii</i>	X	A	X	A
Cactaceae	<i>Lemaireocereus hollianus</i>	X	NA	X	NA
	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	X	A		
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	X	A		
	<i>Opuntia pilifera</i>	X	A		
	<i>Pachycereus pringlei</i>	X	NA		
	<i>P. weberi</i>	X	A		
Convolvulaceae	<i>Ipomea arborescens</i>			X	NA
Euphorbiaceae	<i>Argythamnia guatemalensis</i>	X	A	X	A
	<i>Cnidoscolus tehuacanensis</i>	X	NA		
	<i>Croton sp.</i>	X	A	X	NA
	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	X	A	X	NA
	<i>Jatropha neopauciflora</i>	X	A	X	NA
	<i>Pedilanthus tithymaloides</i>	X	A	X	A
	<i>Sebastiania pavoniana</i>	X	A		
	<i>Sebastiania pavoniana</i>	X	A		
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i>	X	A	X	NA
	<i>A. macracantha</i>	X	A	X	NA
	<i>Caesalpinia melanadenia</i>	X	A	X	A
	<i>Mimosa luisana</i>	X	A	X	NA
	<i>Parkinsonia praecox</i>	X	A	X	NA
	<i>Prosopis laevigata</i>	X	A		
	<i>Senna wislizeni</i>	X	A	X	NA
Fouquieriaceae	<i>Fouquieria formosa</i>	X	A	X	NA
Loganiaceae	<i>Plocosperma buxifolium</i>	X	A		
Malvaceae	<i>Ceiba aesculifolia var. parvifolia</i>	X	A	X	NA
Rubiaceae	<i>Randia sp.</i>	X	A		
Simaroubaceae	<i>Castela tortuosa</i>	X	A	X	NA
Verbenaceae	<i>Lippia graveolens</i>	X	A		
	<i>sp.</i>			X	NA

7.1 Patrones de asociación entre las cactáceas y las plantas perennes

De forma general se encontró una diferencia entre el número de individuos de cactáceas asociados y no asociados a plantas perennes en sitios en pendientes ($X^2 = 572.62$, g. l. = 4, $P < 0.05$; Figura 2), mientras que en sitios planos no se encontraron diferencias entre el número de individuos de cactáceas asociados y no asociados a plantas perennes ($X^2 = 5.8221$, g. l. = 4, $P > 0.05$; Figura 2). Sin embargo, de las nueve especies de cactáceas, *L. hollianus* fue la única especie que no mostró diferencias en el número de individuos asociados y no asociados a plantas perennes en sitios en pendientes, ($X^2 = 39.88$, g. l. = 36, $P < 0.05$; Figura 3), mientras que en sitios planos no se encontraron diferencias ($X^2 = 0.0678$, g. l. = 8, $P > 0.05$; Figura 4). Lo cual nos indica que las asociaciones entre cactáceas y plantas perennes son importantes en este ambiente en las laderas.

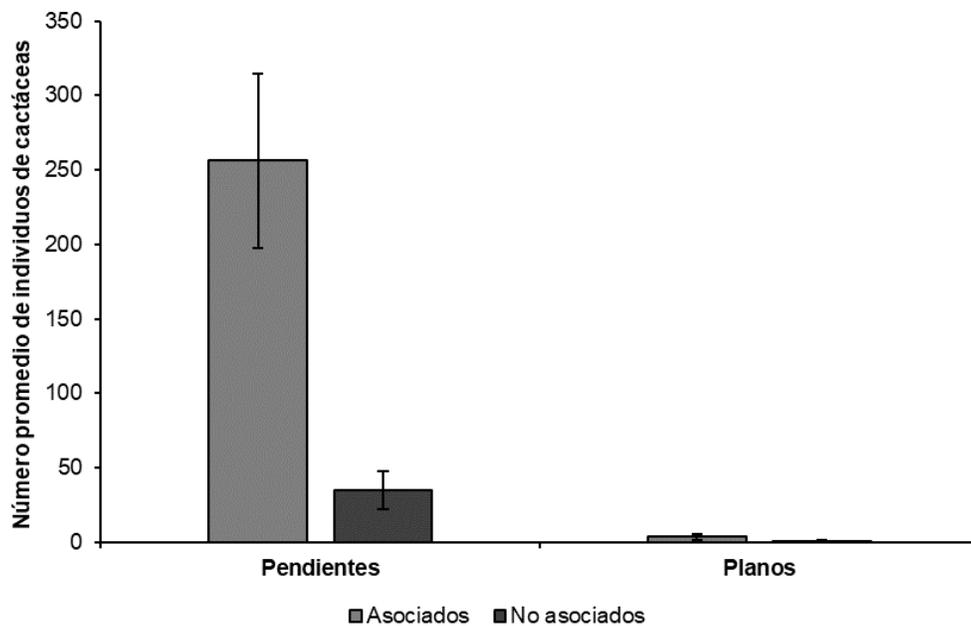


Figura 2. Número promedio de los individuos de cactáceas asociados y no asociados en sitios en pendientes y sitios planos.

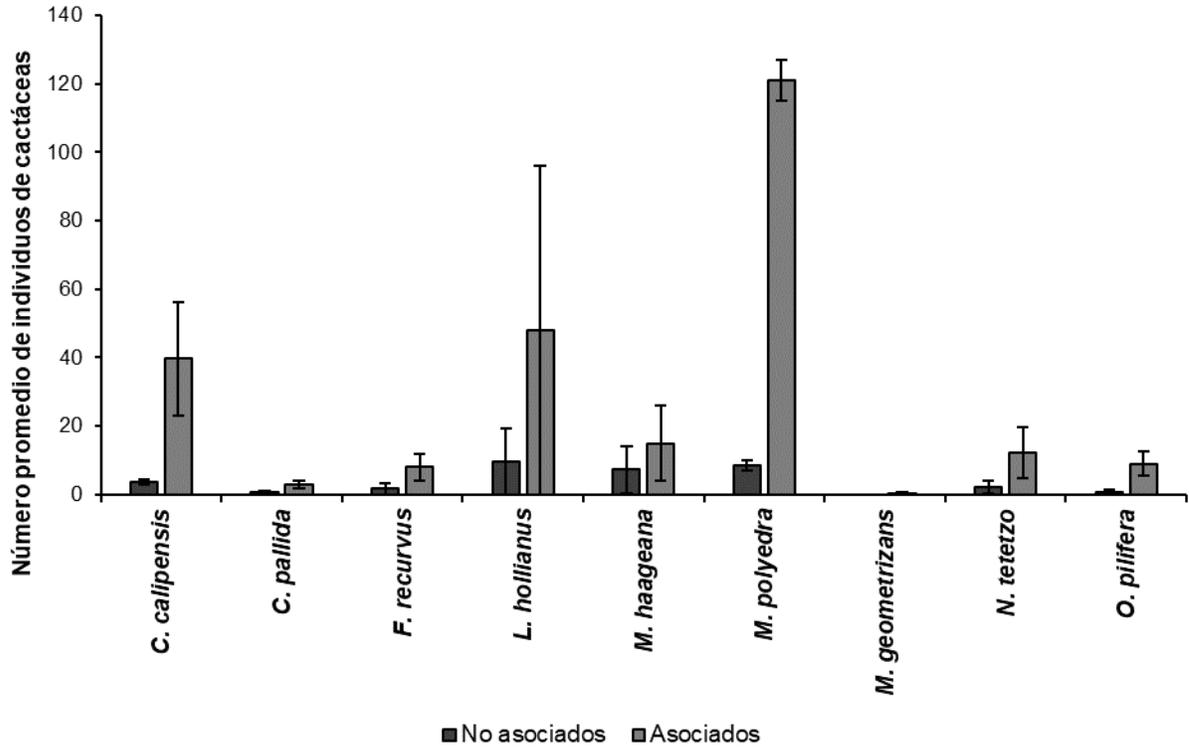


Figura 3. Número promedio de los individuos asociados y no asociados de cada especie de cactácea en sitios en pendientes.

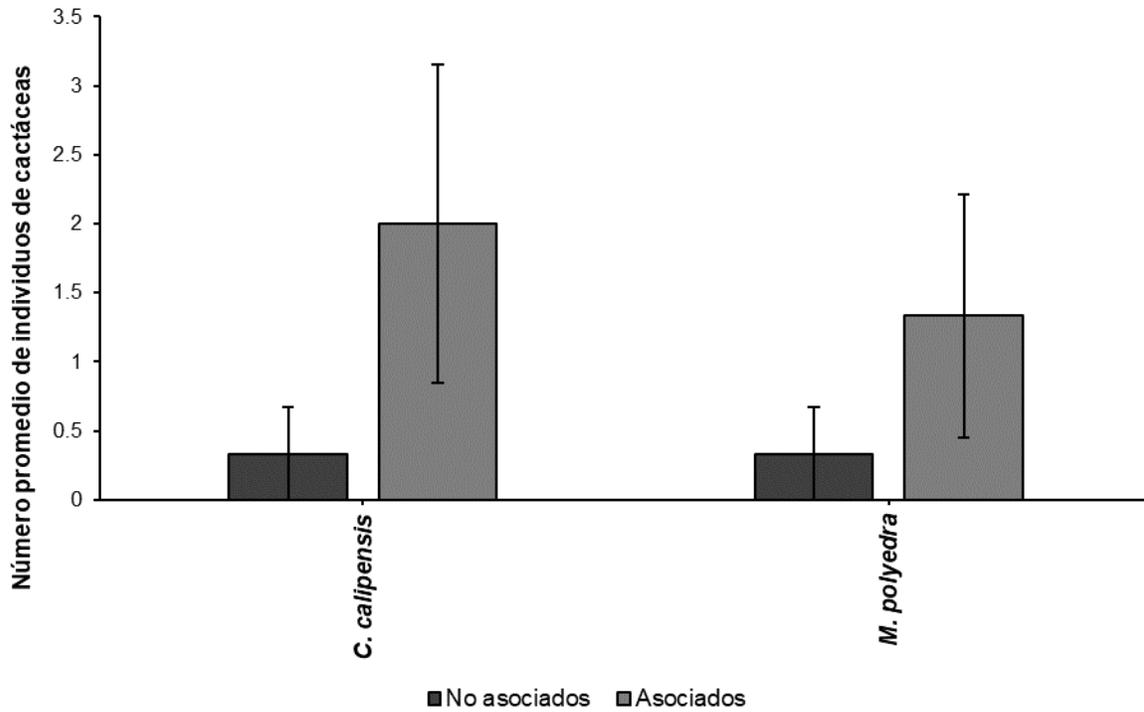


Figura 4. Número promedio de los individuos asociados y no asociados de cada una de las especies de cactáceas encontradas en sitios planos.

7.2 Densidad de cactáceas en sitios encontrados en pendientes y sitios planos

La densidad total estimada (en ambos sitios) fue de 1501.67 individuos/ha. Por otra parte, en los sitios localizados en pendientes se encontró la mayor densidad de cactáceas (296.33 ± 75.07 individuos/ha), mientras que en sitios planos se encontró un bajo número promedio de individuos (4 ± 2 individuos/ha) ($\chi^2=1121.6$, g. l. = 4, $P < 0.05$; Figura 5).

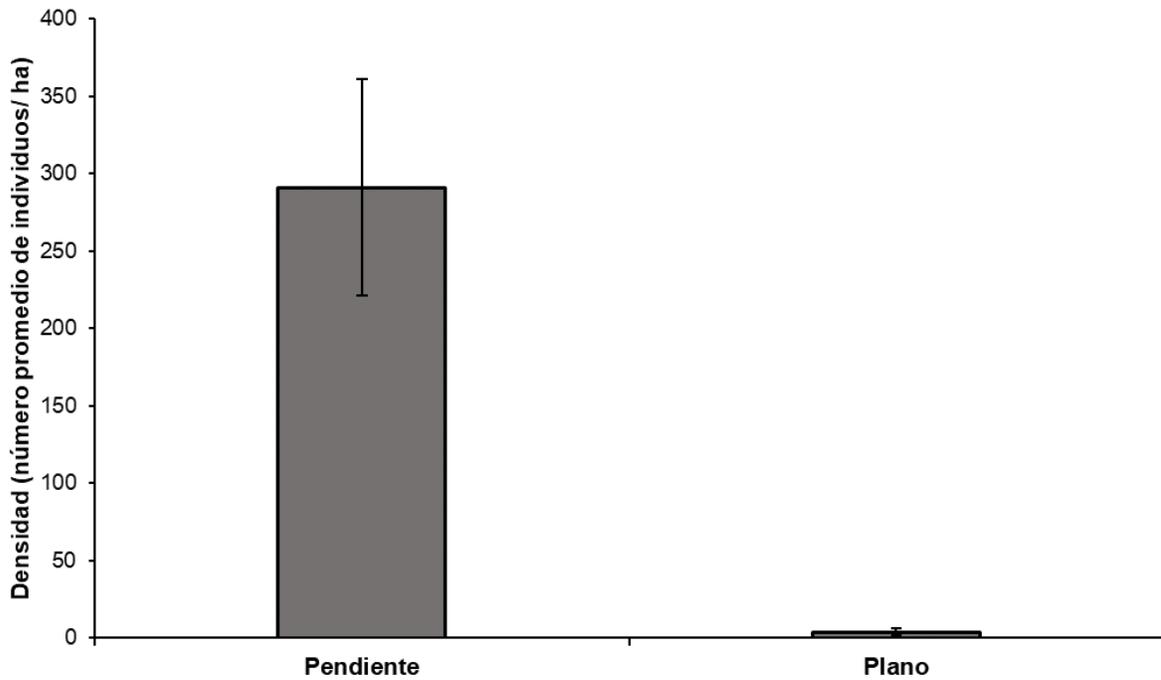


Figura 5. Densidad de individuos de cactáceas encontrados en sitios en pendientes y sitios planos.

7.3 Distribución espacial de los individuos de cactáceas

Se encontró una distribución de los individuos de cactáceas del tipo agregado, tanto en sitios planos como en sitios localizados en pendientes (Cuadro 3). En sitios en pendientes; *C. calipensis*, *C. pallida*, *F. recurvus*, *L. hollianus*, *M. haageana*, *N. tetetzo* y *O. pilifera*, presentaron una distribución de tipo agregado; en tanto que *M. polyedra* presentó una distribución de tipo uniforme y *M. geometrizzans* una distribución de tipo aleatoria. Mientras que, en sitios planos *C. calipensis* y *M. polyedra* presentaron una distribución de tipo agregado (Cuadro 4).

Cuadro 3. Valores del índice varianza/media empleados para calcular la distribución que presentan los individuos de cactáceas en sitios en pendiente y sitios planos.

Condición	S ²	\bar{X}	S ² / \bar{X}
Plano	12	4	3
Pendiente	16906.33	296.33	57.05

Cuadro 4. Valores del índice varianza/media empleados para calcular la distribución de los individuos de cada una de las especies de cactáceas encontradas en sitios en pendiente y sitios planos.

Especie cactus	Pendiente			Plano		
	S ²	\bar{X}	S ² / \bar{X}	S ²	\bar{X}	S ² / \bar{X}
<i>C. calipensis</i>	813.00	43.00	18.91	6.33	2.33	2.71
<i>C. pallida</i>	5.33	3.67	1.45	-	-	-
<i>F. recurvus</i>	96.33	9.67	9.97	-	-	-
<i>L. hollianus</i>	12033.33	63.33	190.00	-	-	-
<i>M. haageana</i>	956.33	22.33	42.82	-	-	-
<i>M. polyedra</i>	126.33	129.67	0.97	4.33	1.67	2.60
<i>M. geometrizzans</i>	0.33	0.33	1.00	-	-	-
<i>N. tetetzo</i>	258.33	14.67	17.61	-	-	-
<i>O. pilifera</i>	46.33	9.67	4.79	-	-	-

7.4 Redes de interacción cactácea-planta perenne

La red de interacción correspondiente a sitios que presentan inclinación se compone por nueve especies de cactáceas y 31 especies de plantas perennes. Se observa que *M. polyedra*, fue la especie que presentó el mayor número de enlaces (31), seguido de *L. hollianus* (18). En cuanto a las plantas perennes, *M. luisana* y *P. praecox* fueron las especies que presentaron un mayor número de enlaces (ocho cada una), seguido de *C. aesculifolia var. parvifolia* (7) (Figura 6). En cuanto a los parámetros a nivel de red, el valor del Índice de conectancia resultó alto (0.49), mientras que el valor de la robustez fue de 0.93, el cual nos indica que la red presenta una mayor resistencia ante la pérdida de especies. Finalmente, el valor del anidamiento resultó alto ($T^\circ = 7.43$) y significativo con respecto a los modelos nulos T° ($T^\circ = 18.17$, $P < 0.05$), esto nos muestra que la red es compleja y presenta un acomodo ordenado de las interacciones, además de la existencia de un núcleo que confiere estabilidad a la red, constituido por la interacción de las especies generalistas entre sí mismas y a su vez con las especies especialistas.

La red de interacción de sitios planos se compone por dos especies de cactáceas y seis especies de plantas perennes. En este sitio, *C. calipensis* fue la cactácea que presentó el mayor número de enlaces (seis), mientras que *M. polyedra* solo presentó tres enlaces. En esta condición, *B. morelensis* y *P. tithymaloides* fueron las especies que presentaron un mayor número de enlaces (dos enlaces cada una; Figura 7). El valor del Índice de conectancia resultó alto (0.71), y el de robustez de 0.76, lo cual nos indica que la red presenta una resistencia alta ante la pérdida de especies.

