



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO
POSTGRADO FORESTAL

**ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DINÁMICA DE PLÁNTULAS
DEL CACTUS COLUMNAR *Neobuxbaumia mezcalaensis*
(Bravo) Backeberg EN LA CAÑADA DEL ZOPILOTE,
GUERRERO**

ELIZABETH NOVA MUÑOZ

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

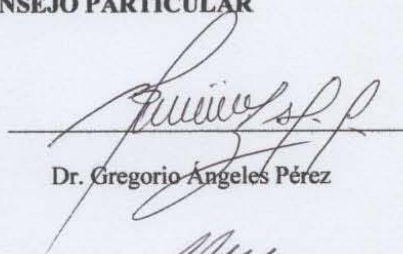
2010

La presente tesis titulada "Estructura poblacional y dinámica de plántulas del cactus columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg en la Cañada del Zopilote, Guerrero" realizada por **ELIZABETH NOVA MUÑOZ**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRA EN CIENCIAS
FORESTAL**


CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



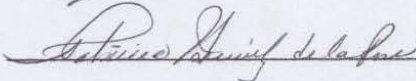
Dr. Gregorio Angeles Pérez

ASESOR



Dr. Cesario Catalán Heverástico

ASESORA



Dra. Patricia Hernández de la Rosa

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Julio de 2010

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Gregorio Ángeles Pérez, por su invaluable aportación desde el inicio hasta el final del documento, su consejería durante mi estancia en Colegio de Postgraduados. Por su apoyo y confianza muchas gracias.

Al Dr. Cesario Catalán Heverástico, por su apreciable apoyo brindado en el trabajo de campo, asesoría y amistad.

A la Dra. Patricia Hernández de la Rosa, por su asesoría, su disponibilidad y participación en la revisión de este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de maestría para poder realizar esta investigación.

Mi más Sincero Agradecimiento al Colegio de Postgraduados (CP), Campus Montecillo por ser una Institución de Enseñanza e Investigación de excelencia en México. En especial a mis profesores de cursos de Botánica y Forestal quienes me brindaron sus conocimientos y apoyo en todo momento.

A mis compañeros en la maestría.

DEDICATORIA

A Dios por permitirme hacer realidad mis sueños.

A mis padres Teresa Muñoz López y Alberto Nova Martínez, por su amor y apoyo incondicional.

A mis hermanos Oscar, Elmar y Neftalí, y a mi hermana Yadira Berenice, por su amor, apoyo y consejos.

A Jesús Alberto Pérez Soto, por su amor y apoyo.

A Blanca E. Linzaga, por su apoyo incondicional.

A mis abuelitos, con todo afecto y cariño.

A mis sobrinos (as), con amor!

Estructura poblacional y dinámica de plántulas del cactus columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg en la Cañada del Zopilote, Guerrero
Elizabeth Nova Muñoz, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2010

El análisis de la estructura poblacional de una especie proporciona información sobre los procesos naturales y factores ambientales a que cada uno de sus estadios de desarrollo ha estado sujeto a través del tiempo. Dicha información es necesaria para diseñar estrategias para la utilización y conservación de la especie. El presente trabajo tuvo como objetivo analizar la estructura poblacional y demografía de plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis* en tres parcelas de observación de 50 x 50 m (2500 m²) establecidas en la Cañada del Zopilote, Guerrero. Se registraron todos los individuos de *N. mezcalaensis*, se les midió su diámetro a la altura del pecho, su altura total y se ubicaron por sus coordenadas X y Y. Se utilizó el índice de Ripley para determinar el patrón de distribución y correlación espaciales. Se registraron un total de 20 especies diferentes. La familia Burseraceae tuvo 29% de los individuos registrados, seguida de la Cactaceae con 25% y Sapindaceae con 10%. Las especies con el mayor Índice de Valor de Importancia fueron *Neobuxbaumia mezcalaensis* (46.1%) y *Bursera morelensis* (7.1%). La distribución diamétrica de *N. mezcalaensis* fue de forma de “J” invertida lo que indica un reclutamiento constante de nuevos individuos. El patrón de distribución espacial que presenta *N. mezcalaensis* es marcadamente agregado en la etapa de juvenil y adulto. Sin embargo, la magnitud que define este patrón disminuye con la edad, llegándose a presentar un patrón aleatorio, a ciertas distancias, en la etapa adulta. Para el estudio de demografía de plántulas, se establecieron 15 parcelas de observación de 0.5 x 0.5 m, donde se registraron las plántulas emergidas y se siguió su crecimiento y sobrevivencia durante un año. El incremento medio anual en altura fue de 0.78 cm año⁻¹. Entre las causas más probables de mortalidad de plántulas de esta especie se registraron el daño físico (31.6%) y la sequía (21.4%). En el 26.5% de plántulas muertas no fue posible detectar la causa. La tasa de sobrevivencia después del año de estudio fue de 64.8 %, el cual es alto comparado con las tasas de sobrevivencia de plántulas de primer año de especies arbóreas.