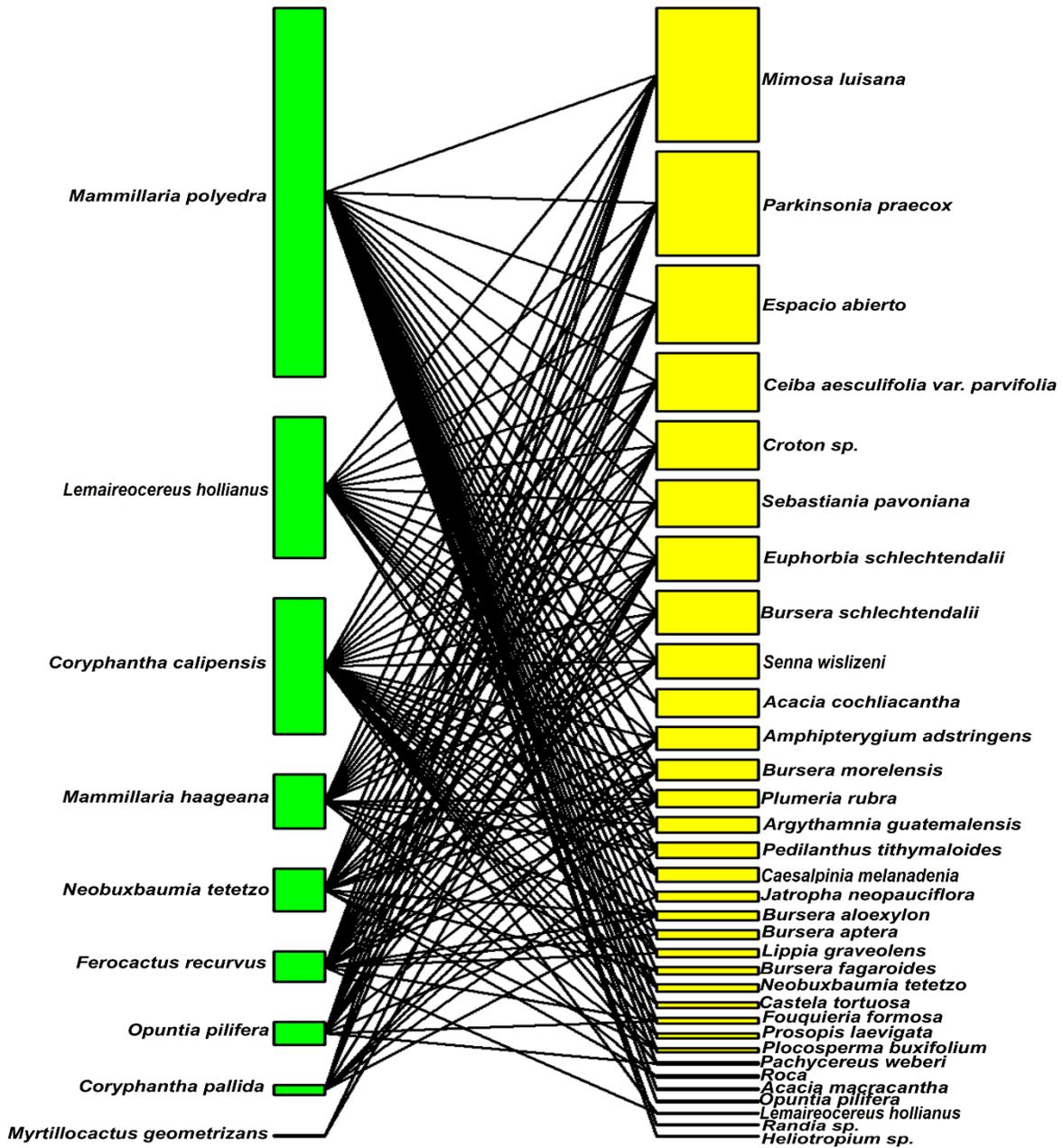


Figura 6. Red de interacciones cactácea-planta perenne correspondiente a sitios con inclinación en el Cañón el Sabino, Oaxaca.

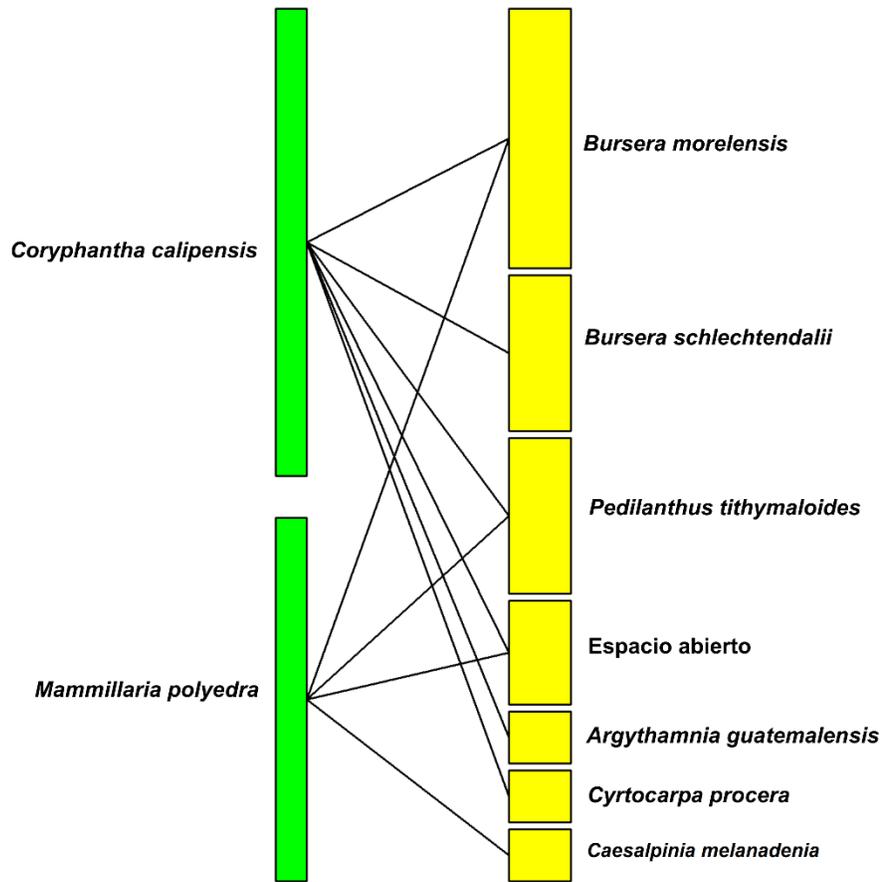


Figura 7. Red de interacciones cactácea-planta perenne correspondiente a sitios planos en el Cañón el Sabino, Oaxaca.

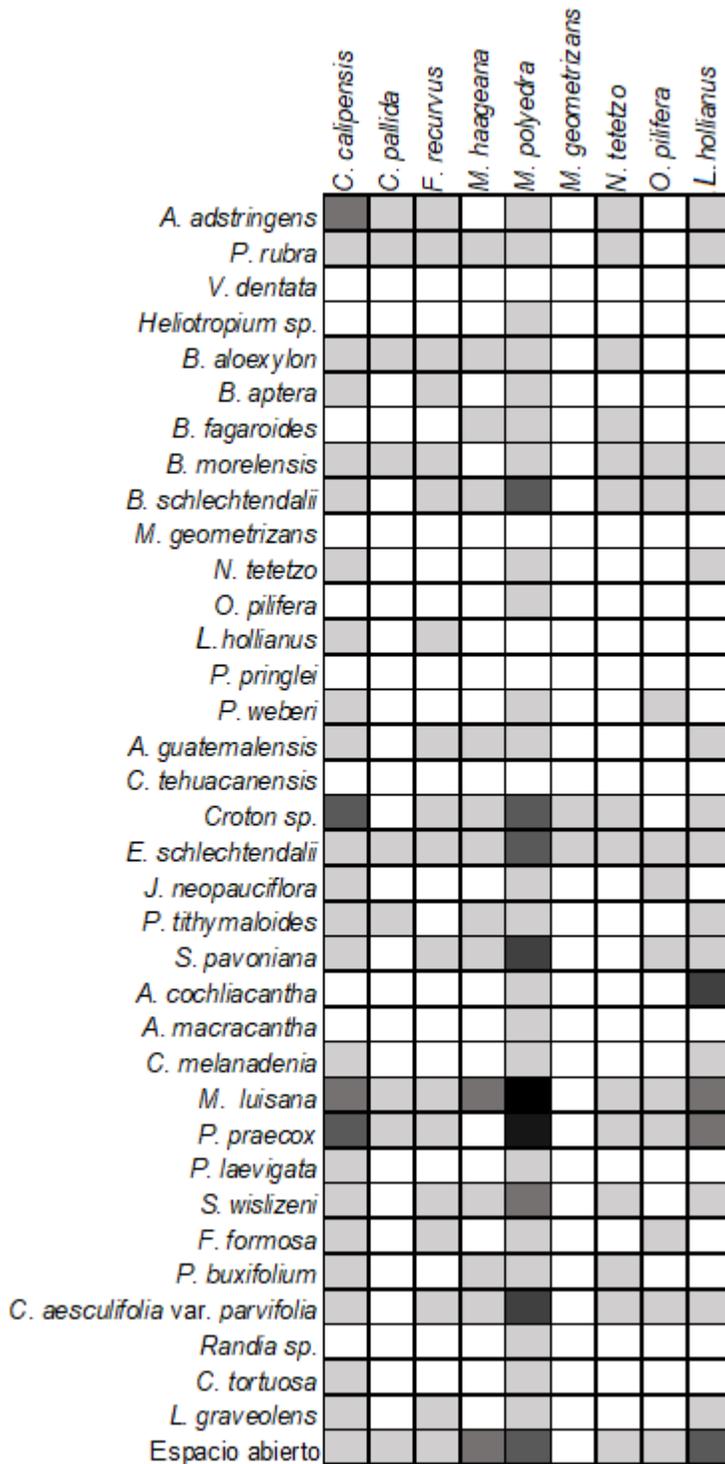
7.5 Intensidad de asociación

Algunas especies de cactáceas se establecen con mayor frecuencia bajo ciertas especies de plantas en sitios localizados en pendientes, como es el caso de *M. polyedra*, que se establece con mayor intensidad bajo *M. luisana* ($X^2 = 692.44$, g. l. = 280, $P < 0.05$; Figura 8a). En sitios planos se encontró que no existe una asociación con alguna especie en particular de planta perenne ($X^2 = 6.38$, g. l. = 24, $P > 0.05$; Figura 8b).

El análisis de residuales estandarizados indicó que, de las 35 especies de plantas perennes en sitios en pendientes, *B. aloexylon* y *Croton sp.* fueron las dos especies de plantas perennes, a las cuales tres especies de cactáceas se asociaron con mayor frecuencia, en donde se asociaron con mayor frecuencia a *B. aloexylon*: *C. pallida*, *M. haageana* y *N. tetetzo*, y a *Croton sp.*: *C. calipensis*, *F. recurvus* y *M. geometrizzans* (Cuadro 5, 6 y 7).

En cuanto a las especies de cactáceas, ***C. calipensis*** se asoció principalmente a *Croton sp.*, *A. adstringens*, *C. tortuosa*, *P. laevigata* y *P. praecox*; ***C. pallida*** se asoció a *P. rubra*, *A. adstringens* y *B. aloexylon*, y ***F. recurvus*** se asoció a *L. hollianus* y *Croton sp.* (Cuadro 5). La especie ***L. hollianus*** se encontró asociada principalmente a *A. cochliacantha*, *P. tithymaloides*, *L. graveolens*, individuos en espacios abiertos y a *C. melanadenia*; ***M. haageana*** se asoció principalmente a *C. aesculifolia var. parvifolia* y *B. aloexylon*, además se encontró un mayor número de individuos en espacios abiertos, y ***M. polyedra*** se encontró asociada principalmente a *S. pavoniana*, *J. neopauciflora* y *M. luisana* (Cuadro 6); Y para la especie ***M. geometrizzans*** se asoció a *E. schlechtendalii* y *Croton sp.*; ***N. tetetzo*** se encontró que se asocia principalmente a *B. fagaroides*, *P. buxifolium*, *C. aesculifolia var. parvifolia* y *B. aloexylon*; y ***O. pilifera*** se encontró principalmente asociada a *B. schlechtendalii*, *F. formosa*, *J. neopauciflora* y *P. weberi* ($R > |2|$ en todos los casos; Cuadro 7).

a)



b)

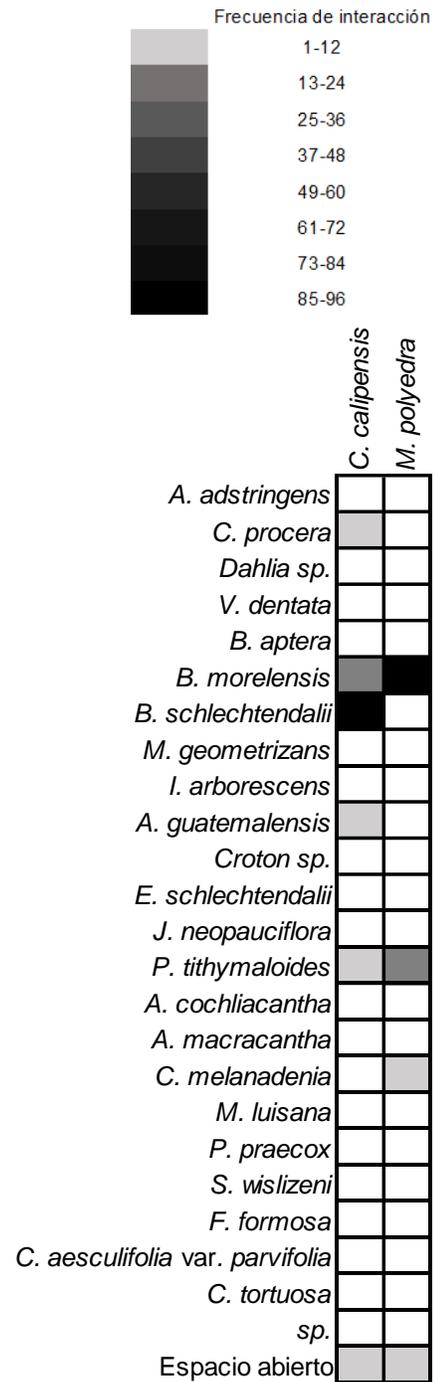


Figura 8. Representación gráfica de la matriz de interacciones cactácea-planta perenne en el Cañón el Sabino, Oaxaca. La escala de grises indica los registros de cactáceas con las diferentes especies de plantas perennes. Los colores más oscuros representan mayor número de registros, mientras que los colores más claros indican menor número de registros. Donde a) representa los sitios en pendientes y b) sitios planos.

Cuadro 5. Análisis de residuales estandarizados de las especies de plantas perennes a las que se encontraron asociados *C. calipensis*, *C. pallida* y *F. recurvus* en sitios en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca. Donde: Obs - valores observados, Esp - valores esperados, R - residuales, y * representa los valores diferentes significativamente.

Especie perenne	Cobertura en 3000 m ² (%)	<i>C. calipensis</i>			<i>C. pallida</i>			<i>F. recurvus</i>		
		Obs	Esp	R	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R
<i>A. adstringens</i>	2.70	13	5.24	*3.77	2	0.37	*2.75	1	1.16	-0.15
<i>P. rubra</i>	1.31	1	3.89	-1.62	3	0.27	*5.31	1	0.86	0.15
<i>V. dentata</i>	0.01	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>Heliotropium sp.</i>	0.01	0	0.17	-0.45	0	0.01	-0.11	0	0.04	-0.20
<i>B. aloexylon</i>	3.07	1	2.03	-0.80	1	0.14	*2.30	1	0.45	0.84
<i>B. aptera</i>	1.46	4	2.03	1.53	0	0.14	-0.38	1	0.45	0.84
<i>B. fagaroides</i>	0.66	0	1.69	-1.43	0	0.12	-0.35	0	0.37	-0.63
<i>B. morelensis</i>	2.68	7	4.73	1.16	1	0.33	1.18	1	1.05	-0.05
<i>B. schlechtendalii</i>	3.22	5	9.97	-1.77	0	0.70	-0.87	2	2.21	-0.15
<i>L. hollianus</i>	0.10	1	0.34	1.25	0	0.02	-0.16	1	0.07	*3.45
<i>M. geometrizzans</i>	-	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>N. tetetzo</i>	0.05	2	1.69	0.26	0	0.12	-0.35	0	0.37	-0.63
<i>O. pilifera</i>	0.53	0	0.51	-0.78	0	0.04	-0.19	0	0.11	-0.34
<i>P. pringlei</i>	0.10	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>P. weberi</i>	0.42	2	0.68	1.77	0	0.05	-0.22	0	0.15	-0.40
<i>A. guatemalensis</i>	1.14	3	3.55	-0.32	0	0.25	-0.51	1	0.79	0.25
<i>C. tehuacanensis</i>	0.23	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>Croton sp.</i>	2.77	25	11.32	*4.60	0	0.80	-0.93	6	2.51	*2.32
<i>E. schlechtendalii</i>	4.75	12	10.14	0.64	1	0.71	0.34	2	2.25	-0.17
<i>J. neopauciflora</i>	1.72	1	2.20	-0.89	0	0.15	-0.40	0	0.49	-0.72
<i>P. tithymaloides</i>	1.05	1	3.55	-1.50	1	0.25	1.53	0	0.79	-0.91
<i>S. pavoniana</i>	2.68	8	10.81	-0.97	0	0.76	-0.90	2	2.40	-0.27
<i>A. cochliacantha</i>	0.52	0	6.42	-2.83	0	0.45	-0.69	0	1.42	-1.24
<i>A. macracantha</i>	0.40	0	0.51	-0.78	0	0.04	-0.19	0	0.11	-0.34
<i>C. melanadenia</i>	2.39	6	3.21	1.72	0	0.23	-0.48	0	0.71	-0.87
<i>M. luisana</i>	11.89	23	30.75	-1.68	1	2.16	-0.87	6	6.81	-0.35
<i>P. praecox</i>	22.31	32	23.82	*1.97	1	1.67	-0.56	2	5.28	-1.56
<i>P. laevigata</i>	0.18	3	1.01	*2.17	0	0.07	-0.27	0	0.22	-0.48
<i>S. wislizeni</i>	2.72	6	7.94	-0.77	0	0.56	-0.77	4	1.76	1.76
<i>F. formosa</i>	0.49	1	1.35	-0.33	0	0.09	-0.31	1	0.30	1.31
<i>P. buxifolium</i>	0.51	1	0.84	0.19	0	0.06	-0.25	0	0.19	-0.44
<i>C. aesculifolia var. parvifolia</i>	9.05	10	13.35	-1.04	0	0.94	-1.01	2	2.96	-0.59
<i>Randia sp.</i>	0.61	0	0.34	-0.64	0	0.02	-0.16	0	0.07	-0.28
<i>C. tortuosa</i>	0.92	5	1.35	*3.46	0	0.09	-0.31	0	0.30	-0.56
<i>L. graveolens</i>	0.43	1	1.86	-0.69	0	0.13	-0.37	1	0.41	0.94
Espacio abierto	16.94	11	17.74	-1.85	2	1.25	0.71	6	3.93	1.12

Cuadro 6. Análisis de residuales estandarizados de las especies de plantas perennes a las que se encontraron asociados *L. hollianus*, *M. haageana* y *M. polyedra* en sitios en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca. Donde: Obs - valores observados, Esp - valores esperados, R - residuales, y * representa los valores diferentes significativamente.

Especie perenne	Cobertura en 3000 m ² (%)	<i>L. hollianus</i>			<i>M. haageana</i>			<i>M. polyedra</i>		
		Obs	Esp	R	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R
<i>A. adstringens</i>	2.70	1	5.44	-2.13	0	2.09	-1.52	12	14.21	-0.81
<i>P. rubra</i>	1.31	2	4.03	-1.13	3	1.55	1.21	12	10.54	0.62
<i>V. dentata</i>	0.01	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>Heliotropium sp.</i>	0.01	0	0.18	-0.46	0	0.07	-0.27	1	0.46	1.09
<i>B. aloexylon</i>	3.07	0	2.10	-1.61	3	0.81	*2.53	3	5.50	-1.46
<i>B. aptera</i>	1.46	0	2.10	-1.61	0	0.81	-0.94	7	5.50	0.87
<i>B. fagaroides</i>	0.66	0	1.75	-1.46	2	0.68	1.68	2	4.58	-1.65
<i>B. morelensis</i>	2.68	7	4.91	1.05	0	1.89	-1.44	10	12.84	-1.09
<i>B. schlechtendalii</i>	3.22	9	10.35	-0.47	5	3.99	0.54	29	27.05	0.52
<i>L. hollianus</i>	0.10	0	0.35	-0.65	0	0.14	-0.38	0	0.92	-1.30
<i>M. geometrizans</i>	-	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>N. tetetzo</i>	0.05	1	1.75	-0.63	0	0.68	-0.86	7	4.58	1.54
<i>O. pilifera</i>	0.53	0	0.53	-0.80	0	0.20	-0.47	3	1.38	1.89
<i>P. pringlei</i>	0.10	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>P. weberi</i>	0.42	0	0.70	-0.92	0	0.27	-0.54	1	1.83	-0.84
<i>A. guatemalensis</i>	1.14	5	3.68	0.76	1	1.42	-0.37	11	9.63	0.61
<i>C. tehuacanensis</i>	0.23	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>Croton sp.</i>	2.77	4	11.75	-2.57	2	4.53	-1.27	26	30.72	-1.19
<i>E. schlechtendalii</i>	4.75	10	10.52	-0.18	2	4.05	-1.06	28	27.51	0.13
<i>J. neopauciflora</i>	1.72	0	2.28	-1.67	0	0.88	-0.98	10	5.96	*2.26
<i>P. tithymaloides</i>	1.05	12	3.68	*4.82	2	1.42	0.51	5	9.63	-2.05
<i>S. pavoniana</i>	2.68	4	11.22	-2.45	2	4.33	-1.19	46	29.34	*4.31
<i>A. cochliacantha</i>	0.52	37	6.66	*13.17	0	2.57	-1.69	1	17.42	-5.44
<i>A. macracantha</i>	0.40	0	0.53	-0.80	0	0.20	-0.47	3	1.38	1.89
<i>C. melanadenia</i>	2.39	7	3.33	*2.23	0	1.28	-1.18	6	8.71	-1.26
<i>M. luisana</i>	11.89	24	31.91	-1.69	13	12.30	0.23	97	83.44	*2.21
<i>P. praecox</i>	22.31	24	24.72	-0.17	4	9.53	-1.99	71	64.64	1.15
<i>P. laevigata</i>	0.18	0	1.05	-1.13	0	0.41	-0.66	3	2.75	0.20
<i>S. wislizeni</i>	2.72	6	8.24	-0.88	1	3.18	-1.29	28	21.55	1.93
<i>F. formosa</i>	0.49	0	1.40	-1.31	0	0.54	-0.76	4	3.67	0.24
<i>P. buxifolium</i>	0.51	0	0.88	-1.03	1	0.34	1.18	1	2.29	-1.16
<i>C. aesculifolia var. parvifolia</i>	9.05	4	13.85	-3.03	11	5.34	*2.63	41	36.22	1.12
<i>Randia sp.</i>	0.61	0	0.35	-0.65	0	0.14	-0.38	2	0.92	1.54
<i>C. tortuosa</i>	0.92	0	1.40	-1.31	0	0.54	-0.76	3	3.67	-0.48
<i>L. graveolens</i>	0.43	6	1.93	*3.24	0	0.74	-0.90	3	5.04	-1.24
Espacio abierto	16.94	29	18.41	*2.86	22	7.10	*6.09	26	48.14	-4.56

Cuadro 7. Análisis de residuales estandarizados de las especies de plantas perennes a las que se encontraron asociados *M. geometrizans*, *N. tetetzo* y *O. pilifera* en sitios en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca. Donde: Obs - valores observados, Esp – valores esperados, R - residuales, y * representa los valores diferentes significativamente.

Especie perenne	Cobertura en 3000 m ² (%)	<i>M. geometrizans</i>			<i>N. tetetzo</i>			<i>O. pilifera</i>		
		Obs	Esp	R	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R
<i>A. adstringens</i>	2.70	0	0.06	-0.24	2	1.56	0.37	0	0.88	-0.96
<i>P. rubra</i>	1.31	0	0.04	-0.21	1	1.16	-0.15	0	0.65	-0.83
<i>V. dentata</i>	0.01	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>Heliotropium sp.</i>	0.01	0	0.00	-0.04	0	0.05	-0.23	0	0.03	-0.17
<i>B. aloexylon</i>	3.07	0	0.02	-0.15	3	0.60	*3.19	0	0.34	-0.59
<i>B. aptera</i>	1.46	0	0.02	-0.15	0	0.60	-0.80	0	0.34	-0.59
<i>B. fagaroides</i>	0.66	0	0.02	-0.14	6	0.50	*8.00	0	0.28	-0.54
<i>B. morelensis</i>	2.68	0	0.05	-0.23	1	1.41	-0.36	1	0.79	0.24
<i>B. schlechtendalii</i>	3.22	0	0.11	-0.34	2	2.96	-0.59	7	1.67	*4.30
<i>L. hollianus</i>	0.10	0	0.00	-0.06	0	0.10	-0.33	0	0.06	-0.24
<i>M. geometrizans</i>	-	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>N. tetetzo</i>	0.05	0	0.02	-0.14	0	0.50	-0.73	0	0.28	-0.54
<i>O. pilifera</i>	0.53	0	0.01	-0.07	0	0.15	-0.40	0	0.08	-0.30
<i>P. pringlei</i>	0.10	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>P. weberi</i>	0.42	0	0.01	-0.09	0	0.20	-0.46	1	0.11	*2.68
<i>A. guatemalensis</i>	1.14	0	0.04	-0.20	0	1.05	-1.06	0	0.59	-0.79
<i>C. tehuacanensis</i>	0.23	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00	0
<i>Croton sp.</i>	2.77	1	0.12	*2.59	3	3.37	-0.21	0	1.90	-1.44
<i>E. schlechtendalii</i>	4.75	1	0.11	*2.70	2	3.01	-0.60	2	1.70	0.24
<i>J. neopauciflora</i>	1.72	0	0.02	-0.16	0	0.65	-0.83	2	0.37	*2.75
<i>P. tithymaloides</i>	1.05	0	0.04	-0.20	0	1.05	-1.06	0	0.59	-0.79
<i>S. pavoniana</i>	2.68	0	0.12	-0.35	0	3.21	-1.90	2	1.81	0.15
<i>A. cochliacantha</i>	0.52	0	0.07	-0.27	0	1.91	-1.44	0	1.08	-1.07
<i>A. macracantha</i>	0.40	0	0.01	-0.07	0	0.15	-0.40	0	0.08	-0.30
<i>C. melanadenia</i>	2.39	0	0.03	-0.19	0	0.95	-1.01	0	0.54	-0.75
<i>M. luisana</i>	11.89	0	0.33	-0.63	12	9.14	1.06	6	5.15	0.41
<i>P. praecox</i>	22.31	0	0.26	-0.54	2	7.08	-2.10	5	3.99	0.55
<i>P. laevigata</i>	0.18	0	0.01	-0.11	0	0.30	-0.56	0	0.17	-0.42
<i>S. wislizeni</i>	2.72	0	0.09	-0.30	2	2.36	-0.25	0	1.33	-1.20
<i>F. formosa</i>	0.49	0	0.01	-0.12	0	0.40	-0.65	2	0.23	*3.79
<i>P. buxifolium</i>	0.51	0	0.01	-0.10	2	0.25	*3.59	0	0.14	-0.38
<i>C. aesculifolia var. parvifolia</i>	9.05	0	0.14	-0.39	10	3.97	*3.23	1	2.24	-0.87
<i>Randia sp.</i>	0.61	0	0.00	-0.06	0	0.10	-0.33	0	0.06	-0.24
<i>C. tortuosa</i>	0.92	0	0.01	-0.12	0	0.40	-0.65	0	0.23	-0.48
<i>L. graveolens</i>	0.43	0	0.02	-0.14	0	0.55	-0.77	0	0.31	-0.57
Espacio abierto	16.94	0	0.19	-0.46	7	5.27	0.81	2	2.97	-0.60

7.6 Amplitud del nicho de las especies de cactáceas

En el Cañón el Sabino se encontró que *C. calipensis*, *L. hollianus* y *M. polyedra* en sitios localizados en pendientes resultaron ser especialistas, ya que presentaron un valor de la estandarización del Índice de Levins de la amplitud del nicho de 0.32, 0.40 y 0.41 respectivamente (Cuadro 8). Lo anterior indica que estas especies solamente prefieren establecerse debajo de la copa de pocas especies de plantas perennes en el bosque tropical caducifolio, es decir, son especialistas.

Cuadro 8. Índice de Levins de la amplitud del nicho del establecimiento de las especies de cactáceas en sitios en pendientes y en sitios planos en el Cañón el Sabino. Donde: N/P - especies que no se encontraron presentes en los dos sitios, y * valores de especies que son especialistas.

Especie de cactácea	Condición	
	Pendiente	Plano
<i>C. calipensis</i>	*0.40	0.75
<i>C. pallida</i>	0.77	N/P
<i>F. recurvus</i>	0.59	N/P
<i>L. hollianus</i>	*0.41	N/P
<i>M. haageana</i>	0.47	N/P
<i>M. polyedra</i>	*0.32	0.79
<i>M. geometrizzans</i>	1	N/P
<i>N. tetetzo</i>	0.51	N/P
<i>O. pilifera</i>	0.61	N/P

7.7 Preferencia de las cactáceas con las especies de plantas perennes

En sitios en pendientes, ocho de las nueve especies de cactáceas prefirieron establecerse bajo la copa de algunas especies de plantas perennes: **C. calipensis** prefirió establecerse bajo la copa de *A. adstringens*, *C. tortuosa*, *Croton sp.*, *N. tetetzo* y *P. laevigata*, **C. pallida** prefirió establecerse únicamente bajo la copa de *P. rubra*, **F. recurvus** prefirió establecerse bajo *Croton sp.*, cerca de *L. hollianus* y bajo la copa de *S. wislizeni*, **L. hollianus** prefirió establecerse bajo la copa de *A. cochliacantha*, *L. graveolens*, *N. tetetzo* y *P. tithymaloides*, **M. haageana** prefirió establecerse bajo la copa de *B. fagaroides* y *P. rubra*, **M. polyedra** prefirió establecerse bajo la copa de *A. guatemalensis*, *B. schlechtendalii*, *Croton sp.*, *Heliotropium sp.*, *M. luisana*, *N. tetetzo*, *P. rubra* y *S. wislizeni*, *N. tetetzo* prefirió establecerse bajo la copa de *B. fagaroides* y *P. buxifolium*, y *O. pilifera* prefirió establecerse bajo la copa de *B. schlechtendalii*, *E. schlechtendalii* y *F. formosa* (Cuadro 9, 10 y 11).

Cuadro 9. Análisis de residuales estandarizados de la preferencia de *C. calipensis*, *C. pallida* y *F. recurvus* hacia las plantas perennes en sitios localizados en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca. Donde: Obs - valores observados, Esp – valores esperados, R - residuales, y * representa los valores diferentes significativamente.

Especie	Cobertura en 3000 m ² (%)	<i>C. calipensis</i>			<i>C. pallida</i>			<i>F. recurvus</i>		
		Obs	Esp	R	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R
<i>A. adstringens</i>	2.70	13	5.88	*3.31	2	0.60	1.86	1	1.30	-0.27
<i>P. rubra</i>	1.31	1	2.85	-1.23	3	0.29	*5.13	1	0.63	0.48
<i>Heliotropium sp.</i>	0.01	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>B. aloexylon</i>	3.07	1	6.68	-2.45	1	0.68	0.39	1	1.48	-0.40
<i>B. aptera</i>	1.46	4	3.17	0.52	0	0.00	0.00	1	0.70	0.37
<i>B. fagaroides</i>	0.66	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>B. morelensis</i>	2.68	7	5.82	0.55	1	0.59	0.54	1	1.29	-0.26
<i>B. schlechtendalii</i>	3.22	5	7.01	-0.87	0	0.00	0.00	2	1.55	0.38
<i>L. hollianus</i>	0.10	1	0.21	1.88	0	0.00	0.00	1	0.05	*4.47
<i>N. tetetzo</i>	0.05	2	0.12	*6.19	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>O. pilifera</i>	0.53	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>P. weberi</i>	0.42	2	0.90	1.28	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>A. guatemalensis</i>	1.14	3	2.47	0.38	0	0.00	0.00	1	0.55	0.63
<i>Croton sp.</i>	2.77	25	6.04	*8.87	0	0.00	0.00	6	1.33	*4.27
<i>E. schlechtendalii</i>	4.75	12	10.33	0.60	1	1.05	-0.05	2	2.28	-0.20
<i>J. neopauciflora</i>	1.72	1	3.74	-1.58	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>P. tithymaloides</i>	1.05	1	2.28	-0.95	1	0.23	1.62	0	0.00	0.00
<i>S. pavoniana</i>	2.68	8	5.82	1.01	0	0.00	0.00	2	1.29	0.65
<i>A. cochliacantha</i>	0.52	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>A. macracantha</i>	0.40	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>C. melanadenia</i>	2.39	6	5.19	0.40	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>M. luisana</i>	11.89	23	25.86	-0.70	1	2.63	-1.13	6	5.72	0.13
<i>P. praecox</i>	22.31	32	48.53	-2.85	1	4.93	-1.93	2	10.73	-2.95
<i>P. laevigata</i>	0.18	3	0.40	*4.59	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>S. wislizeni</i>	2.72	6	5.91	0.04	0	0.00	0.00	4	1.31	*2.46
<i>F. formosa</i>	0.49	1	1.06	-0.06	0	0.00	0.00	1	0.23	1.62
<i>P. buxifolium</i>	0.51	1	1.12	-0.12	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>C. aesculifolia var. parvifolia</i>	9.05	10	19.68	-2.53	0	0.00	0.00	2	4.35	-1.20
<i>C. tortuosa</i>	0.92	5	2.00	*2.37	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>L. graveolens</i>	0.43	1	0.94	0.07	0	0.00	0.00	1	0.21	1.78

Cuadro 10. Análisis de residuales estandarizados de la preferencia de *L. hollianus*, *M. haageana*, *M. polyedra* hacia las plantas perennes en sitios localizados en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca. Donde: Obs - valores observados, Esp – valores esperados, R - residuales, y * representa los valores diferentes significativamente.

Especie	Cobertura en 3000 m ² (%)	<i>L. hollianus</i>			<i>M. haageana</i>			<i>M. polyedra</i>		
		Obs	Esp	R	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R
<i>A. adstringens</i>	2.70	1	6.11	-2.31	0	0.00	0.00	12	14.52	-0.91
<i>P. rubra</i>	1.31	2	2.96	-0.62	3	1.00	*2.09	12	7.04	*2.56
<i>Heliotropium sp.</i>	0.01	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	1	0.08	*4.51
<i>B. aloexylon</i>	3.07	0	0.00	0.00	3	2.33	0.45	3	16.49	-4.53
<i>B. aptera</i>	1.46	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	7	7.83	-0.40
<i>B. fagaroides</i>	0.66	0	0.00	0.00	2	0.50	*2.18	2	3.55	-1.12
<i>B. morelensis</i>	2.68	7	6.05	0.43	0	0.00	0.00	10	14.36	-1.58
<i>B. schlechtendalii</i>	3.22	9	7.29	0.72	5	2.45	1.73	29	17.31	*3.93
<i>L. hollianus</i>	0.10	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>N. tetetzo</i>	0.05	1	0.12	*2.81	0	0.00	0.00	7	0.28	*17.15
<i>O. pilifera</i>	0.53	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	3	2.83	0.14
<i>P. weberi</i>	0.42	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	1	2.23	-1.12
<i>A. guatemalensis</i>	1.14	5	2.57	1.69	1	0.86	0.15	11	6.10	*2.71
<i>Croton sp.</i>	2.77	4	6.27	-1.03	1	2.11	-0.81	26	14.90	*4.04
<i>E. schlechtendalii</i>	4.75	10	10.73	-0.25	2	3.61	-0.90	28	25.49	0.70
<i>J. neopauciflora</i>	1.72	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	10	9.22	0.35
<i>P. tithymaloides</i>	1.05	12	2.37	*6.96	2	0.80	1.40	5	5.63	-0.36
<i>S. pavoniana</i>	2.68	4	6.05	-0.93	2	2.03	-0.02	0	0.00	0.00
<i>A. cochliacantha</i>	0.52	37	1.17	*37.12	0	0.00	0.00	1	2.79	-1.48
<i>A. macracantha</i>	0.40	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	3	2.15	0.79
<i>C. melanadenia</i>	2.39	6	5.39	0.29	0	0.00	0.00	6	12.81	-2.60
<i>M. luisana</i>	11.89	24	26.88	-0.68	13	9.03	1.51	97	63.84	*6.26
<i>P. praecox</i>	22.31	24	50.44	-4.44	4	16.95	-3.51	71	119.79	-6.55
<i>P. laevigata</i>	0.18	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>S. wislizeni</i>	2.72	6	6.14	-0.06	1	2.06	-0.78	28	14.58	*4.88
<i>F. formosa</i>	0.49	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	4	2.62	1.16
<i>P. buxifolium</i>	0.51	0	0.00	0.00	1	0.39	1.01	1	2.75	-1.43
<i>C. aesculifolia var. parvifolia</i>	9.05	4	20.45	-4.18	11	6.87	1.69	41	48.57	-1.54
<i>C. tortuosa</i>	0.92	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	3	4.93	-1.18
<i>L. graveolens</i>	0.43	6	0.98	*5.63	0	0.00	0.00	3	2.32	0.61

Cuadro 11. Análisis de residuales estandarizados de la preferencia de *N. tetetzo* y *O. pilifera* hacia las plantas perennes en sitios localizados en pendientes, en el Cañón el Sabino, Oaxaca. Donde: Obs - valores observados, Esp – valores esperados, R - residuales, y * representa los valores diferentes significativamente.