Palabras clave: Índice de Ripley, Patrón de Distribución Espacial, Patrón de Correlación Espacial, Crecimiento en altura, Tasas de Supervivencia, Causas de Mortalidad.

Population structure and seedling dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg at Cañada del Zopilote, Guerrero
Elizabeth Nova Muñoz, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2010

The analysis of the population structure of a plant species provides information about natural processes and environmental factors to which each developmental stage has been subject through time. Such information is needed for designing strategies to use and preserve the species. The current work was aimed to analyze the population structure and seedling demography of *Neobuxbaumia mezcalaensis* three 50 X 50 m (2500 m²) observational plots were established at Cañada del Zopilote, Guerrero. All *N. mezcalaensis* individuals were registered, their diameter at breast height (dbh) and total height measured, and mapped through their coordinates X and Y. The Ripley's index was used to determine the spatial distribution and spatial correlation patterns among developmental stages. A total of 20 woody and Cactaceae species were registered. Burseraceae family accounted for 29% of the registered species, followed by Cactaceae with 25% and Sapindaceae with 10%. The species with highest Index of Importance Value were *N. mezcalaensis* (46.1%) and *Bursera morelensis* (7.1%). The dbh distribution of *N. mezcalaensis* fitted the reverse "J" shape model, indicating a constant recruitment of new individuals. The spatial distribution pattern showed by *N. mezcalaensis* was markedly clumped in juvenile and adult developmental stages. However, the clumping intensity decreases with developmental stage and analyzed distance, that is some random patterns were detected for adults. For studying seedling dynamics, 15 plots (0.5 X 0.5) m were established. All new emerging seedlings were tagged and its growth and survival followed during one year. The height mean annual increment observed for seedlings was 0.78 cm year⁻¹. Among most probable mortality causes were physical damage (31.6%) and drought (21.4%). However, 26.5 % of seedlings disappeared by unknown mortality causes. After one year of observation 64.8% of seedlings survived, which is a high rate compared with those reported for one-year seedlings of tree species.

Key words: Ripley's Index, Spatial Distribution Pattern, Spatial Correlation Pattern, Height Growth, Survival rates, Mortality Causes.

CONTENIDO

	Pág.
Índice de Cuadros.....	ix
Índice de Figuras.....	x
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1.1. Objetivo general.....	3
1.1.1. Objetivos particulares.....	3
1.1.2. Hipótesis.....	3
1.1.3. Descripción del área de estudio.....	4
1.2. <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> (Bravo) Backeberg.....	7
CAPÍTULO II. Estructura y distribución espacial de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> (Bravo) Backeb., en la Cañada del Zopilote, Guerrero.....	11
2.1. RESUMEN.....	11
2.2. SUMMARY.....	12
2.3. Introducción.....	13
2.4. Materiales y métodos.....	16
2.4.1. Área de estudio.....	16
2.4.2 Métodos de campo.....	16
2.4.3 Análisis de estructura y distribución espacial.....	17
2.4.4 Patrón de distribución espacial.....	18
2.4.5 Patrón de correlación espacial.....	20
2.5. Resultados y Discusión.....	20
2.5.1. Composición de especies e Índice de Valor de Importancia.....	20
2.5.2. Distribución diamétrica.....	24
2.5.3. Distribución de alturas y relación altura-edad.....	26
2.5.4. Patrones de distribución espacial de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	29
2.5.5. Análisis de correlación espacial de <i>Neobuxbaumia. mezcalaensis</i>	39

2.6. Conclusiones.....	43
CAPÍTULO III. Demografía de plántulas de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> (Bravo) Backeb., en la Cañada del Zopilote, Guerrero.....	44
3.1. RESUMEN.....	44
3.2. SUMMARY.....	45
3.3. Introducción.....	46
3.4. Revisión de literatura.....	48
3.5. Materiales y Métodos.....	50
3.6. Resultados y Discusión.....	52
3.6.1. Desempeño de las plántulas.....	52
3.6.2. Tabla de vida.....	55
3.6.3. Curva de supervivencia.....	57
3.6.4. Crecimiento de plántulas.....	60
3.7. Conclusiones.....	64
CAPÍTULO IV. CONCLUSIONES GENERALES.....	65
CAPÍTULO V. LITERATURA CITADA.....	66

ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 2.1 Composición de especies e índice de valor de importancia relativa (IVIR) de la parcela 2, en la Cañada del Zopilote, Guerrero.....	22
Cuadro 2.2 Densidad de individuos de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> , por estadio de desarrollo en La Cañada del Zopilote, Guerrero.....	28
Cuadro 3.1 Número de individuos por parcela de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> , porcentaje de sobrevivencia y promedio de plántulas vivas en las 15 parcelas de observación durante el periodo de septiembre de 2007 hasta agosto del 2008.....	54
Cuadro 3.2 Tabla de vida dinámica de las plántulas de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	56

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 2.1 Distribución de diámetros de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> en a) parcela 1, b) parcela 2 y c) parcela 3, en La Cañada del Zopilote, Guerrero.....	25
Figura 2.2 Distribución de alturas de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> en a) parcela 1, b) parcela 2 y c) parcela 3, en La Cañada del Zopilote, Guerrero..	27
Figura 2.3 Relación edad-altura de <i>N. mezcalaensis</i> en La Cañada del Zopilote, Guerrero.....	29
Figura 2.4 Distribución espacial de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> en la parcela 1, en La Cañada del Zopilote, Guerrero. a) juveniles ($0.1 \leq H < 2$ m) y b) adultos ($H \geq 2$ m).....	33
Figura 2.5 Distribución espacial de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> en la parcela 2, en La Cañada del Zopilote, Guerrero. a) juveniles ($0.1 \leq H < 2$ m) y b) adultos ($H \geq 2$ m)	34
Figura 2.6 Distribución espacial de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> en la parcela 3, en La Cañada del Zopilote, Guerrero. a) juveniles ($0.1 \leq H < 2$ m) y b) adultos ($H \geq 2$ m).....	35
Figura 2.7 Distribución espacial $L(t)$, de a) juveniles y b) adultos en la parcela 1, en La Cañada del Zopilote, Guerrero.....	36
Figura 2.8 Distribución espacial $L(t)$, de a) juveniles y b) adultos en la parcela 2, en La Cañada del Zopilote, Guerrero.....	37
Figura 2.9 Distribución espacial $L(t)$, de a) juveniles y b) adultos en la parcela 3, en La Cañada del Zopilote, Guerrero.....	38
Figura 2.10 Correlación espacial $L_{12}(t)$, entre juveniles y adultos en a) parcela 1, b) parcela 2, c) parcela 3, en La Cañada del Zopilote, Guerrero.....	41

Figura 2.11	Correlación espacial $L_{12}(t)$ de <i>Neopringlea viscosa</i> (Liebm.) Rose, con individuos a) juveniles y b) adultos de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> , parcela 2 en La Cañada del Zopilote Guerrero.....	42
Figura 3.1	Probables causas de mortalidad de las plántulas de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> , de octubre 2007 a agosto 2008 en La Cañada del Zopilote Guerrero.....	55
Figura 3.2	Mortalidad de las plántulas de <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> por categoría de tamaño en La Cañada del Zopilote, Guerrero.....	57
Figura 3.3	Curva de supervivencia de <i>N. mezcalaensis</i> , a) supervivencia Log10 de N_x y b) N_x (%).....	59
Figura 3.4	Distribución de alturas de plántulas de <i>N. mezcalaensis</i> en a) octubre 2007 y b) agosto 2008 en La Cañada del Zopilote, Guerrero.....	63
Figura 3.5	Incremento en altura de plántulas de <i>N. mezcalaensis</i> de octubre 2007 a agosto 2008 en La Cañada del Zopilote, Guerrero.....	64

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

El bosque tropical caducifolio en México, también conocido como selva baja caducifolia, está formado por vegetación arbórea, la cual no sobrepasa los 12 m de altura (Janzen, 1988). Representa una de las comunidades vegetales más importantes por su extensión. Crece en regiones de clima cálido y se caracteriza por una marcada estacionalidad climática, con una época de lluvias (junio-septiembre) y una época de secas (octubre-mayo), en la que la mayor parte de las especies pierde sus hojas (Rzedowski, 1978).

El bosque tropical caducifolio se encuentra principalmente en la vertiente del océano Pacífico y alcanza su máxima expresión en la cuenca de río Balsas (Miranda, 1947; Rzedowski, 1978). Esta región es considerada como centro de endemismos de especies de plantas del bosque tropical caducifolio (Gentry, 1995). En México este ecosistema ocupa 31% de la superficie boscosa del país (Mancera *et al.*, 1997), y en la sierra de Taxco el bosque tropical caducifolio ocupa el 14% (Martínez *et al.*, 2004).