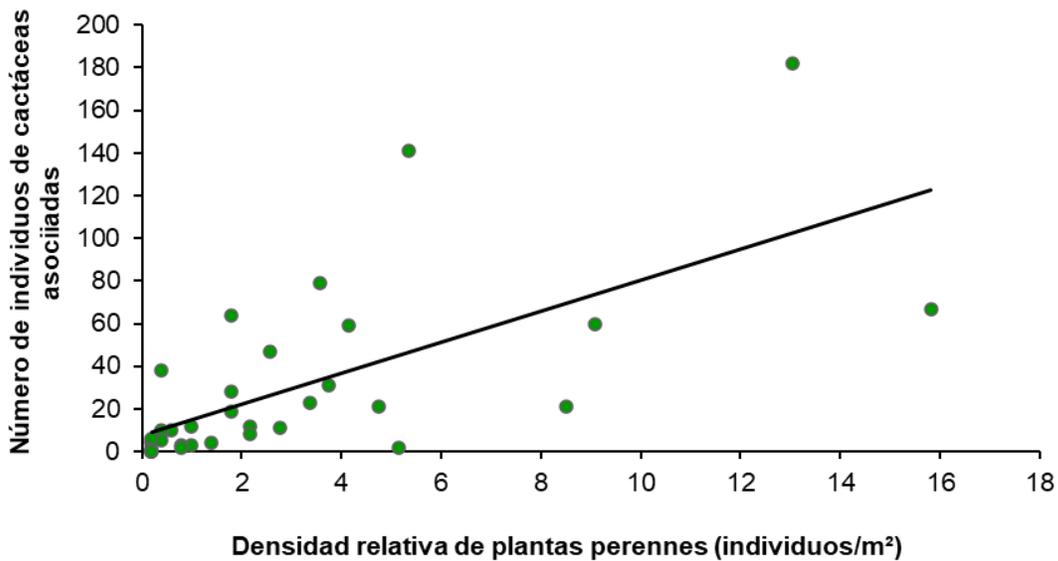
Especie	Cobertura en 3000 m ² (%)	<i>N. tetetzo</i>			<i>O. pilifera</i>		
		Obs	Esp	R	Obs	Esp	R
<i>A. adstringens</i>	2.70	2	1.92	0.06	0	0.00	0.00
<i>P. rubra</i>	1.31	1	0.93	0.07	0	0.00	0.00
<i>Heliotropium sp.</i>	0.01	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>B. aloexylon</i>	3.07	3	2.18	0.57	0	0.00	0.00
<i>B. aptera</i>	1.46	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>B. fagaroides</i>	0.66	6	0.47	*8.33	0	0.00	0.00
<i>B. morelensis</i>	2.68	1	1.90	-0.68	1	1.41	-0.36
<i>B. schlechtendalii</i>	3.22	2	2.29	-0.20	7	1.70	*4.26
<i>L. hollianus</i>	0.10	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>N. tetetzo</i>	0.05	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>O. pilifera</i>	0.53	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>P. weberi</i>	0.42	0	0.00	0.00	1	0.22	1.69
<i>A. guatemalensis</i>	1.14	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>Croton sp.</i>	2.77	3	1.97	0.78	0	0.00	0.00
<i>E. schlechtendalii</i>	4.75	2	3.37	-0.79	2	0.24	*3.74
<i>J. neopauciflora</i>	1.72	0	0.00	0.00	2	0.91	1.17
<i>P. tithymaloides</i>	1.05	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>S. pavoniana</i>	2.68	0	0.00	0.00	2	1.41	0.51
<i>A. cochliacantha</i>	0.52	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>A. macracantha</i>	0.40	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>C. melanadenia</i>	2.39	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>M. luisana</i>	11.89	12	8.44	1.40	6	6.28	-0.13
<i>P. praecox</i>	22.31	2	15.83	-3.87	5	11.78	-2.18
<i>P. laevigata</i>	0.18	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>S. wislizeni</i>	2.72	2	1.93	0.06	0	0.00	0.00
<i>F. formosa</i>	0.49	0	0.00	0.00	2	0.26	*3.51
<i>P. buxifolium</i>	0.51	2	0.36	*2.79	0	0.00	0.00
<i>C. aesculifolia var. parvifolia</i>	9.05	10	6.42	1.52	1	4.78	-1.84
<i>C. tortuosa</i>	0.92	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00
<i>L. graveolens</i>	0.43	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00

7.8 Atributos funcionales de las plantas nodrizas

7.8.1 Densidad de plantas perennes Vs número de individuos de cactáceas

La relación entre el número de individuos de cactáceas asociadas y la densidad de plantas perennes en los sitios en pendientes nos muestra que a mayor densidad de plantas perennes existe mayor número de cactáceas asociadas bajo sus copas ($r_s = 0.75$, $P < 0.05$; Figura 9a). En sitios planos dicha relación fue positiva, sin embargo, no fue significativa ($r_s = 0.20$, $P = 0.34$; Figura 9b).

a)



b)

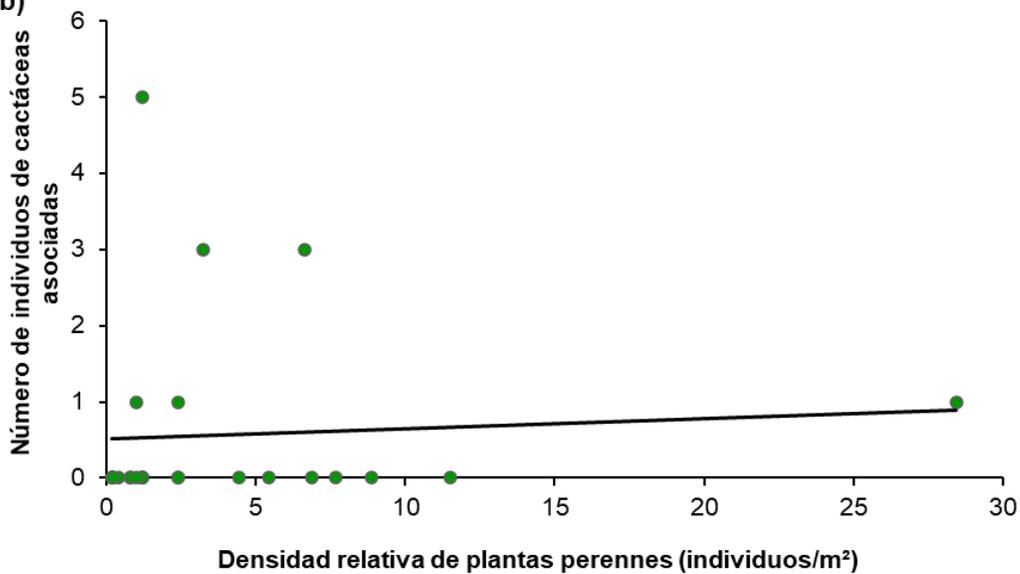


Figura 9. Correlación de Spearman entre el número de individuos asociados y la densidad de plantas perennes en el Cañón el Sabino; a) sitios localizados en pendientes y b) sitios planos.

7.8.2 Cobertura de las plantas perennes en el espacio Vs número de individuos de cactáceas

La relación entre el número de individuos de cactáceas asociadas y la sumatoria de la cobertura de las plantas perennes nos muestra que existe un mayor número de cactáceas asociadas a las plantas perennes que presentan mayor porcentaje de cobertura en el espacio en el área de estudio tanto en sitios localizados en pendientes ($r_s = 0.89$, $P < 0.05$; Figura 10a) como en sitios planos, sin embargo, en esta condición la relación no es significativa ($r_s = 0.41$, $P = 0.04$; Figura 10b).

Las especies que ocuparon una mayor área en los sitios localizados en pendientes fueron *P. praecox* (22.31%), seguido de *M. luisana* (11.89%), *C. aesculifolia var. parvifolia* (9.05%) y *E. schlechtendalii* (4.75%), no obstante, los espacios abiertos ocuparon el 16.93% (Figura 11a). En sitios planos el espacio abierto ocupó el mayor porcentaje del área muestreada (31.97%), en cuanto a las plantas perennes, *P. praecox* fue la especie con mayor cobertura (17.12%), seguido de *I. arborescens* (11.54%) (Figura 11b).

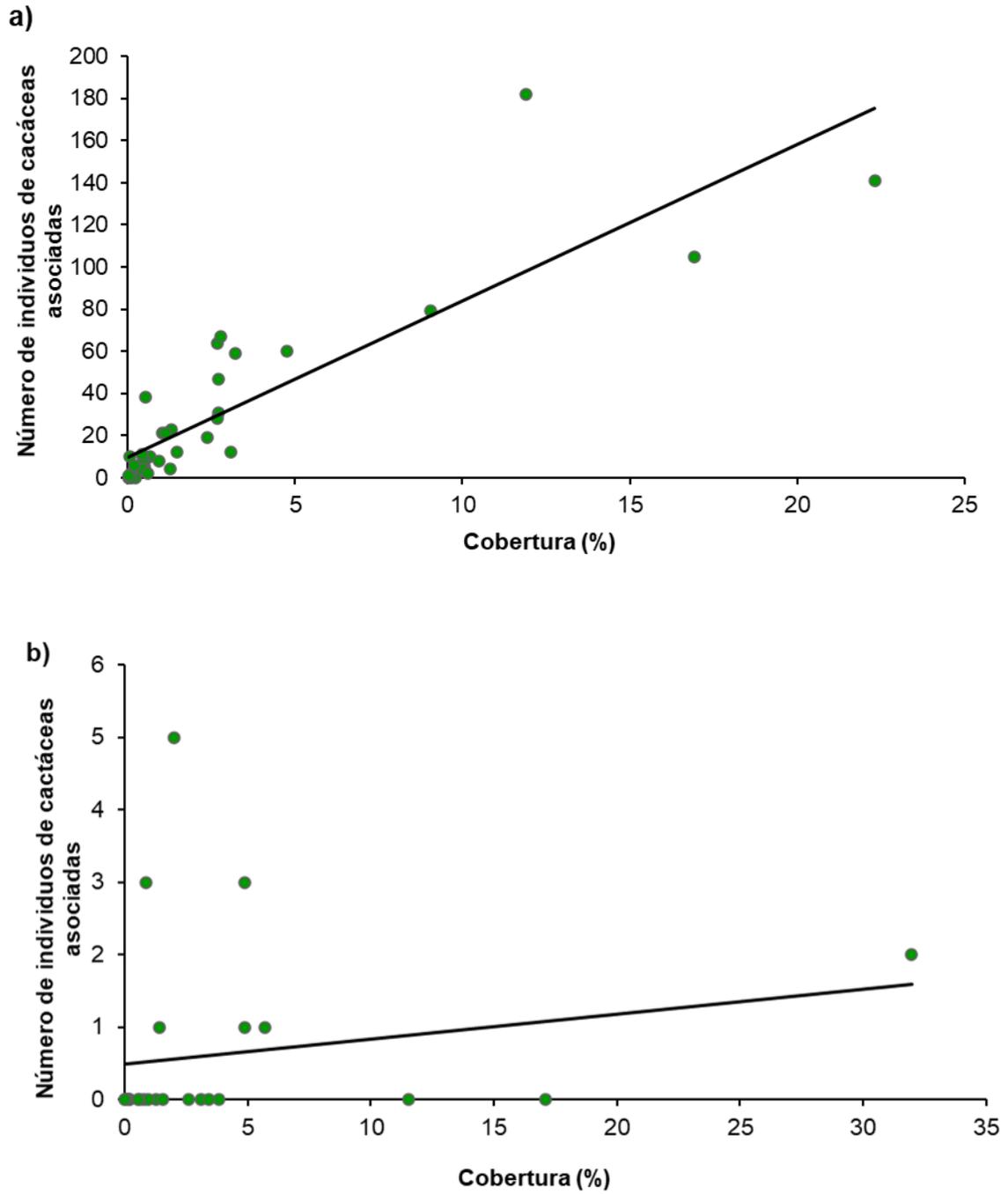


Figura 10. Correlación de Spearman entre el número de individuos de cactáceas asociadas y la cobertura de las plantas perennes; a) sitios localizados en pendientes y b) sitios planos.

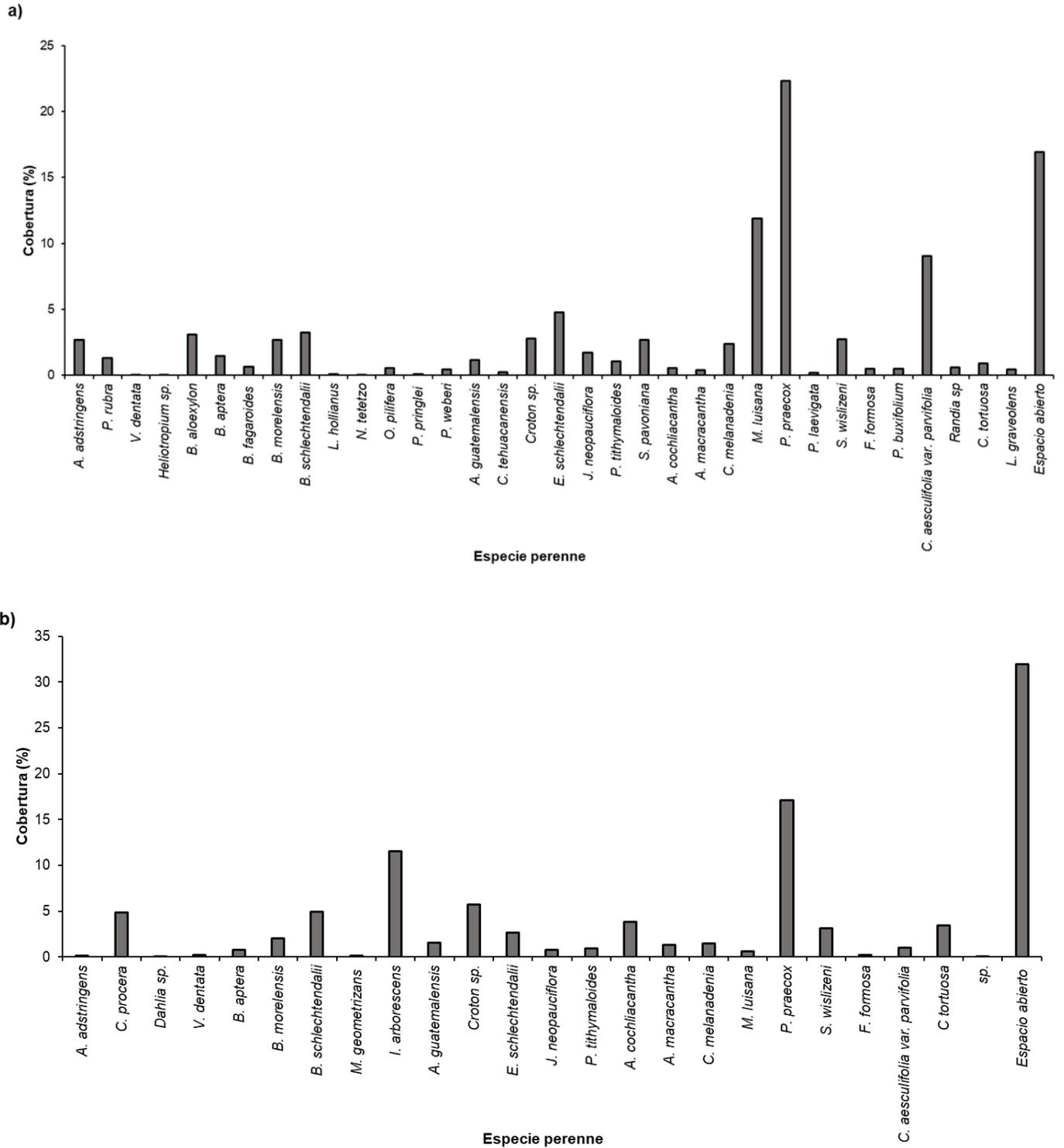
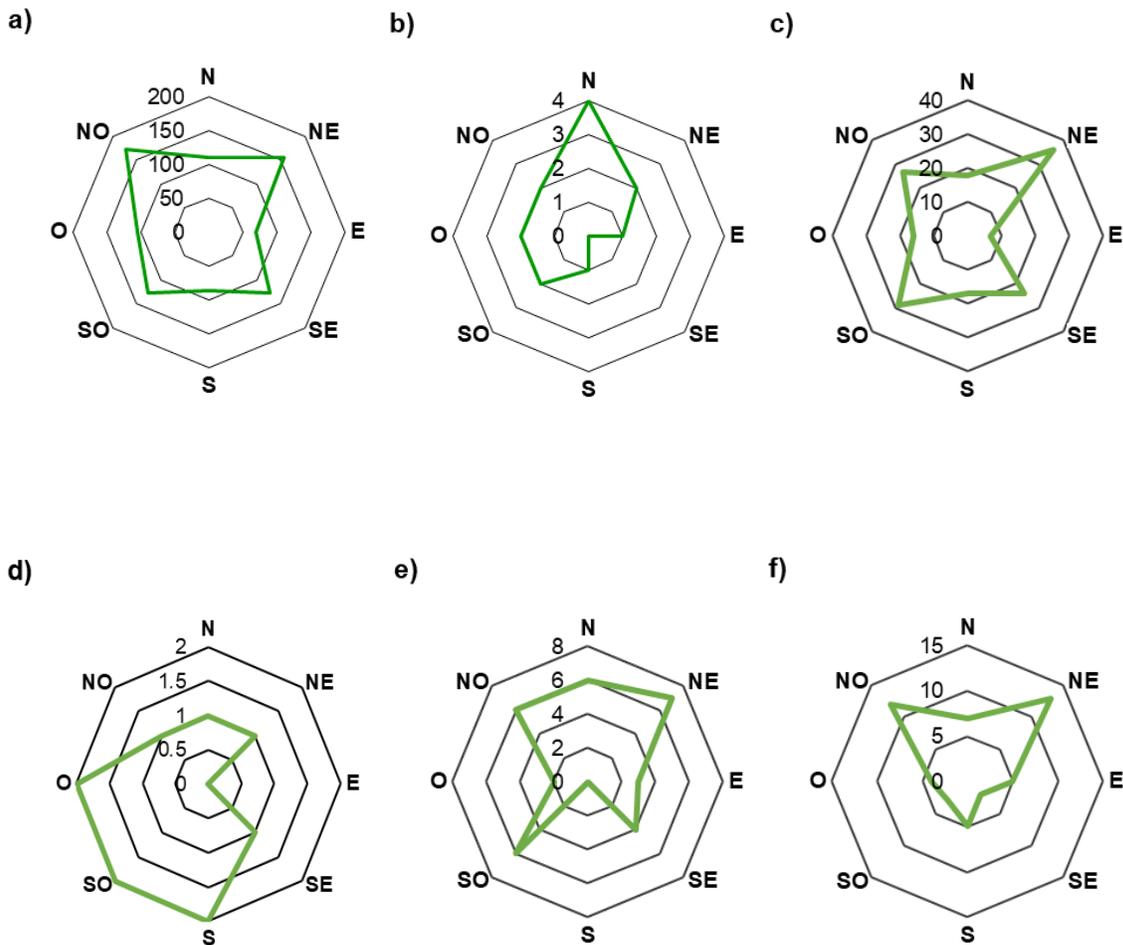


Figura 11. Cobertura en porcentaje de las especies de plantas perennes incluyendo espacio abierto en dos condiciones; a) sitios en pendientes y b) sitios planos.