Los elementos más importantes de su presencia son las temperaturas medias anuales entre 20 y 29° C y precipitación total anual entre 300 y 1 800 (más frecuentemente entre 600 y 1 200 mm), lo que permite la coexistencia de un gran número de individuos de diversas especies en la misma asociación (Miranda, 1947; Rzedowski, 1978). En los sitios más secos se encuentran cactus columnares y candelabroiformes (Rzedowski, 1978).

Es uno de los ecosistemas que se encuentra más amenazado y su tasa de destrucción es del 2 % anual (Trejo y Dirzo, 2000). Debido a que son más fáciles de perturbar que los bosques tropicales húmedos, los bosques secos tropicales se talan y queman con mayor facilidad y se transforman con menos esfuerzo a sistemas agrícolas (Maass, 1995). En la actualidad, gran

parte de los bosques tropicales caducifolios están representados por parches de estados sucesionales tempranos, los cuales presentan una gran cantidad de individuos con diámetros pequeños, por lo general retorcidos (Challenger, 1998).

A pesar de su importancia biológica y económica, este tipo de vegetación está siendo amenazado por la agricultura de temporal que avanza sobre las selvas caducifolias debido a las prácticas de manejo inadecuado. El pastoreo es una actividad que tiene un impacto negativo muy fuerte debido a la fragilidad de los suelos. Además la extracción de leña, el saqueo de especies con fines ornamentales son otros factores que han ocasionado la pérdida de especies importantes. Estas actividades ejercen presión sobre las especies clave y como consecuencia ocasionan la fragmentación y la destrucción del hábitat (Arriaga *et al.*, 2000).

Una de las regiones importantes donde se distribuye el Bosque tropical caducifolio, desde el punto de vista de su extensión y su función como corredor biológico, es La Cañada del Zopilote en el estado de Guerrero (Arriaga *et al.*, 2000). Esta zona además, presenta una alta proporción de endemismos para varias especies del género *Bursera* (Toledo, 1982). En esta región, destaca también una de las especies de cactácea columnar que sobresale por su porte, cuyo nombre es *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeb. (Bravo-Hollis, 1978). Junto con otras especies de cactáceas, *N. mezcalaensis* forma parte de los componentes vegetales principales del bosque tropical caducifolio en las fases más secas, influyendo mucho en la fisonomía de las comunidades (Rzedowski, 1978).

Esta especie es una cactácea endémica de México, con importancia ecológica y económica, ya que es relativamente abundante en la región de la Cuenca del Balsas (Valiente-Banuet *et al.*, 1997a) y es empleada como recurso para la elaboración de artesanías, como vigas en los tejados rurales y como combustible.

A pesar de la importancia ecológica y económica, existen pocos estudios de *N. mezcalaensis* que analicen de manera precisa la demografía de plántulas y la estructura poblacional en la Cañada del Zopilote. La mayoría de los trabajos han estudiado la composición florística y la vegetación. Por esta razón se decidió estudiar algunos aspectos sobre la estructura, distribución espacial y demografía de *Neobuxbaumia mezcalaensis*. La información que se reporta es de suma importancia para proponer alternativas de conservación de la especie, así como para ayudar a generar lineamientos regulatorios en su aprovechamiento.

1.1. Objetivo General

Estudiar la estructura y regeneración del cactus columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis* en La Cañada del Zopilote, Guerrero.

1.1.1. Objetivos particulares

Determinar los atributos estructurales y la distribución espacial de *Neobuxbaumia mezcalaensis*

Identificar algunos de los factores bióticos y abióticos que intervienen en el establecimiento de plántulas de *N. mezcalaensis*.

1.1.2. Hipótesis

Neobuxbaumia mezcalaensis tiene una estructura diamétrica que se ajusta al modelo de "J" invertida.

La distribución espacial de *Neobuxbaumia mezcalaensis* cambia de agregada a aleatoria a

medida que los individuos avanzan de estadios de desarrollo de juveniles a adultos y no existe asociación entre dichos estadios.

El establecimiento de la regeneración de *Neobuxbaumia mezcalaensis* se ve afectada por el apacentamiento, por los disturbios naturales y antropogénicos.

1.1.3. Descripción del área de estudio

El área de estudio se encuentra ubicada en la Cañada del Zopilote, alrededor del kilómetro 70 de la carretera federal Iguala-Chilpancingo, en el sureste del estado de Guerrero. Se localiza aproximadamente entre los 99°35' 39" y 99°35' 40" de longitud Oeste y los 17° 45' 67" y 17° 45' 68" de latitud Norte. La altitud promedio es de 927 msnm. El tipo de vegetación es un bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). La Cañada del Zopilote cuenta con una superficie de 738 km².