7.9 Elementos geográficos que influyen en el establecimiento de las cactáceas

7.9.1 Orientación de las cactáceas con respecto a las plantas perennes

La orientación en donde se establecen las cactáceas en el Cañón el Sabino, nos muestra que existe mayor número de individuos de cactáceas orientados al noroeste en sitios localizados en pendientes, y en sitios planos al norte ($X^2 = 68.36$, g. l. = 256, $P < 0.05$; Figura 12 a y b). El análisis de GLM nos muestra que existen diferencias significativas en la orientación y las especies de cactáceas, es decir, algunas especies de cactáceas se establecen en determinadas ubicaciones; en el caso de *C. calipensis*, se encontró orientada hacia el noreste, *C. pallida* hacia el oeste, sur y suroeste, *F. recurvus* hacia el noroeste, *M. haageana* hacia el noreste, *M. polyedra* hacia el noroeste, *M. geometrizzans* hacia el norte, *N. tetetzo* hacia el noreste, *O. pilifera* hacia el norte y *L. hollianus* hacia el sureste ($X^2 = 110.23$, g. l. = 191, $P < 0.05$; Figura 12 c, d, e, f, g, h, i, j, y k).



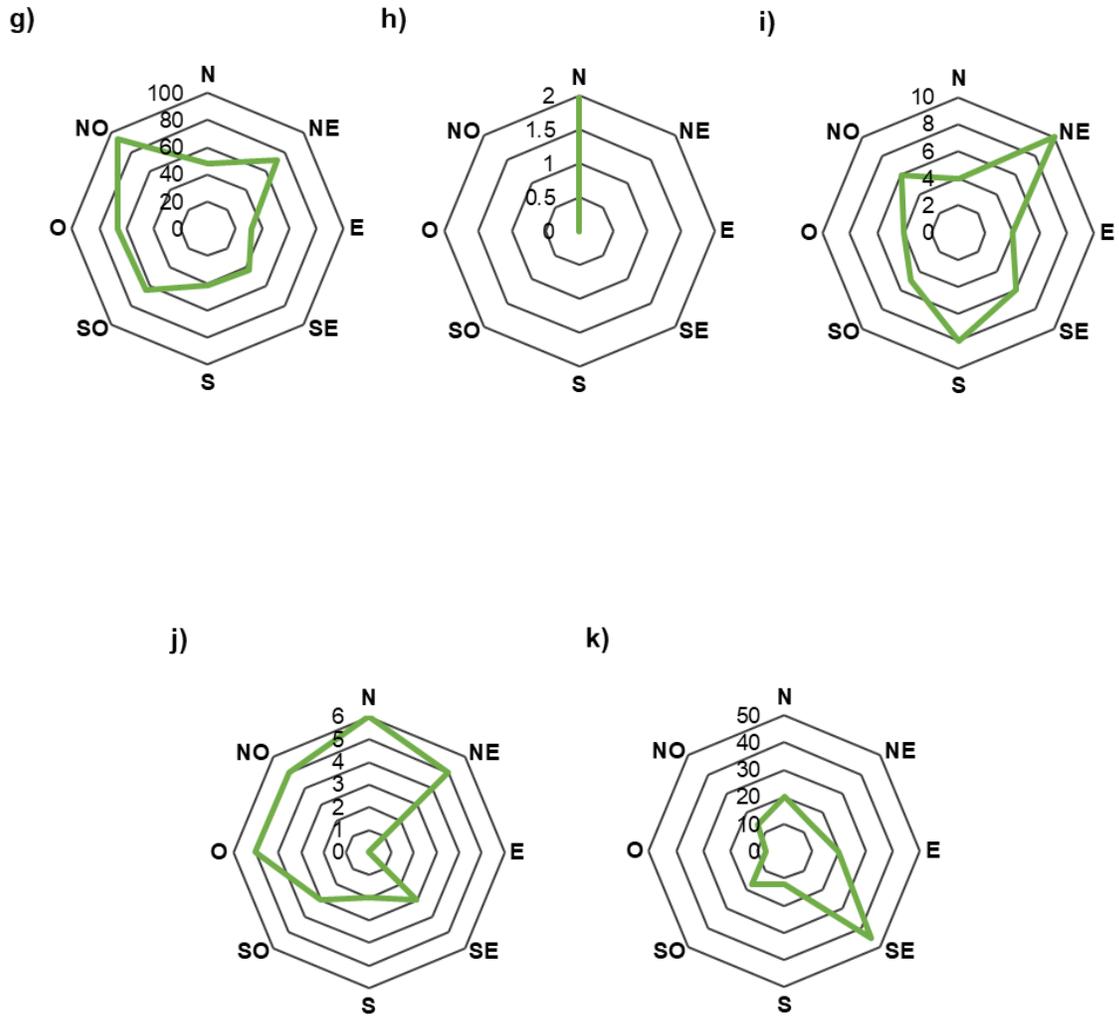


Figura 12. Orientaciones de las especies de cactáceas con respecto al tronco de las plantas perennes con las cuales se asocian; a) en sitios en pendientes, b) en sitios planos, c) *C. calipensis*, d) *C. pallida*, e) *F. recurvus*, f) *M. haageana*, g) *M. polyedra*, h) *M. geometrizzans*, i) *N. tetetzo*, j) *O. pilifera* y k) *L. hollianus*.

7.9.2 Distancia de las cactáceas con respecto al tallo de las plantas perennes

Se encontró que la distancia con respecto al tallo de las especies de plantas perennes es un factor importante en el establecimiento las especies de cactáceas tanto en sitios localizados en pendientes ($X^2 = 198.03$, g. l. = 32, $P < 0.05$), como en sitios planos ($X^2 = 56.97$, g. l. = 32, $P < 0.05$).

En sitios localizados en pendientes las especies de cactáceas que se encontraron más cerca del tallo de las plantas perennes fueron *O. pilifera* (0 - 20 %), *L. hollianus* (21 - 40 %), y *M. geometrizzans* (esta última especie se encontró tanto cerca como lejos) (0 - 20 % y 41 - 60 %), mientras que las especies de cactáceas más alejadas del tallo fueron *F. recurvus* (61 - 80 %) y *N. tetetzo* (81 - 100 %).

Por otra parte, para las especies *L. hollianus* y *O. pilifera*, de las cinco categorías de distancia, solo en una se encontró un mayor número de individuos observados que lo esperado por azar (21 - 40 % y 0 - 20 % respectivamente; Cuadro 13 y 14). Mientras que para *M. geometrizzans* solo en dos categorías de distancia se encontró un mayor número de individuos, donde las categorías de distancia con mayor número de individuos (fueron 0 - 20 % y 41 y 60 % (Cuadro 14). Para las especies *F. recurvus* y *N. tetetzo*, se encontraron solo en una categoría un mayor número de individuos (61 - 80 % y 81 - 100 % respectivamente; Cuadro 13 y 14).

En sitios planos *M. polyedra* y *C. calipensis* fueron localizadas tanto cerca como lejos del tallo de las plantas perennes. Para el caso de *M. polyedra*, se encontró un mayor número de individuos en las categorías de 21 - 40 % y 81 - 100 % y para *C. calipensis*, se encontró en dos categorías un mayor número de individuos (0 - 20 % y 61 - 80 %; Cuadro 15).

Cuadro 12. Categorías de distancia con respecto al tallo de las plantas perennes observadas, esperadas y residuales en las que se encontró a *M. polyedra*, *M. haageana* y *C. calipensis* en sitios localizados en pendientes. Donde: Obs - valores observados, Esp – valores esperados, R - residuales, y * representa los valores diferentes significativamente.

Categoría distancia (%)	<i>M. polyedra</i>			<i>M. haageana</i>			<i>C. calipensis</i>		
	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R
0 - 20	18.70	23.34	-1.17	17.02	23.34	-1.59	17.79	23.34	-1.39
21 - 40	21.30	16.75	1.29	21.28	16.75	1.29	20.25	16.75	0.99
41 - 60	19.78	20.94	-0.30	19.15	20.94	-0.47	23.93	20.94	0.78
61 - 80	13.26	14.82	-0.47	12.77	14.82	-0.61	17.18	14.82	0.70
81 - 100	26.96	24.16	0.69	29.79	24.16	1.40	20.86	24.16	-0.82

Cuadro 13. Categorías de distancia con respecto al tallo de las plantas perennes observadas, esperadas y residuales en las que se encontró a *C. pallida*, *L. hollianus* y *F. recurvus* en sitios localizados en pendientes. Donde: Obs - valores observados, Esp – valores esperados, R - residuales, y * representa los valores diferentes significativamente.

Categoría distancia (%)	<i>C. pallida</i>			<i>L. hollianus</i>			<i>F. recurvus</i>		
	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R
0-20	20.00	23.34	-0.84	10.19	23.34	-3.30	26.47	32.14	0.78
21-40	10.00	16.75	-1.92	25.48	16.75	*2.48	17.65	21.43	0.26
41-60	20.00	20.94	-0.24	23.57	20.94	0.69	8.82	14.29	-3.16
61-80	20.00	14.82	1.55	15.92	14.82	0.33	23.53	10.71	*2.60
81-100	30.00	24.16	1.45	24.84	24.16	0.17	23.53	21.43	-0.16

Cuadro 14. Categorías de distancia con respecto al tallo de las plantas perennes observadas, esperadas y residuales en las que se encontró a *O. pilifera*, *N. tetetzo* y *M. geometrizzans* en sitios localizados en pendientes. Donde: Obs - valores observados, Esp – valores esperados, R - residuales, y * representa los valores diferentes significativamente.

Categoría distancia (%)	<i>O. pilifera</i>			<i>N. tetetzo</i>			<i>M. geometrizzans</i>		
	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R
0 - 20	32.14	23.34	*2.21	17.78	23.34	-1.40	50.00	23.34	*6.68
21 - 40	21.43	16.75	1.33	13.33	16.75	-0.97	0.00	16.75	-4.76
41 - 60	14.29	20.94	-1.73	8.89	20.94	-3.14	50.00	20.94	*7.58
61 - 80	10.71	14.82	-1.23	20.00	14.82	1.55	0.00	14.82	-4.42
81 - 100	21.43	24.16	-0.68	40.00	24.16	*3.93	0.00	24.16	-5.99

Cuadro 15. Categorías de distancia con respecto al tallo de las plantas perennes observadas, esperadas y residuales en las que se encontró a *M. polyedra* y *C. calipensis* en sitios planos. Donde: Obs - valores observados, Esp – valores esperados, R - residuales, y * representa los valores diferentes significativamente.

Categoría distancia (%)	<i>M. polyedra</i>			<i>C. calipensis</i>		
	Obs	Esp	R	Obs	Esp	R
0 - 20	0.00	6.25	-3.65	12.50	6.25	*3.65
21 - 40	33.33	22.92	*3.50	12.50	22.92	-3.50
41 - 60	16.67	20.83	-1.45	25.00	20.83	1.45
61 - 80	0.00	12.50	-5.35	25.00	12.50	*5.35
81 - 100	50.00	37.50	*3.65	25.00	37.50	-3.65

8. Discusión

En el presente estudio se encontró que existen patrones de asociación entre las cactáceas y las plantas perennes, especialmente con *M. luisana*, *P. praecox*, *C. aesculifolia*, *B. morelensis* y *P. tithymaloides*, lo cual corrobora la hipótesis propuesta (Figura 6 y 7). No obstante, la mayoría de las especies de plantas encontradas que presentaron un gran número de asociaciones en el bosque tropical caducifolio estudiado coinciden con las que han sido reportadas como nodrizas en ambientes con condiciones estresantes como el bosque tropical caducifolio, sin embargo, las especies *Croton sp.* y *A. guatemalensis*, encontradas en el Cañón el Sabino, no se han descrito en los listados de plantas en bosque tropical caducifolio, como nodrizas o facilitadoras (Vázquez, 2011; Díaz, 2021).

8.1 Densidad de cactáceas en sitios encontrados en pendientes y sitios planos

De acuerdo con la hipótesis planteada se encontró que la densidad de los individuos de cactáceas resultó mayor en los sitios localizados en pendientes, a diferencia de los sitios planos, como se esperaba. Anteriormente se ha descrito que algunas cactáceas suelen distribuirse en sitios con inclinación (López-Gómez *et al.*, 2012; Contreras-González, 2015), ya que la pendiente permite que algunas especies columnares, como el tetecho (*N. tetetzo*), el cardón blanco (*Cephalocereus columna-trajani*) y el saguaro (*C. gigantea*), reciban y maximicen la radiación solar en estas zonas (Auslander, 2003; Mazzola *et al.*, 2008), sobre todo en la temporada de lluvias, lo que a su vez favorece el crecimiento (Valverde *et al.*, 2007). Así mismo se ha descrito que la pendiente y la radiación solar benefician el establecimiento de los individuos de cactáceas (Springer *et al.*, 2015).

Por otra parte, la baja densidad de los individuos de cactáceas encontrada en el presente estudio en los sitios planos, podría deberse a que el espacio abierto presentó un porcentaje mayor en estos sitios en comparación con el de los sitios en pendientes, mientras que la cobertura vegetal ocupó mayor porcentaje en las pendientes en comparación con los sitios planos. Aunado a lo anterior, dentro de los pocos individuos de cactáceas hallados en los sitios planos, los que se encontraron bajo la copa de las plantas, lograron sobrevivir y establecerse gracias a la protección de la copa de las plantas, como se ha reportado en estudios previos (Méndez *et al.*, 2006; Lustre *et al.*, 2014; Contreras-González, 2015). Mientras que la presencia de los individuos de cactáceas en espacios desprovistos de vegetación, coincide con lo reportado para el matorral xerófilo y para el bosque tropical caducifolio, donde se ha descrito que las cactáceas presentan bajas tasas de supervivencia

cuando se localizan en espacios abiertos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Contreras-González, 2015), o una total mortalidad de los individuos en temporada de sequía en este último ambiente, debido a que reciben mayor radiación solar directa (Méndez *et al.*, 2006).

8.2 Distribución espacial de los individuos de cactáceas

De manera general, las cactáceas presentaron una distribución agregada en sitios en pendientes y sitios planos en el Cañón el Sabino. De manera particular, siete de las nueve especies de cactáceas estudiadas en sitios en pendientes, y dos en sitios planos también presentaron el mismo patrón de distribución. Lo anterior coincide con lo reportado en estudios previos para otras especies de cactáceas, en donde se ha descrito el mismo patrón de distribución (Ruíz, 2007; García y del Carmen Mandujano, 2010; Lustre *et al.*, 2014), el cual se presenta debido a la disponibilidad de recursos ambientales y el efecto que pueden tener sobre las plantas que se distribuyen en zonas áridas, ya que algunos factores abióticos como la radiación solar o la cantidad de agua, se encuentran de manera discontinua, dando como resultado que la germinación y el establecimiento se logren mediante la asociación con plantas nodrizas, las cuales brindan condiciones favorables para el desarrollo de las plantas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

Por otra parte, *M. polyedra* presentó una distribución diferente en cada sitio; en sitios planos se encontró distribuida de manera agregada, mientras que en sitios en pendientes se encontró de manera uniforme, lo anterior podría deberse a que el número de individuos encontrados en cada sitio fue diferente, siendo que el valor más alto fue encontrado en los sitios en pendientes (389 individuos), y el valor más bajo en los sitios planos (5 individuos). Esto se ve relacionado con la disponibilidad de los recursos, ya que se ha descrito que, en ambientes con condiciones estresantes como el matorral xerófilo o el bosque tropical caducifolio, la heterogeneidad ambiental tiene un efecto sobre la composición, coexistencia y productividad de las plantas, donde varía la cantidad de precipitación y disponibilidad de agua en el suelo (Aguirre, 2004; Santibáñez-Andrade *et al.*, 2009).

No obstante, aunque las condiciones del bosque tropical caducifolio no son tan estresantes como las del matorral xerófilo, debido a la estacionalidad que este ambiente presenta, ya que durante la temporada de secas el estrés ambiental aumenta considerablemente en comparación de la temporada de lluvias (Murphy y Lugo, 1986), y en sitios planos, la desecación y la incidencia de rayos solares es mayor que en sitios en

pendientes, sobre todo porque el porcentaje de espacio abierto en estos sitios es mayor que el que ocupan las plantas, lo cual puede tener efectos en la distribución de *M. polyedra* en sitios planos. Por otra parte, la facilitación presente en zonas áridas y semiáridas podría llegar a permitir que esta especie se llegue a agregar (Bertness y Callaway, 1994; Ruíz, 2007; Golubov *et al.*, 2010). Además de lo anterior, se ha descrito que las semillas de las especies de plantas que son dispersadas por animales tienden a tener distribuciones menos agregadas (Seidler y Plotkin, 2006), como se ha descrito para *Pilosocereus gounellei*, una especie de cactácea columnar, o para *M. mammillaris* (Godínez-Álvarez *et al.*, 2002; Rojas-Martínez *et al.*, 2012; Contreras-González, 2015; Gomes *et al.*, 2016), lo que posiblemente podría explicar el patrón uniforme que presentó *M. polyedra* en sitios en pendientes. En el caso de *M. geometrizzans* presentó una distribución aleatoria, esto podría ser explicado gracias a que se ha descrito que la competencia causa estos espaciamientos entre los individuos (Odum, 1971).

8.3 Patrones de asociación de las cactáceas con las plantas perennes

Los resultados muestran la existencia de patrones de asociación entre cactáceas y plantas perennes en el bosque tropical caducifolio, como se propuso en la hipótesis. Ya que lo anterior coincide con lo reportado en algunos estudios realizados en el mismo ambiente, en los cuales se ha descrito que algunas plantas desempeñan el papel como nodrizas, lo que a su vez ayuda a que algunas especies de cactáceas logren establecerse (Méndez *et al.*, 2006; Lustre *et al.*, 2014; Contreras-González, 2015). Además, es importante recordar que, aunque en el bosque tropical caducifolio, una de las interacciones presentes entre plantas es la competencia, también se encuentra presente la facilitación (Contreras-González, 2015), por lo que en el presente estudio se demuestra que la facilitación por plantas nodrizas es una interacción importante para las cactáceas en este ambiente, especialmente por el largo periodo de sequía que presenta.

En el presente estudio, las plantas perennes encontradas con mayor número de especies pertenecen a las familias Euphorbiaceae y Fabaceae, esto coincide con lo que se ha descrito anteriormente, donde se menciona que la familia Euphorbiaceae presenta su máxima diversidad y abundancia en bosques tropicales caducifolios (Steinmann, 2002), mientras que la mayor diversidad de la familia Fabaceae se presenta en Brasil y México (Cruz, 2012). Por otra parte, las cactáceas encontradas como nodrizas en el presente estudio, pertenecen a los géneros *Ferocactus*, *Mammillaria* y *Opuntia* (Márquez *et al.*, 2013), esto coincide con lo que se ha descrito anteriormente, ya que se ha mencionado que

estos géneros se distribuyen principalmente en zonas áridas y semiáridas (Ramamoorthy *et al.*, 1993; Márquez *et al.*, 2013).

En sitios planos las interacciones no fueron tan marcadas como en los sitios en pendientes, lo cual podría deberse a que el número y la densidad de las especies de cactáceas fue mayor en sitios con inclinación. Anteriormente se ha descrito que *F. acanthodes* (Ehleringer y House, 1984), *C. gigantea* (Springer *et al.*, 2015) y *N. tetetzo* en el bosque tropical caducifolio (Contreras-González, 2015) se distribuyen principalmente en las pendientes. Esto ocurre debido a que en esta condición pueden recibir mayor incidencia solar, lo cual podría promover el establecimiento (Ehleringer y House, 1984; Springer *et al.*, 2015).

8.4 Redes de interacción cactácea-planta perenne

La red de interacción de sitios en pendientes mostró un patrón anidado, esto coincide con lo reportado en un estudio de redes de interacción en plantas realizado en zonas áridas de matorral xerófilo (Verdú y Valiente-Banuet, 2008), lo cual es explicado porque el anidamiento está relacionado con el número de especies, es decir, mientras mayor sea el número de especies, mayor será el anidamiento, lo que a su vez confiere alta cohesión a la red y crea un núcleo de especies generalistas que interactúan entre sí, y al mismo tiempo con las especies especialistas (Bascompte *et al.*, 2003). Lo anterior se pudo apreciar en los resultados del presente estudio, ya que el número de especies de cactáceas y de plantas perennes fue mayor en sitios en pendientes, en comparación con los sitios planos.

Las redes de interacción de los sitios en pendientes y sitios planos mostraron ser altamente conectadas y robustas. Lo anterior se relaciona con las especies generalistas presentes en la red, ya que se ha mostrado que estas especies pueden ser más resistentes ante perturbaciones, lo cual confiere mayor robustez o resistencia a la red (Jordano *et al.*, 2009), aunque si las especies más conectadas (las que son más abundantes y establecen un gran número de enlaces con otras especies, es decir, especies generalistas) se ven afectadas, la comunidad estará susceptible a la pérdida de especies y por tanto al colapso (Verdú y Valiente-Banuet, 2008).

Mimosa luisana fue la primera especie que presentó mayor número de enlaces con la mayoría de las especies de cactáceas, como ha sido descrito para el matorral xerófilo (Valiente-Banuet y Verdú, 2008). Por otra parte, se ha reportado que *M. luisana* se extrae para emplearse como leña (Casas *et al.* 2001), y que otras especies del género *Mimosa* son utilizadas con el fin de crear cercas vivas, como forraje para el ganado, por sus propiedades medicinales, entre otros usos (Camargo-Ricalde *et al.*, 2001). Los usos que se les dan a miembros de este género podrían ocasionar a largo plazo un alto impacto en las comunidades (Valiente-Banuet y Verdú, 2013), ya que se ha comprobado que es una especie pionera, capaz de establecerse en espacios abiertos, que ha logrado facilitar el establecimiento de un gran número de especies de plantas, debido a que es una especie generalista (Verdú y Valiente-Banuet, 2008). *Parkinsonia praecox* fue la segunda especie de planta que mantuvo mayor número de enlaces con las especies de cactáceas, esto podría deberse a que la arquitectura de su copa es densa y puede brindar condiciones favorables para el establecimiento de las cactáceas en ambientes con condiciones estresantes (Hutto *et al.*, 1986). La tercera especie con mayor número de enlaces en la red de interacción fue *C. aesculifolia* var. *parvifolia*, sin embargo, existen pocos estudios en donde se le reporte como nodriza, uno de ellos es el de Contreras-González (2015), en el cual describe que esta especie de planta favorece la supervivencia de los juveniles *N. tetetzo*, una de las especies dominantes del bosque tropical caducifolio en el Cañón el Sabino. Esto coincide con lo descrito en el presente estudio, ya que más de la mitad del total de las especies de cactáceas se encontraron asociadas a esta planta, lo que nos indica que es una especie importante para las cactáceas de este ambiente.

A diferencia de la red de sitios en pendientes, en los sitios planos *B. morelensis* y *P. tithymaloides* presentaron el mayor número de enlaces. Estas dos especies no se han descrito como nodrizas, pero en el caso del género *Bursera*, se ha reportado como nodriza para algunas especies de plantas (Ruiz, 2007; Cerón, 2015). Un aspecto que se debe considerar es que la densidad de las cactáceas es menor en sitios planos, lo cual podría verse relacionado con el número de interacciones con las plantas. Además, en estos sitios, las plantas con mayor cobertura fueron *P. praecox*, *I. arborescens*, *B. schlechtendalii* y *B. morelensis*, lo cual podría explicar por qué es la tercera especie con mayor número de enlaces. En cuanto a las dos primeras especies en la red de interacción (*B. morelensis* y *P. tithymaloides*), *C. calipensis* fue la especie con mayor número de enlaces hacia las plantas

perennes, lo cual podría deberse a que la densidad de esta especie es mayor a la de *M. polyedra*, lo que probablemente nos indicaría que esta especie de cactácea tolera la incidencia de rayos solares en los sitios planos.

8.5 Intensidad de asociación

La intensidad de asociación de los cactus con las plantas perennes difirió entre especies de cactáceas, mientras que de forma general *A. cochliacantha*, fue la especie que presentó mayor asociación, ya que presentó el valor más alto en el análisis de residuales. Lo anterior coincide con lo reportado en un estudio previo realizado en bosque tropical caducifolio, en el cual los autores encontraron que esta especie de planta funciona como nodriza, ya que favorece la supervivencia de los individuos de *P. weberi* (Lustre *et al.*, 2014). Por otra parte, *M. luisana*, *P. praecox*, *P. laevigata*, *L. graveolens*, *A. cochliacantha*, *B. schlechtendalii*, *E. schlechtendalii*, *C. tortuosa*, *C. melanadenia*, *F. formosa* y *P. rubra* también presentaron diferencias significativas respecto al número de individuos de cactáceas asociadas bajo sus copas, y cabe mencionar que estas especies de plantas han sido reportadas en estudios previos como plantas nodrizas (Zúñiga *et al.*, 2005; Golubov *et al.*, 2010; Ruíz, 2007; Castillo y Valiente-Banuet 2010; Lustre *et al.*, 2014; Cerón, 2015; Contreras-González, 2015; Díaz, 2017). Por lo que, en el presente estudio, lo anterior estaría indicando que se lleva a cabo la facilitación por plantas nodrizas en el bosque tropical caducifolio, las cuales juegan un papel importante en el establecimiento de muchas especies de plantas, ya que amortiguan las condiciones estresantes en zonas áridas y semiáridas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Mientras que para las especies *Croton sp.*, *J. neopauciflora*, *P. buxifolium*, *P. tithymaloides* y *S. pavoniana*, que son especies que mostraron valores significativos en los residuales estandarizados no se encontraron estudios en donde se demuestre que participan como nodrizas, sin embargo, en el presente estudio estas especies podrían desempeñar esta función, aunque este aspecto tendría que ser evaluado a profundidad.

Como se mencionó anteriormente, *M. luisana* y *P. praecox* presentaron diferencias significativas respecto al número de individuos de cactáceas encontrados bajo sus copas, lo anterior coincide con lo que se ha descrito en estudios previos. En el caso de *M. luisana* se ha descrito que esta especie tiene un papel ecológico importante en el ensamble de las

comunidades, debido a que ha facilitado una gran cantidad de especies de cactáceas y otras plantas en matorral xerófilo (Verdú y Valiente-Banuet, 2008; Cerón, 2015), mientras que en bosque tropical caducifolio se ha descrito que bajo su copa se establecen diferentes especies de cactáceas (Ruíz, 2007). En cuanto al palo verde (*P. praecox*), se ha descrito que bajo su copa se establece un alto número de individuos de cactáceas, debido al microclima benéfico que esta especie ofrece en zonas áridas como desierto y matorral xerófilo, ya que brinda condiciones favorables para el establecimiento de las cactáceas (Hutto *et al.*, 1986). Por lo que se podría pensar que esta especie es importante para el éxito de las especies de cactáceas, sobre todo si se considera que es una especie arbórea que presenta gran ramificación y copa densa (Reyes *et al.*, 2004), la cual podría proporcionar sombra aún en la sequía.

Contrario a lo que se encontró en el presente estudio respecto a *F. formosa* y *P. rubra*, en un estudio previo realizado en este mismo ambiente se ha descrito que estas especies permiten la germinación y establecimiento de las plántulas del tetecho (*N. tetetzo*). Sin embargo, los individuos murieron en un periodo de siete meses aproximadamente, esto debido a la arquitectura de las plantas y de su copa, ya que estas especies presentan de una a tres ramas y las hojas alargadas se localizan en la parte superior (Contreras-González, 2015). Por lo que esto estaría indicando que, aunque estas no favorecen la supervivencia, son importantes en la germinación y establecimiento de las cactáceas en el mismo ambiente. En el caso de *C. aesculifolia var. parvifolia*, que presenta una copa densa, al parecer la protección que ésta brinda no favorece del todo la supervivencia en de los juveniles de *N. tetetzo*, ya que estos murieron en un periodo de un año y medio (Contreras-González, 2015). Sin embargo, en el presente estudio, se encontró que *C. aesculifolia var. parvifolia* es la tercera especie de planta con mayor número de enlaces, con la cual se asocian seis especies de cactáceas, lo que nos indica que es una especie importante en la germinación y establecimiento de cactáceas en este ambiente. Debido a la importancia de esta especie como nodriza en este ambiente, cabe señalar que las semillas de *C. aesculifolia var. parvifolia* son de interés comercial, lo que podría llegar a afectar a sus poblaciones (Arellanes-Cancino *et al.*, 2018), y por tanto sus interacciones.

El cuachalalate (*A. adstringens*) también presentó diferencias significativas respecto al número de individuos de cactáceas encontrados bajo su copa, y se ha descrito que varias especies de plantas del bosque tropical caducifolio se asocian con esta especie (Isidra, 2020; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2021), por lo que se puede considerar como nodriza. Así mismo, es una especie que es capaz de establecerse en espacios abiertos (Isidra, 2020; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2021), lo que a su vez podría permitir el establecimiento de otras especies cuando los individuos de esta especie son adultos, esto explicaría las diferencias encontradas respecto a esta especie de planta. Un caso similar es el *B. aloexylon*, que aunque no se ha reportado como nodriza, en algunos estudios previos se ha descrito que otras especies del género *Bursera* sí desempeñan esta función (Zúñiga *et al.*, 2005; Ruíz, 2007; Golubov *et al.*, 2010; Cerón, 2015; Díaz, 2017), por lo que *B. aloexylon* podría ser nodriza.

Cabe mencionar que algunas especies de cactáceas, como *M. haageana* y *L. hollianus*, además de establecerse bajo la copa de las plantas, se encontraron establecidos en espacios abiertos. Lo que coincide con lo reportado por Ruiz (2007), quien ha descrito que la misma especie de *Mammillaria* logra establecerse exitosamente en espacios libres de vegetación en bosque tropical caducifolio, ya que se encontró mayor número de individuos de esta especie en espacios abiertos que bajo la copa de las plantas perennes. Un factor que puede favorecer el establecimiento de los individuos de cactáceas en espacios abiertos en el bosque tropical caducifolio es la sombra que proporcionan algunos árboles caídos (Ruíz, 2007). Por otra parte, se ha descrito que algunas especies de cactáceas columnares en este ambiente, que se establecen en espacios abiertos mueren en un periodo menor a dos meses (Méndez *et al.*, 2006; Contreras-González, 2015), contrario a lo reportado para una especie de cactácea de crecimiento globoso (*M. carnea*), en bosque tropical caducifolio y en matorral xerófilo se ha descrito que logra establecerse y crecer en espacios abiertos, ya que se encontró el mismo número de individuos bajo la copa de las plantas y en espacios abiertos, por lo que los autores concluyen que la asociación de esta especie no es obligada (Golubov *et al.*, 2010). Lo que podría explicar por qué se encontraron más individuos de *L. hollianus* en espacios abiertos que bajo la cobertura de alguna especie de planta.

En los sitios planos las cactáceas no se asociaron con la misma frecuencia a *M. luisana* o *P. praecox*, como ocurrió en sitios en pendientes, en su lugar se encontraron asociadas a dos especies del género *Bursera*. En estos sitios, la densidad de las dos especies de plantas pertenecientes a la familia Fabaceae y de las cactáceas fue menor, en comparación con la densidad de éstas en sitios en pendientes. Además de la densidad, es probable que, junto con la incidencia directa de rayos solares y la ausencia de inclinación en los sitios planos (ya que se ha descrito que la pendiente favorece el crecimiento y establecimiento de algunas cactáceas) (Valverde *et al.*, 2007; Springer *et al.*, 2015), podría explicar lo encontrado en el presente estudio.

8.6 Amplitud del nicho de las especies de cactáceas

Seis especies encontradas en pendientes son generalistas, mientras que *C. calipensis*, *M. polyedra* y *L. hollianus* son especialistas, lo cual puede deberse a la elevada densidad que presentan las especies generalistas con respecto a las especialistas (Vázquez y Aizen, 2006).

Además, las especies generalistas forman un núcleo central que confiere alta cohesión a las interacciones en la red (Bascompte *et al.*, 2003). Por otra parte, contrario a lo encontrado en sitios en pendientes en el presente estudio, en los sitios planos, *C. calipensis* y *M. polyedra* resultaron ser generalistas. Lo anterior podría relacionarse con el anidamiento y el número de especies presentes en la red de interacciones, ya que mientras mayor sea la riqueza de especies, mayor será el anidamiento (Bascompte *et al.*, 2003), y en estos sitios se encontró menor número de especies de ambos grupos, por lo que posiblemente las cactáceas solo se establecen bajo diferentes plantas y por lo tanto más resistentes ante las condiciones estresantes de este ambiente (Brown, 1984).

8.7 Preferencia de las cactáceas con las especies de plantas perennes

Las especies de cactáceas mostraron una preferencia de establecimiento diferente entre ellas, siendo especies con las que se encontró mayor preferencia: *Croton sp.*, *P. rubra*, *N. tetetzo*, *S. wislizeni*, *B. schlechtendalii* y *B. fagaroides*. Tres especies de cactáceas (*C. calipensis*, *F. recurvus* y *M. polyedra*) prefirieron establecerse bajo *Croton sp.* en el presente estudio, lo cual puede deberse a que se establecen relaciones de cactáceas con micorrizas, ya que éstas incrementan la tolerancia a la sequía y favorecen la absorción de nutrientes

elementales como el fósforo y el nitrógeno del suelo en las plantas hospederas (Chimal-Sánchez *et al.*, 2016). Tres especies de cactáceas (*C. pallida*, *M. haageana* y *M. polyedra*) prefirieron establecerse bajo el dosel de *P. rubra*, esto coincide con lo descrito anteriormente para otra especie de cactácea, ya que las semillas del tetecho (*N. tetetzo*) logran germinar bajo esta especie en el bosque tropical caducifolio, sin embargo, las plántulas sobreviven un periodo corto de tiempo, lo cual ha sido atribuido a la forma de la copa, así como también a la cobertura que esta especie presenta (Contreras-González, 2015), principalmente durante la temporada de sequía en la cual la mayoría de las especies de plantas pierden sus hojas (Murphy y Lugo, 1986). Por lo que se podría llegar a pensar que esta especie favorece el establecimiento de algunas especies de cactáceas. Por otra parte, *C. calipensis*, *M. polyedra* y *L. hollianus* prefirieron establecerse cerca de *N. tetetzo*, no obstante, ha descrito que las especies filogenéticamente cercanas no pueden coexistir debido a que existe una competencia por los recursos (Valiente-Banuet y Verdú, 2007; Valiente-Banuet y Verdú, 2008; Sortibrán *et al.*, 2014), además de que se ha sugerido que las especies filogenéticamente cercanas pueden compartir patógenos (Janzen, 1970). Sin embargo, Montesinos-Navarro *et al.* (2019) concluyen que la participación de la red de micorrizas es una pieza fundamental en las interacciones de facilitación entre especies filogenéticamente cercanas, ya que permite que todas las especies se mantengan conectadas (Cerón, 2015; Valiente-Banuet y Verdú, 2013), gracias a que las micorrizas favorecen la transferencia de algunos macronutrientes como el fósforo y el nitrógeno a las plantas hospederas y las micorrizas se ven beneficiadas porque de ellas obtienen carbono (Simard *et al.*, 2012). También se ha sugerido que las micorrizas podrían neutralizar el efecto negativo de los patógenos, permitiendo así la coexistencia de especies cercanas y lejanas. Es importante recalcar que estas interacciones son relevantes en la estructura y mantenimiento de las comunidades de plantas (Valiente-Banuet y Verdú, 2013). Así mismo, se podría pensar que, aunque el tetecho no presenta tantos brazos o ramifica como otras especies columnares (Márquez *et al.*, 2013), el tallo de los individuos adultos probablemente brinda sombra y por ende atenúa la radiación solar y disminuye la temperatura, ya que se ha descrito que algunas rocas proporcionan sombra a las cactáceas en ambientes áridos (Ramírez, 2011), por lo que el tallo de *N. tetetzo* estaría actuando de manera homóloga a las rocas para las cactáceas en el presente estudio, con la presencia de las micorrizas. *Mammillaria polyedra* y *F. recurvus* mostraron una preferencia de crecimiento bajo la copa de *S. wislizeni*, mientras que cuatro especies de cactáceas (*M. haageana*, *M. polyedra*, *O. pilifera* y *N. tetetzo*) prefirieron crecer bajo dos especies de

copales (*B. schlechtendalii* y *B. fagaroides*). Lo anterior coincide con lo reportado en algunos estudios, en donde se menciona que las dos primeras especies de plantas facilitan una gran cantidad de individuos de cactáceas en ambientes áridos y semiáridos (Ruiz, 2007; Cerón, 2015). *B. fagaroides*, no se ha reportado como nodriza, pero si otras especies del género (Ruiz, 2007; Cerón, 2015), por lo que se podría considerar una especie que brinda condiciones favorables para las cactáceas en el presente estudio.