Los componentes estructurales del bosque tropical caducifolio en la zona miden de cuatro a quince metros de altura; en donde más del 75 % de las especies pierden las hojas durante la época seca (Arriaga *et al.*, 2000). El bosque tropical caducifolio y los bosques de encino son los principales tipos de vegetación en la Cañada del Zopilote. Los bosques de encino suelen estar en climas templados y en altitudes mayores a los 800 msnm (Arriaga *et al.*, 2000). Trejo (1998) estima que alrededor del 45% de las especies encontradas en la Cañada del Zopilote, y 30% de las especies del Infiernillo, son de distribución restringida a la zona del Balsas.

En el estado de Guerrero, particularmente en la Cañada del Zopilote, se encuentra una de las mayores concentraciones de especies asociadas al bosque tropical caducifolio.

Esta región ha sido reconocida como un área fisiográfica con alta concentración de cactáceas, destacando taxa como *Peniocereus zopilotensis* (J. Meyrán) Buxb., *Stenocereus beneckeii* (C.

Ehrenb.) Buxb., *S. pruinosis* (Otto ex Pfeiff) Buxb., *Stenocereus zopilotensis* Arreola-Nava y Terrazas y *Pachycereus weberi* (J. M. Coult.) Backeb. (Bravo-Hollis, 1978; Arreola-Nava y Terrazas, 2004).

En la época de lluvias se desarrolla vegetación abundante, en la que predominan especies de Leguminosas, Burseras, Labiadas y Compuestas a las que hay que agregar por lo numeroso de los individuos, especies como *Ipomoea arborescens* ("casahuates"), *Ceiba aesculifolia* ("pochotes") y *Mastichodendron capiri* ("capires"), etc. En los acantilados de la Cañada, que en ocasiones sobrepasan los 100 m de altura existen además, Bromeliáceas muy numerosas y variadas (Rzedowski, 1978). Los principales tipos de vegetación y uso de suelo representados en esta región son del 71% para la Selva baja caducifolia, 15% para la agricultura, pecuario y forestal, 10% bosque de encino y 4% palmar (Arriaga *et al.*, 2000).

En la Cañada del Zopilote predominan tres tipos de clima, el 64% de la superficie presenta el tipo BS1(h')w Semiárido-cálido con una temperatura media anual mayor de 22°C, temperatura del mes más frío mayor de 18°C; lluvias en verano del 5% al 10.2% anual. El tipo Awo es cálido-subhúmedo (23% de la superficie) con temperatura media anual mayor de 22°C, temperatura del mes más frío mayor de 18°C, precipitación media anual de 500 a 2,500 mm y precipitación del mes más seco entre 0 y 60 mm; lluvias de verano del 5% al 10.2% anual y el tipo de clima de C(w2)x' templado, (13% de la superficie), temperatura media anual entre 12°C y 18°C, temperatura del mes mas frío entre -3°C y 18°C y temperatura del mes más caliente menor a 22°C. Subhúmedo, precipitación anual de 200 a 1,800 mm y precipitación en el mes más seco de 0 a 40 mm; lluvias de verano mayores al 10.2% anual (Arriaga *et al.*, 2000).

Los suelos predominantes en la Cañada del Zopilote de acuerdo con la clasificación de la FAO-UNESCO de 1989 (Arriaga *et al.*, 2000) son: Leptosol lítico (LPq) en el 80% de la Superficie,

se caracteriza por ser un suelo somero, limitado en profundidad por una roca dura continua o por una capa continua cementada dentro de una profundidad de 10 cm a partir de la superficie; Cambisol crómico (CMx) en el 20% de la superficie. Este tipo de suelo que tiene un horizonte A ócrico muy claro, con muy poco carbono orgánico, muy delgado, duro y macizo cuando se seca; este horizonte posee un grado de saturación de 50% o más en al menos los 20 a 50 cm superficiales, sin ser calcáreo a esta profundidad. Presenta un horizonte B cámbico, de color claro y muy bajo contenido de materia orgánica, textura fina, estructura moderadamente desarrollada, con significativo contenido de arcilla y evidencia de eliminación de carbonatos; este horizonte tiene un color pardo fuerte a rojo. Este suelo carece de propiedades gleicas (alta saturación con agua) en los 100 cm superficiales, con un grado de saturación menor del 50%; carece, asimismo, de propiedades sálicas.

En cuanto a la geología del lugar, se presentan las formaciones Mezcala y Morelos, alternándose en toda el área de estudio. A la formación Mezcala se le atribuye una edad del Cretácico Superior. Por su parte, a la formación Morelos se le atribuye una edad del Cretácico Inferior, presentando capas de calizas y dolomitas de espesor mediano a grueso. El tipo de suelo de la zona pertenece al Cretácico Superior Lutita Arenisca (INEGI, 1991).