Otras especies de plantas perennes en las cuales se encontró que las cactáceas prefirieron establecerse en el presente estudio fueron *P. laevigata*, *C. tortuosa*, *A. adstringens*, *A. cochliacantha*, *L. graveolens*, *E. schlechtendalii* y *M. luisana*. Anteriormente se ha descrito que el mezquite (*P. laevigata*) resguarda bajo su copa un alto número de individuos de los géneros *Coryphantha* y *Mammillaria* en matorral xerófilo (Mandujano *et al.*, 2002), debido a que la amplia cobertura de la copa de esta especie tiene una importancia en la asociación planta-nodriza (Bernal-Ramírez *et al.*, 2019). Además, se ha descrito que algunas especies de la familia Fabaceae (como *M. luisana* y *P. laevigata*) juegan un papel importante como nodrizas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.*, 2002), ya que establecen asociaciones con bacterias fijadoras de nitrógeno, el cual es un macronutriente esencial para las plantas (Sprent y Gehlot, 2010). Así mismo, establecen asociaciones con micorrizas, las cuales se extienden en el suelo y forman una red que interconecta a las raíces de las plantas y proporciona un libre flujo de nutrientes hacia las plantas hospederas (Rincón *et al.*, 1993; Camargo-Ricalde y Dhillion, 2003; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Simard *et al.* 2012; Sortibrán *et al.*, 2014). Otro factor que también puede explicar esta preferencia es que se forman islas de fertilidad bajo la copa de estas especies, las cuales reservan una gran cantidad de nutrientes, humedad y mayor sombra durante el día en ambientes con condiciones extremas (Valiente-Banuet, 1991). En el caso del chaparro amargoso (*C. tortuosa*), se ha descrito que establece una asociación positiva con una especie del género *Coryphantha* en una zona árida (Ruíz, 2007), lo cual coincide con lo encontrado en el presente estudio. Y en el caso del cuachalalate (*A. adstringens*), se ha descrito que es capaz de establecerse en espacios desprovistos de vegetación (Ramos-Ordoñez *et al.*, 2021), y que otras plantas se establecen bajo su copa en sitios como el Clarín (Guanajuato), Tlayca (Morelos) y la Cueva del Maíz (Coxcatlán, Puebla) (Segundo-Hernández y Ramos-Ordoñez, 2016; Serrano-Rosas *et al.*, 2018; González, 2019), debido a esto, se puede considerar a *A. adstringens* como una especie facilitadora de otras especies de plantas del matorral xerófilo, como es el caso de *M. luisana* (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet y Verdú 2007), mientras que en el bosque tropical

caducifolio el cuachalalate funciona como facilitadora de algunas especies de burseras (Pennington y Sarukhán, 2005; Guzmán-Pozos y Cruz-Cruz, 2014; González, 2019), *M. luisana* (Contreras-González, 2015) y de cactáceas como *N. tetetzo* (Contreras-González y Arizmendi, 2014). Además de considerar al cuachalalate como facilitadora, se ha propuesto como una especie para restaurar ambientes fragmentados (Isidra, 2020; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2021), como lo es el bosque tropical caducifolio, el cual presenta una alta tasa de fragmentación (Ellis *et al.*, 2016). Lo anterior indica que *A. adstringens* es una especie importante dentro de las comunidades vegetales, ya que permite que se lleve la facilitación de cactáceas en este tipo de ambientes. En el caso de *A. cochliacantha*, se ha descrito que favorece la supervivencia de otros individuos de cactáceas, como es el caso de los individuos de *P. weberi* (Lustre *et al.*, 2014), por lo que se podría pensar que esta especie también puede favorecer a otras especies de cactáceas del género *Lemaireocereus*, como es el caso de *L. hollianus* (antes *Pachycereus hollianus*). Y en cuanto a *L. graveolens*, Castillo y Valiente-Banuet (2010), sostienen que esta especie favorece la germinación, supervivencia y crecimiento de *N. mezcalaensis* en el matorral xerófilo. Contreras-González y Arizmendi (2014) describen que *E. schlechtendalii* favorece la supervivencia de los juveniles de *N. tetetzo*, lo cual corrobora la preferencia de una de las especies de cactáceas hacia esta planta en el presente estudio. Finalmente, la preferencia hacia *M. luisana* en el presente estudio por las cactáceas, es explicada gracias a que se ha demostrado que es una excelente una nodriza, ya que facilita hasta el 85% de las plantas de una comunidad árida y además tiene la capacidad de establecerse en espacios abiertos, lo cual la ha convertido en una especie clave de estos ambientes (Valiente-Banuet y Verdú, 2007).

En cuanto a las especies *Heliotropium sp.* y *A. guatemalensis*, no se han reportado como nodrizas en estudios previos, sin embargo, por los resultados encontrados en el presente estudio se podría pensar que brindan las condiciones adecuadas para que se lleve a cabo la germinación y el establecimiento de algunas especies de cactáceas en este ambiente.

8.8 Atributos funcionales de las plantas nodrizas

8.8.1 Densidad de plantas perennes Vs número de individuos de cactáceas

Se encontró que cuando es mayor es el número de individuos de plantas perennes, mayor es la probabilidad de que las cactáceas se establezcan bajo sus copas. De manera particular, en el presente estudio se encontró que, del total de las especies de plantas en sitios en pendientes, *M. luisana* y *Croton sp.* alcanzaron las densidades más altas, lo cual podría explicar la correlación entre variables. Lo anterior coincide con lo descrito para algunos géneros de la familia Fabaceae (particularmente el género *Mimosa*), que alcanzan densidades altas, además estas plantas son elementos ecológicos importantes dentro de las comunidades vegetales, debido a que establecen interacciones positivas con otras especies de plantas en zonas áridas y semiáridas (Valiente-Banuet *et al.*, 2006).

8.8.2 Cobertura de las plantas perennes Vs número de individuos de cactáceas

Se encontró que cuando mayor es la cobertura de las plantas perennes, mayor es la probabilidad de que las cactáceas se establezcan bajo sus copas. De forma particular, se registró mayor número de individuos de cactáceas establecidas bajo la copa de plantas con mayor porcentaje de cobertura, como en el caso de *P. praecox*, *M. luisana* y *C. aesculifolia var. parvifolia*. Lo anterior es importante ya que las plantas de la zona del presente estudio pierden sus hojas durante la temporada de sequía (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2013), y en estudios previos se ha descrito que las plantas ofrecen micrositios favorables para la germinación y supervivencia de las semillas de las plantas dispersadas (Montiel y Montaña, 2000; Howe y Miriti, 2004). Además de lo anterior, la relación encontrada en el presente estudio entre la cobertura y el número de individuos de cactáceas, podría ser explicada por las plantas, ya que estas también brindan sitios de percheo para las aves o murciélagos, los cuales actúan como dispersores de las semillas de los frutos, como en el caso de otras cactáceas como el saguaro (*C. gigantea*), ya que se ha comprobado que las aves depositan las semillas bajo las copas de los árboles y arbustos; de este modo contribuyen al efecto que proporcionan las plantas nodrizas a las cactáceas (Steenbergh y Lowe, 1977; Hutto *et al.*, 1986).

Se registró mayor número de individuos de cactáceas establecidos bajo la copa de plantas perennes con coberturas densas, como en el caso de *M. luisana*, *P. praecox* y *L. graveolens*. Lo que concuerda con lo reportado en estudios previos, en los cuales se ha señalado que la germinación y supervivencia se logra bajo especies de plantas con copas densas, debido a que reducen los niveles de radiación solar y evitan la pérdida excesiva de agua de los tejidos (Castellanos *et al.*, 1999). Además, en el caso de *N. mezcalaensis*, se ha reportado que bajo *L. graveolens* y *M. lacerata*, un alto número de semillas germinaron (80 y 52 semillas, respectivamente) y sobrevivieron durante tres años (con un porcentaje del 73.75% y 42.30%, respectivamente); así mismo los individuos alcanzaron mayores tallas bajo la copa de *M. lacerata*, mientras que los individuos con tallas pequeñas se encontraron bajo plantas con copas menos densas, como en el caso de *Acacia constricta* (Castillo y Valiente-Banuet, 2010), mientras que en el bosque tropical caducifolio, Contreras-González (2015) encuentra que la supervivencia de los juveniles de *N. tetetzo* se mantiene exitosamente bajo la copa de *M. luisana*.

8.9 Elementos geográficos que influyen en el establecimiento de las cactáceas

8.9.1 Orientación de las cactáceas con respecto a las plantas perennes

La mayoría de las especies de cactáceas se encontraron ubicadas debajo de la copa de las plantas nodrizas principalmente hacia el norte, noroeste y noreste, lo anterior coincide con lo descrito por Golubov *et al.* (2010) para el matorral xerófilo, en donde más de la mitad del total de los individuos de *M. carnea* se localizaron entre el norte y el suroeste, lo cual podría deberse a que la temperatura resultó ser baja y la humedad más alta bajo la copa de las nodrizas, que en espacios abiertos. Así mismo, se ha descrito que los principales factores ambientales que determinan la ubicación de los individuos de cactáceas bajo las plantas nodrizas son la radiación solar, evapotranspiración y las temperaturas, ya que estos determinan su desarrollo en ambientes desérticos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

8.9.2 Distancia de las cactáceas con respecto al tallo de las plantas perennes

Los individuos de cactáceas se establecen tanto cerca como lejos del tallo de las plantas nodrizas, lo cual resultó diferente a lo que se esperaba en la hipótesis planteada. Lo anterior puede ser atribuido a que la distancia entre plantas genera un efecto en las primeras etapas del ciclo de vida de las plantas asociadas, ya que las plantas que se encuentran cerca del tronco de las plantas facilitadoras reciben menor radiación solar (Castellanos *et al.*, 1999). Así mismo, se ha reportado para el desierto que los individuos para otra especie de cactácea columnar (*C. gigantea*), se localizaron más cerca del tallo de su nodriza (*L. tridentata*), que de la periferia de la copa (Drezner, 2006). Y, por el contrario, en el caso de *N. tetetzo* y *F. recurvus*, se encontraron localizados más lejos del tallo de las plantas perennes. Igualmente, Bravo-Mendoza *et al.* (2007) describen para el matorral xerófilo que los individuos de tallas más grandes de *N. tetetzo* se encontraron entre los 80 y 100 cm de la planta más cercana. No obstante, los individuos de *N. tetetzo* de tallas pequeñas se localizaron en los primeros 20 cm de distancia (Bravo-Mendoza *et al.*, 2007). De manera general, se ha descrito que las cactáceas que se ubican alejadas del tronco de las plantas reciben mayor radiación solar, permitiéndoles así aumentar su supervivencia y su talla (Nobel, 1984), como ocurrió con los individuos de *N. tetetzo*.

Es importante continuar con el estudio de los patrones encontrados en el presente trabajo, sobre todo en ambientes semiáridos, ya que los estudios que han abordado estos temas son escasos. Además, estudios como el que se realizó, dan pie a evaluar algunos factores dentro del fenómeno del nodricismo, tales como la temperatura del suelo, la cantidad de humedad o de nitrógeno debajo de la nodriza, entre otros en el bosque tropical caducifolio. Así mismo, se podría evaluar a las especies consideradas como potenciales nodrizas en el presente estudio, ya que en la literatura para algunas especies no se ha reportado que lleven a cabo esa función. Aunado a lo anterior, se podrían evaluar aspectos de germinación, supervivencia y establecimiento de las especies de cactáceas en la temporada de sequía y la de lluvias en este ambiente, esto para tener un panorama más particular de los patrones de interacción entre las cactáceas y las plantas en el bosque tropical caducifolio. Finalmente, sería importante dar un seguimiento a los patrones de interacción, así como la variación y estabilidad ecológica.

9. Conclusiones

Con base en los resultados obtenidos se encontró la existencia de patrones de asociación entre cactáceas y plantas perennes en el bosque tropical caducifolio en el Cañón el Sabino, además, la pendiente influye en estas asociaciones, ya que el número de individuos de cactáceas asociados es mayor que el de los no asociados en sitios en pendientes, sin embargo, en sitios planos no ocurre esto, debido a la elevada radiación solar, además de que en estos sitios existe un bajo número de individuos de cactáceas. Y estas asociaciones nos indican que la facilitación se encuentra presente en el bosque tropical caducifolio.

Los individuos de cactáceas encontrados en el sitio de estudio se distribuyen de manera agregada en ambos sitios debido a la discontinuidad de los recursos ambientales, posiblemente a la cantidad de agua. Sin embargo, en sitios en pendientes una especie se distribuye de forma uniforme y otra de forma aleatoria puesto que el número de individuos en cada sitio fue diferente y de igual manera, además de que la heterogeneidad del ambiente influye sobre las cactáceas.

Las redes de interacción entre cactáceas y plantas perennes en ambas condiciones son complejas, ya que están altamente conectadas, robustas y anidadas, sin embargo, en la red de sitios planos no se pudo calcular el anidamiento por el número de especies que conforman la red. Las redes nos muestran que *M. luisana* y *P. praecox* son especies importantes para el establecimiento de las diferentes especies de cactáceas en el bosque tropical caducifolio en sitios en pendientes mientras que en sitios planos lo son dos especies del género *Bursera* y *P. tithymaloides*. La intensidad de asociación de las cactáceas hacia las plantas perennes en sitios en pendientes fue diferente entre las nueve especies de cactáceas, siendo más fuerte entre *M. polyedra* – *M. luisana* y *P. praecox*, *L. hollianus* – *A. cochliacantha* y *C. calipensis* – *P. praecox*. La mayoría de las especies de cactáceas son generalistas en sitios en pendientes y sitios planos, sin embargo, *C. calipensis*, *M. polyedra*, y *L. hollianus* prefieren crecer solo bajo ciertas plantas perennes en sitios en pendientes, es decir, son especialistas. Las especies de cactáceas presentan una preferencia de establecimiento bajo *Croton sp.*, *P. rubra*, *N. tetetzo*, *S. wislizeni*, *B. schlechtendalii*, y *B. fagaroides*, ya que son las más frecuentes entre estas. Por otra parte, *Heliotropium sp.* y *A. guatemalensis* resaltan en el presente estudio porque algunas cactáceas las prefirieron para crecer bajo sus copas y sin embargo no se han descrito en estudios previos como facilitadoras.

Atributos funcionales como la densidad y la cobertura de las plantas nodrizas son importantes para el establecimiento de las cactáceas, por una parte, el incremento de la densidad de las plantas perennes favorece el aumento del número de individuos de cactáceas, sin embargo, esto no ocurre en sitios planos. De manera simultánea, el incremento de la cobertura de las plantas en ambas condiciones favorece el incremento del número de individuos de cactáceas asociadas a las plantas.

Así mismo, las cactáceas se ubican con mayor frecuencia hacia el noroeste debajo de las plantas perennes en sitios en pendientes y hacia el norte en sitios planos, lo cual se relaciona con algunos factores ambientales como la radiación solar, la evapotranspiración y la temperatura. Las especies *O. pilifera*, *L. hollianus* y *M. geometriza* se establecen más cerca del tallo de las plantas perennes en sitios en pendientes, mientras que *F. recurvus* y *N. tetetzo* se establecen alejadas del tallo de las plantas debido a que reciben mayor cantidad de radiación en un ambiente que durante la temporada de lluvias presenta una mayor cobertura vegetal, lo cual les permite aumentar su supervivencia y talla. Sin embargo, en los sitios planos la distancia no influye en el establecimiento de *C. calipensis* y *M. polyedra*, ya que estas especies se encontraron ubicadas tanto cerca como lejos del tallo de las plantas, principalmente debido a la elevada radiación que se da en estos sitios.

10. Literatura citada

Aguirre Cortés, E. (2004). Diversidad, productividad y heterogeneidad ambiental en un bosque tropical caducifolio. *Tesis de (Licenciatura)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Álvarez, R., Godínez-Álvarez, H., Guzmán, U., y Dávila, P. (2004). Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. *Botanical Sciences*, 75, 7-16.

Aranda Pineda, J. A. (2015). Establecimiento de plántulas de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango, México. *Tesis de (Licenciatura)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Arellanes-Cancino, Y., Romero-Sosa, M. Á., Vega, E., Maza-Villalobos, S., y Casas-Fernández, A. (2018). Ecological Bases for Sustainable Management of Pochote (*Ceiba aesculifolia* subsp. *parvifolia*) Through Demographic Analysis. *Economic Botany volume*, 72, 20–37.

Armas, C., y Pugnaire, F. I. (2005). Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, 93, 978–989.

Auslander, M., Nevo, E., y Inbar, M. (2003). The effects of slope orientation on plant growth, developmental instability and susceptibility to herbivores. *Journal of Arid Environments*, 55(3), 405-416.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., y Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16), 9383-9387.

Bascompte, J., y Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution, and Systematics*, 38, 357-593.

Becerra, R. (2000). Biodiversitas, Boletín bimestral de la comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. *Las cactáceas, plantas amenazadas por su belleza*. Recuperado el 5 mayo del 2020, de http://www.conabio.gob.mx/institucion/conabio_espanol/doctos/biodiver32.pdf

Bernal-Ramírez, L. A., Zavala-Hurtado, J. A., Jiménez, M., Cano-Santana, Z., y Fornoni, J. (2019). Los microcosmos de *Prosopis laevigata* albergan una alta diversidad florística en el valle de Zapotitlán, Puebla. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90.

Bertness, M. D., y Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(5), 191-193.

Bertness, M. D., y Hacker, S. D. (1994). Physical stress and positive associations among marsh plant. *The American Naturalist*, 144(3), 363.

Bond, W. J., Smythe, K.-A., y Balfour, D. (2001). Acacia species turnover in space and time in an African savanna. *Journal of Biogeography*, 28(1), 117-128.

Bravo-Mendoza, M., Espinosa-Cantú, A., Castellanos-Vargas, I., y Cano-Santana, Z. (2007). Tamaño de *Neobuxbaumia tetetzo* y longitud de sus espinas apicales en un gradiente de luz bajo *Mimosa luisana*, un arbusto nodriza. *Acta Botánica Mexicana*(79), 69-80.

Brooker, R. W., y Callaghan, T. V. (1998). The Balance between Positive and Negative Plant Interactions and Its Relationship to Environmental Gradients: A Model. *Oikos*, 81(1), 1996-2007.

Brown, J. H. (1984). On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The American Naturalist*, 124(2), 255-279.

Bullock, S. H., y Solís-Magallanes, A. J. (1990). Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica*, 22(1), 22-35.

Callaway, R. M. (1995). Positive Interactions among Plants. *Botanical Review*, 61(4), 306-349 .

Callaway, R. M., y Walker, L. R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965.

Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Cook , B. J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844-848.

Callaway, R. M. (2007). *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. University of Montana, Missoula: Springer Science.

Camargo-Ricalde, S. L., y Dhillion, S. S. (2003). Endemic *Mimosa* species can serve as mycorrhizal "resource islands" within semiarid communities of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Mycorrhiza*, 13, 129–136.

Camargo-Ricalde, S. L., Grether, R., Martínez-Bernal, A., García-García, V., y Barrios-del-Rosal, S. (2001). Especies útiles del género *Mimosa* (Fabaceae-Mimosoideae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 68, 33-34.

Casas, A., Valiente-Banuet, A., Viveros, J. L., Caballero, J., Cortés, L., Dávila, P., Rodríguez, I. (2001). Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán valley, Mexico. *Economic Botany*, 55(1), 129–166.