Por lo que se refiere a la hidrografía, destaca la presencia del río Zopilote, que es un afluente del río Balsas. Se presentan otras corrientes menores que al igual que el río Zopilote fluyen solamente en época de lluvias. El relieve de la zona está conformado por barrancas y lomeríos característicos de la región, entre los que sobresalen la Barranca Mecapaliche al oeste y la Barranca El Tigre al este (INEGI, 1984).

1.2. *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg.

Esta especie junto con otras especies de cactáceas constituyen una forma biológica interesante en las fases más secas de este bosque tropical caducifolio influyendo mucho en la fisonomía de las comunidades (Rzedowski, 1978).

Esta especie es endémica de México con un rango de distribución que incluye la región de Tehuacán-Cuicatlán en Oaxaca y Puebla y los estados de Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, y Morelos, alcanzando altas densidades en la cuenca del río Balsas (Valiente-Banuet *et al.*, 1997b). La abundancia en la región Tehuacán-Cuicatlán está relacionada con una mayor cantidad de precipitación y contenido de arcilla en los suelos (Ruedas *et al.*, 2006). El área de distribución de las cactáceas se ve afectada por la heterogeneidad del ambiente y por los requerimientos fisiológicos de cada especie (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

En el estado de Guerrero las poblaciones de *Neobuxbaumia mezcalaensis*, se pueden observar en afluentes y los ríos Mixteco, Mezcala, Tepecuacuilco, Atenango, Tlapaneco, Nexapa, en la Cañada del Zopilote, camino a Chichihualco, Tlapa, Huamuxtitlán, Xochohuetlán y Grutas de Cacahuamilpa (Bravo-Hollis, 1978). Se distribuye en un intervalo altitudinal que va de 500 a 1000 msnm (Rzedowski, 1978).

N. mezcalaensis es una planta de forma columnar poco ramificada y de hasta 15 m de altura. Esta especie florece en primavera durante los meses de marzo a mayo. La flores aparecen a lo largo de todo el tallo. En la Cañada del Zopilote esta especie presenta una floración y fructificación anual en un período corto, esto es la floración se presenta a mediados del mes de mayo y la fructificación inicia aproximadamente a mediados del mes de junio, prolongándose ambas por más de un mes.

N. mezcalaensis presenta flores de color blanco amarillento verdoso hasta rojo purpurino verdoso, de forma tubular-infundibuliformes de alrededor de 5.5 cm de largo; pericarpelo con podarios imbricados, pequeños; tubo receptacular con podarios recurrentes angostos (Bravo-Hollis, 1978).

Los podarios pericarpelares y receptaculares rojizos verdosos o amarillentos, provistos de escamas pequeñas y gruesas o a veces papiráceas y un poco mayores, con axilas carentes de lana y cerdas, segmentos exteriores del perianto lineares, delgados, angostos, de 12 a 16 mm de longitud y de 3 a 5 mm de ancho, margen eroso, ápice acuminado, de color variante según la zona geográfica, ya sean color crema verdoso, amarillento rosado o rojo escarlata oscuro segmentos interiores lineares, ápice redondeado hasta apiculado, margen eroso, de 12 a 15 mm de longitud y 3 a 4 mm de ancho, de color blanco o a veces con leves tintes verdosos rosados, reflejados en la antesis. Estambres numerosos; filamentos crema verdoso o rosados; anteras de 1.5 a 1.3 mm de longitud, de color amarillento. Cámara nectarial algo cerrada por la prominencia de los estambres primarios pero sin diafragma, cilíndrica, algo más ancha que larga de 8 a 10 mm de diámetro. Estilo de alrededor de 25 mm de largo de color crema rosado; lóbulos del estigma de 6 a 9, filiformes, libres, de color crema o crema verdoso; cavidad del ovario de 4 a 6 mm de diámetro, óvulos en funiculos ramificados.

Las flores nocturnas quiropterófilas son visitadas durante la primavera y parte del verano por tres especies de murciélagos nectarívoros *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* (90%). Las flores permanecen abiertas por periodos de 14 h y son visitadas (10%) principalmente por aves e insectos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996 1997a).

Neobuxbaumia mezcalaensis se caracteriza por ser una planta columnar de ocho o hasta 15 m de altura y de 13 a 40 cm de diámetro de color verde ligeramente amarillento. Costillas 13 a 25,

angostas, de 18 a 20 mm de altura, podarios provistos de una depresión ínterareolar angosta, angulada (Bravo-Hollis, 1978). Las aréolas son distantes entre sí de 18 a 26 mm, abobado-deltoideas, provistas de fieltro color blanco más o menos amarillento que con el tiempo se vuelve grisáceo o negruzco. Espinas radiales 5 a 9, extendidas, radiantes, aciculares o algo tubuladas, de 8 a 20 mm de longitud, blancas a crema más o menos amarillentas con la punta morena o rojiza, grisáceos con el tiempo. Espinas centrales de una a cuatro, ligeramente subuladas, poco más largas que las radiales, rectas a ligeramente encorvadas, porrectas o ligeramente deflexas o reflexas, base de color oscuro. El fruto es globoso o periforme-ovoide, de 3 a 4 cm de largo, cubierto de podarios que llevan areolas persistentes con fieltro y espinas pulpa blanca no jugosa provisto de un casquete apical lignificado; dehiscencia irregular en forma de estrella. Semillas oblicuo-reniformes, de 2.5 a 3 mm de largo; testa lisa, negra, brillante, con ornamentación celular hexagonal; hilo subbasal hundido, micrópilo incluido; perisperma ausente (Bravo-Hollis, 1978).

Las poblaciones de *Neobuxbaumia mezcalaensis* alcanza densidades de 1000-1700 ind/ha en la región de Tehuacán-Cuicatlán. (Valiente-Banuet *et al.*, 1997b). Entre los factores que determinan su abundancia en la región Tehuacán-Cuicatlán, está la textura del suelo y una mayor cantidad de precipitación (Ruedas *et al.*, 2006).

El clima predominante donde se distribuye *Neobuxbaumia mezcalaensis* es semi-seco (BS) (García, 1973). Esta especie tiene afinidad por suelos calizos, aunque también se presenta en suelos franco-arcillosos, seguidos de franco y franco arenosos (Arroyo-Cosultchi, 2007). En el Cañada del Zopilote, en el área Papalotepec, se presenta una asociación de *Neobuxbaumia mezcalaensis*-*Bursera-Jatropha*, *Bursera aptera* con elementos de *Bursera longipes*, *Bursera morelensis* con elementos de *Bursera longipes* (Peralta, 1995). El botón floral de esta especie

en la región Mixteca es comestible (hervido o en conservas) y se vende en la región en el mes de abril en los años productivos, esta especie presenta alternancia y la madera se utiliza para techar casas (Luna-Morales y Aguirre, 2001).

CAPÍTULO II. Estructura y distribución espacial de *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeb., en la Cañada del Zopilote, Guerrero

2.1. RESUMEN

Con objetivo de analizar la estructura poblacional de *Neobuxbaumia mezcalaensis*, especie de cactácea columnar que se presenta en el bosque tropical caducifolio, se establecieron 3 parcelas de observación de 50 x 50 m (2500 m²) divididas en cuadrantes de 10 x 10 m. Todos los individuos de *N. mezcalaensis* con altura \geq 10 cm se marcaron, se registró su altura total y diámetro a la altura del pecho (dap) y diámetro basal en individuos menores a 1.3 m de altura. Además se registraron sus coordenadas X y Y para el análisis de los patrones de distribución y correlación espacial. En una de las parcelas, se marcaron e identificaron todas las especies leñosas con dap \geq 5 cm; se les registró su diámetro y coordenadas cartesianas. Se determinó la composición florística y el valor de importancia relativa (VIR). Para *N. mezcalaensis* se determinó la relación edad-altura con base en el número de contracciones que se presenta a lo largo del tallo durante el periodo de sequía. Se registraron un total de 20 especies; la familia Burseraceae tuvo una frecuencia relativa de individuos de 29%, seguido de la familia Cactaceae con 25% y Sapindaceae 10%. Las especies con el mayor VIR fueron *N. mezcalaensis* 46.09%, *Bursera morelensis* (7.10 %), *Bursera longipes* (7.04%) y *Neopringlea viscosa* (6.91%). La distribución diamétrica presentó una forma de “J” invertida y la de frecuencias de campana. El patrón de distribución espacial que presenta *N. mezcalaensis* es marcadamente agregado en la etapa de juvenil, el cual disminuye en la etapa adulta, tendiendo a la aleatoriedad. La correlación espacial, en general fue de independencia aunque varió entre las tres parcelas y entre estadios de desarrollo de la especie.

Palabras clave: Índice de Ripley, Patrón de Distribución Espacial, Patrón de Correlación Espacial, *Neobuxbaumia mezcalaensis*, Estructura Diamétrica y de Altura.