Castellanos, A. E., Tinoco-Ojanguren, C., y Molina-Freaner, F. (1999). Microenvironmental Heterogeneity and Space Utilization by Desert Vines within their Host Trees. *Annals of Botany*, 84(2), 145-153.

Castillo Landero, J., & Valiente-Banuet, A. (2010). Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth of a columnar cactus. *American Journal of Botany*, 97(8), 1289–1295.

Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury Creel, J., y Dirzo, R. (2010). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. México: Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Cerón Acosta, A. C. (2015). Interacciones ecológicas asociadas a la formación de parches de vegetación por *Mimosa luisana* y otras leguminosas en Zapotitlán, Puebla, México. *Tesis de (Licenciatura)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Chimal-Sánchez, E., Montaña, N. M., Camargo-Ricalde, S. L., García Sánchez, R., y Hernández-Cuevas, L. V. (2016). Nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares para México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(1), 242-247.

Choler, P., Michalet, R., y Callaway, R. M. (2001). Facilitation and Competition on Gradients in Alpine Plant Communities. *Ecology*, 82(12), 3295-3308.

Cody, M. (1985). Structural niches in plant communities. En T. J. Case, & J. Diamond (Edits.), *Community Ecology* (págs. 381-405). New York: Harper & Row.

Colwell, R. K., y Futuyma, D. J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52(4), 567-576.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-CONABIO. Ecosistemas de México. Recuperado el 28 de enero de 2020, de <https://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/selvaSeca.html>

Contreras-González, A. M. (2015). Dieta y disponibilidad de alimento de *Ara militaris* en la reserva de la biósfera Tehuacán Cuicatlán. *Tesis de (Maestría)*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.

Contreras-González, A. M., y del Coro Arizmendi, M. (2014). Pre-dispersal seed predation of the columnar cactus (*Neobuxbaumia tetetzo*, Cactaceae) by birds in central Mexico. *Ornitología Neotropical*, 25(4), 373-387.

Corder, G. W., y Foreman, D. I. (2014). *Nonparametric Statistics: A Step-by-Step Approach*. Recuperado el 12 de octubre de 2020, de https://books.google.com.mx/books?id=hYVYAQAQBAJ&printsec=frontcover&hl=es&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false

Cruz Durán, R. (2012). *Laboratorio de Plantas Vasculares, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México*. Recuperado el 12 de septiembre de 2020, de <http://biologia.fciencias.unam.mx/plantasvasculares/publicaciones.html>

del Carmen Mandujano, M., Flores-Martínez, A., Golubov, J., y Ezcurra, E. (2002). Spatial Distribution of Three Globose Cacti in Relation to Different Nurse-Plant Canopies and Bare Areas. *The Southwestern Naturalist*, 47(2), 162-168.

del Carmen Mandujano, M., Montaña, C., Méndez, I., y Golubov, J. (1998). The Relative Contributions of Sexual Reproduction and Clonal Propagation in *Opuntia rastrera* from Two Habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology*, 86(6), 911-921.

Díaz Castellanos, A. R. (2017). Evaluación de atributos funcionales de especies nodrizas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. (*Tesis de Maestría*). Universidad Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala.

Díaz Talamantes, R. (2021). Variación sucesional del crecimiento de plantas leñosas jóvenes en el sotobosque de un bosque tropical caducifolio. *Tesis de (Licenciatura)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., y Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.

Drezner, T. (2006). Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments*, 65, 46-61.

Dunteman, G. H., Ho, M. R., Ho, M. R. (2006). An Introduction to Generalized Linear Models. Recuperado el 14 de agosto del 2022, de https://books.google.com.mx/books?id=YTELjWD3oLUC&newbks=1&newbks_redir=0&printsec=frontcover&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false

Ehleringer, J., y House, D. (1984). Orientation and slope preference in barrel cactus (*Ferocactus acanthodes*) at its northern distribution limit. *Great Basin Naturalist*, 44(1).

Ellis, E., Romero-Montero, J., Gómez, I., Anta, S., y López Paniagua, J. (2016). *Determinantes de deforestación en el estado de Oaxaca*. Recuperado el 24 de julio de 2020, de https://www.researchgate.net/publication/312653088_Determinantes_de_la_deforestacion_en_el_estado_de_Oaxaca

Everitt, B. S. (1977). *The Analysis of Contingency Tables*. London: Chapman and Hall.

Flores-Martínez, A., Ezcurra, E., y Sánchez-Colón, S. (1994). Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology*, 82(2), 325-330.

Franco, A. C., y Nobel, P. S. (1989). Effect of Nurse Plants on the Microhabitat and Growth of Cacti. *Journal of Ecology*, 77(3), 870-886.

García N. O. de la H. A., y Mandujano, M. del C. (2010). Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatrociénegas, México. *Cactáceas y suculentas mexicanas*, 55(2), 36-55.

- Garibaldi, L. A., Oddi, F. J., Aristimuño, F., y Behnisch, A. (2019). *Modelos estadísticos en lenguaje R*. Viedmaa : Universidad Nacional de Río Negro. UNRN. Buenos Aires, Argentina. 260 p.
- Godínez-Alvárez, H., Valiente-Banuet, A., y Rojas-Martínez, A. (2002). The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*, 83(9), 2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., y Ortega-Baes, P. (2003). Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*, 69(2), 173-203.
- Golubov, J., Martínez Valenzuela, P. A., Durán Campos, E. J., y Martínez Cervantes, Y. (2010). Distribución espacial y nodricismo en *Mammillaria carnea* en el Municipio de Valerio Trujano, Cuicatlán, Oaxaca. *Cactáceas y suculentas mexicanas*, 55(2), 56-64.
- Gomes V., G. N., Meiado, M. V., Quirino, Z. G., y Machado, I. (2016). Seed removal by lizards and effect of gut passage on germination in a columnar cactus of the Caatinga, a tropical dry forest in Brazil. *Journal of Arid Environments*, 135, 85-89.
- González Medrano, F. (2012). *Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación*. Instituto Nacional de Ecología. Recuperado el 23 de junio de 2020, de https://agua.org.mx/wpcontent/uploads/2012/11/las_zonas_aridas_y_semiaridas_de_mexico_y_su_vegetacion.pdf
- González L. T. (2019). Parámetros poblacionales de *Bursera* en una selva baja de Coxcatlán Puebla, México. *Tesis de (Licenciatura)*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala.
- Greenlee, J. T., y Callaway, R. M. (1996). Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in west-ern Montana. *The American Naturalist*, 148(2), 386-396.
- Grime, J. P. (1982). *Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación*. México: Limusa.
- Guzmán-Pozos, A., y Cruz-Cruz, E. (2014). Características físicas de frutos de cuachalalate (*Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl) de tres procedencias. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 37(3), 255-260.

Howe, H. F., y Miriti, M. N. (2004). When seed dispersal matters. *BioScience*, 54(7), 651-660.

Hutto, R. L., McAuliffe, J. R., y Hogan, L. (1986). Distributional Associates of the Saguaro (*Carnegiea gigantea*). *The Southwestern Naturalist*, 31(4), 469-476.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Santa María Tecomavaca, Oaxaca. Recuperado el 14 de octubre de 2019, de <https://www.inegi.org.mx/app/areasgeograficas/?ag=20431>

Isidra Flores, K. (2020). Evaluación del estado poblacional de *Amphipterygium adstringens* en diez sitios de su distribución en México. *Tesis de (Licenciatura)*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.

Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501-528.

Jordano, P., Vázquez, D., y Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas. En R. Medel, M. Aizen, & R. Zamora, *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* (pág. 399). Santiago de Chile: Editorial Universitaria.

Krebs, C. J. (1989). *Ecological Methodology*. United State of America: Hyper Colling Publisher.

Larrea Alcázar, D. M. (2007). Síndrome nodriza y ecología de la regeneración de cactus columnares en un enclave semiárido andino. *Tesis de (Doctorado)*. Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes.

Levins, R., & Lewontin, R. (1985). *The Dialectical Biologist*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Llambí, L. D., Hupp, N., Saez, A., y Callaway, R. (2017). Reciprocal interactions between a facilitator, natives, and exotics in tropical alpine plant communities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30, 82-88.

López-Gómez, V., Zedillo-Avelleyra, P., Anaya-Hong, S., González-Lozada, E., y Cano-Santana, Z. (2012). Efecto de la orientación de la ladera sobre la estructura poblacional y ecomorfología de *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae). *Botanical Sciences*, 90(4), 453-457.

López-Kleine, L. (2017). Bioestadística. Recuperado el 23 de mayo de 2022, de https://books.google.com.mx/books?id=dd_0DwAAQBAJ&printsec=frontcover&dq=bioestadística+kleine&hl=es419&sa=X&redir_esc=y#v=onepage&q=bioestadística%20kleine&f=false

Lustre Sánchez, H., Manzanero Medina, G., y Vásquez Avendaño, V. (2014). Atributos demográficos y reproductivos de *Pachycereus weberi* en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 59(1), 36-51.

Márquez Guzmán, J., Collazo Ortega, M., Martínez Gordillo, M., Orozco Segovia, A., y Vázquez Santana, S. (2013). *Biología de Angiospermas*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias: Coordinación de la Investigación Científica.

Mazzola, M. B., Kin, A. G., Morici, E. F., Babinec, F. F., y Tamborini, G. (2008). Efecto del gradiente altitudinal sobre la vegetación de las sierras de Lihue Calel (La Pampa, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 43, 103-119.

McAuliffe, J. R. (1984). . Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecología*, 64(3), 319-321.

Meave, J., Romero-Romero, M., Salas, S., Pérez-García, E., y Gallardo, A. (2012). Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas*, 21(1), 85-100.

Memmott, J., Waser, N. M., y Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings Biological Sciences*, 271(1557), 2605–2611.

Méndez, M., Dorantes, A., Dzib, G., Argáez, J., y Durán, R. (2006). Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 79, 33-41.

Miguel-Talonia, C., Téllez-Valdés, O., y Murguía-Romero, M. (2014). Las cactáceas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México: estimación de la calidad del muestreo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 436-444.

Montesinos-Navarro, A., Valiente-Banuet, A., y Verdú, M. (2019). Plant facilitation through mycorrhizal symbiosis is stronger between distantly related plant species. *New Phytologist*, 224, 928–935.

Montiel, S., y Montaña, C. (2000). Vertebrate Frugivory and Seed Dispersal of a Chihuahuan Desert Cactus. *Plant Ecology*, 146(2), 221-229.

Murphy, P. G., y Lugo, A. E. (1986). Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67-88.

Nobel, P. S. (1980). Interception of Photosynthetically Active Radiation by Cacti of Different Morphology. *Oecologia*, 45, 160-166.

Nobel, P. S. (1984). Extreme Temperatures and Thermal Tolerances for Seedlings of Desert Succulents. *Oecología*, 62(3), 310-317.

Nobel, P. S., y Bobich, E. G. (2002). *Cacti: Biology and Uses. Environmental Biology*. University of California Press.

Odum, E. (1971). *Ecología*. México: Editorial Interamericana.

Pennington, D. T., y Sarukhán, J. (2005). *Arboles tropicales de México. In: Manual para la Identificación de las Principales Especies*. México: Fondo de Cultura Económica.

Pugnaire, R. I., y Luque, M. T. (2001). Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93(1), 42-49.

R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. (2019). Obtenido de <https://www.r-project.org/>

Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A., y Fa, J. (1993). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. New York: Oxford University Press.

Ramírez Collantes, D. A. (2011). Los objetos nodriza como refugio y fuente de nutrientes: reflexiones sobre el establecimiento y restauración de cactáceas en zonas áridas de la vertiente occidental de los andes. *Ecología Aplicada*, 10(2), 83-86.

Ramos-Ordoñez, M. F., Santamaría-Estrada, L. R., González López, T. G., Isidra-Flores, K., y Contreras-González, A. M. (2021). Parámetros poblacionales de una especie medicinal en riesgo, el caso de *Amphipterygium adstringens*. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93, e933908.

Reyes Santiago, J., Brachet I., C., Perez Crisanto, J., y Gutierrez de la Rosa, A. (2004). *Cactáceas y otras plantas nativas de la Cañada, Cuicatlán, Oaxaca*. México: Sociedad Mexicana de Cactología.

- Reyes-Olivas, A., García-Moya, E., y López-Mata, L. (2002). Cacti–shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 52, 431–445.
- Rincón, E., Huante, P., y Ramírez, Y. (1993). Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on biomass production by the cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *Mycorrhiza*, 3, 79-81.
- Ríos-Casanova, L., y Godínez-Álvarez, H. (2017). Evaluating the stick-gap method in a Mexican tropical dryland: Effect of stick length and sample size. *Ecological Indicators*, 84, 7-10.
- Rivera-Ortíz, F. A., Contreras-González, A. M., Soberanes-González, C., Valiente-Banuet, A., y Arizmendi C., M. (2008). Seasonal abundance and breeding chronology of the Military Macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region in Central Mexico. *Ornitología Neotropical*, 19(2), 255.
- Rojas-Martínez, A., Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A., del Coro Arizmendi, M., y Sandoval Acevedo, O. (2012). Frugivory diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris yerbabuenae*), in the Tehuacán Valley of central Mexico. *Therya*, 3(3), 371-380.
- Rosas Barrera, D., y del Carmen Mandujano, M. (2001). *La vegetación de las Bajadas en el Bolsón de Cuatrociénegas, Coahuila, México*. Querétaro: Congreso Mexicano de Botánica.
- Ruíz Núñez, N. (2007). Interacciones ecológicas entre cactáceas columnares y plantas perennes a lo largo de un gradiente de estrés. *Tesis de (Maestría)*. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rzedowski, J., y Calderón de Rzedowski, G. (2013). Datos para la apreciación de la flora fanerógama del bosque tropical caducifolio de México. *Acta Botánica Mexicana*, 102, 1-23.
- Santibañez-Andrade, G., Castillo-Argüero, S., Zavala-Hurtado, J. A., Martínez Orea, Y., y Hernández Apolinar, M. (2009). La heterogeneidad ambiental en un matorral xerófilo. *Botanical Sciences*, 85, 71-79.

Segundo-Hernández, J. y Ramos-Ordoñez, M. F. (2016). Dinámica poblacional de *Bursera* en un bosque tropical seco de Morelos. Memorias del XX Congreso Mexicano de Botánica. Ciudad de México. *Sociedad Mexicana de Botánica*.

Seidler, T. G., y Plotkin, J. B. (2006). Seed Dispersal and Spatial Pattern in Tropical Trees. *PLoS Biology*, 4(11), 2132-2137.

Serrano-Rosas, I., González-López, T. G. y Ramos-Ordoñez, M. F. (2018). Densidad y estructura de edades de *Bursera* en dos sitios con diferente grado de perturbación en la Región del Bajío. *Acta Fitogenética*, 5, 265.

Servicio Meteorológico Nacional (SMN). Normales Climatológicas por Estado. Recuperado el 2 de febrero de 2018, de: <https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=oax>

Simard, S. W., Beiler, K. J., Blingham, M. A., Deslippe, J. R., Philip, L. J., y Teste, F. P. (2012). Mycorrhizal networks: Mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews*, 26, 39-60.

Steenbergh, W. F., & Lowe, C. H. (1977). *Ecology of the saguaro: II, Reproduction, germination, establishment, growth*. Washington: Department of the Interior, National Park Service.

Sortibrán, L., Verdú, M., y Valiente-Vanuet, A. (2014). Nurses experience reciprocal fitness benefits from their distantly related facilitated plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(5), 228-235.

Southwood T., R., y Henderson, P. A. (2009). *Ecological Methods*. John Wiley & Sons.

Sprent, J., y Gehlot, H. (2010). Nodulated legumes in arid and semi-arid environments: Are they important? *Plant Ecology & Diversity*, 3(3), 211-219.

Springer, A. C., Swann, D. E., y Crimmins, M. A. (2015). Climate change impacts on high elevation saguaro range expansion. *Journal of Arid Environments*, 116, 57-62.

Steinmann, V. W. (2002). Diversidad y endemismo de la familia Euphorbiaceae en México. *Acta Botánica Mexicana*, 61, 61-93.

Tarango Arámbula, L. A. (2005). Problemática y alternativas de desarrollo de las zonas áridas y semiáridas de México. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*, 4(2), 17-21.

Triola, M. F. (2004). *Estadística*. Pearson Educación. Recuperado el 4 de mayo de 2020, de

https://books.google.com.mx/books?id=Lj5VlatlLhsC&hl=es&source=gbs_navlinks_s

Valiente-Banuet, A. (1991). Dinámica del establecimiento de cactáceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por nodrizas en desiertos. *Tesis de (Doctorado)*. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Valiente-Banuet, A., y Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley México. *Journal of Ecology*, 79(4), 961-971.

Valiente-Banuet, A., y Verdú, M. (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, 10, 1029-1036.

Valiente-Banuet, A., y Verdú, M. (2008). Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology*, 96, 489–494.

Valiente-Banuet, A., Solis-Rojas, L., Dávila, P., del Coro Arizmendi, M., Silva Pereyra, C., Ortega Ramírez, J., y Casas, A. (2009). *Guía de la Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Valiente-Banuet, A., y Verdú, M. (2013). Human impacts on multiple ecological networks act synergistically to drive ecosystem collapse. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(8), 408-413.

Valiente-Banuet, A., y Verdú, M. (2013). Plant facilitation and phylogenetics. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 44, 347-366.

Valiente-Banuet, A., Vital Rumebe, A., Verdú, M., y Callaway, R. M. (2006). Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(45), 16812-16817.

Valverde, P. L., Vite, F., Pérez-Hernández, M. A., y Zavala-Hurtado, J. A. (2007). Stem tilting, pseudocephalium orientation, and stem allometry in *Cephalocereus columna-trajani* along a short latitudinal gradient. *Plant Ecol*, 118(1), 17-27.

Vázquez, D. P., y Aizen, M. A. (2006). Flowering phenologies of hummingbird plants from the temperate forest of southern South America : is there evidence of competitive displacement? *Ecography*, 29, 357-366.

Vázquez Reyes, L. (2011). Disponibilidad y selección de cavidades como sitios de anidación por el loro corona lila (*Amazona finschi*) en el bosque tropical seco. *Tesis de (Maestría)*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Velázquez, A., Durán, E., Ramírez, I., Mas, J.-F., Bocco, G., Ramírez, G., y Palacio, J.-L. (2003). Land use-cover change processes in highly biodiverse areas: the case of Oaxaca, Mexico. *Global Environmental Change*, 13, 175-184.

Verdú, M., y Valiente-Banuet, A. (2008). The Nested Assembly of Plant Facilitation Networks Prevents Species Extinctions. *The American Naturalist*, 172(6), 751-760.

Zepeda Martínez , V. (2010). Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protégido de *Astrophytum ornatum*. *Tesis de (Licenciatura)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Zúñiga, B., Malda , G., y Suzán , H. (2005). Interacciones Planta-Nodriza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un Desierto Subtropical de México. *Biotrópica*, 37(3), 351-356.