**Structure and spatial distribution of *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeb., at
Cañada del Zopilote Guerrero**

2.2 SUMMARY

In order to analyze the population structure of *Neobuxbaumia mezcalaensis*, which is a columnar cetaceous species located in the deciduous-tropical forest, three 50 × 50 meters (2500 m²) observational plots were made and divided into 10 × 10 meters quadrants. Each and every *N. mezcalaensis* individuals equal or bigger than 10 cm high (height ≥ 10 cm) were assigned with a mark, their total height and diameter at breast height (dbh) were registered and their basal diameters in individuals smaller than 1.3 meters high. Besides, we recorded their X and Y coordinates to analyze the spatial correlation and distribution patterns. In one of the plots we marked and identified all ligneous species with a 5 cm (dbh); their diameter and cartesian coordinates were registered. Floral composition and relative importance value (RIV) was determined. For *N. mezcalaensis* we got the age-height relation based on the amount of contractions that occurs along the stem during drought period. On the whole, 20 species were registered; Burseraceae family had a 29% individuals relative frequency, then came the Cactaceae with 25% and Sapindaceae with 10%, the species with the highest RIV (relative importance value) were *N. mezcalaensis* with 46.09%. *Bursera morelensis* (7.10%), *Bursera longipes* (7.04%) and *Neopringlea viscosa* (6.91%). The diametric distribution (Dbh) was an inverse “J” shape model and a bell shaped. The spatial distribution pattern showed by *N. mezcalaensis* is markedly clumped during the juvenile developmental stage which decreases in the adult development stage at random. On the whole the spatial correlation was about independence although it varied among the three plots and among the developmental stages of the species.

Key words: Ripley’s Index, Spatial Distribution Pattern, Spatial Correlation Pattern, *Neobuxbaumia mezcalaensis*, Diameter and Height Structure.

2.3. Introducción

La estructura poblacional de una especie, es decir el tamaño o edad, es el resultado de las tasas de nacimiento y mortalidad. Esta puede estar determinada por varios factores intrínsecos y extrínsecos a la población, tales como la producción de semillas, tasas de germinación, la formación de bancos de semillas en el suelo, emergencia de plántulas, propagación vegetativa, e influencias bióticas y abióticas (Silvertown, 1987). Estos factores determinan el tamaño de la población, afectando las ganancias y pérdidas de individuos en las diferentes etapas de su ciclo de vida (Harper, 1977). También, la estructura y composición de las comunidades vegetales se ve afectada por la ocurrencia de disturbios de origen natural o antropogénico (Whitmore, 1989), la dinámica de claros (Pham *et al.*, 2004) y la habilidad competitiva de plántulas y brinzales (Janzen, 1970).

En particular, la estructura de tamaños proporciona información sobre la composición de las poblaciones en términos del sexo, la edad y la reproducción de los individuos; además permite conocer si el reclutamiento en condiciones naturales ha ocurrido recientemente (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Cabe mencionar que la diversidad es una expresión de la estructura (Margalef, 1982; Odum, 1986).

Por otro lado, el análisis de la estructura espacial proporciona información importante para el entendimiento de los procesos que influyen la composición de la población en cada uno de sus estadios de desarrollo. La distribución espacial de individuos responde a ambientes locales específicos a los cuales están sujetos, así como a procesos de competencia en cada individuo y su habilidad para el desarrollo y crecimiento o su probabilidad de morir (Harper, 1977 Nanami *et al.*, 1999 Hirayama y Sakimoto 2003 Zenteno-Ruiz *et al.*, 2009). Estos factores también

determinan los cambios en el establecimiento de plántulas y la capacidad de regeneración en el rodal (Goreaud *et al.*, 1999).

Los ecólogos han reconocido tres patrones generales de distribución de individuos en el espacio: distribución aleatoria, distribución uniforme y distribución agregada. Una distribución aleatoria, indica que la probabilidad de encontrar a un individuo es la misma para todos los puntos del espacio. Una distribución uniforme significa que las distancias entre individuos son iguales dentro de la población. Una distribución agregada, implica que los individuos se agrupan en aglomerados o parches, dejando porciones del espacio desocupadas (Pielou, 1977).

La heterogeneidad ambiental presente en el mosaico de regeneración afecta la densidad y la distribución espacial de las poblaciones (Hubbell y Foster, 1987). Por ejemplo, el patrón agregado ha sido descrito como un patrón común para la mayoría de las especies de árboles en bosques tropicales y subtropicales (Hubbell, 1979; Sakai y Oden, 1983), aunque en general las poblaciones de especies muy longevas cambian de agregada a aleatoria a medida que los individuos pasan de un estadio de desarrollo a otro. Algunos ejemplos son *Pinus uncinata* Mill. (Camarero y Gutiérrez, 1999), *Cryptomeria japonica* (Hirayama y Sakimoto, 2003) y *Fagus grandifolia* var. *mexicana* (Álvarez-Aquino, 1997; Jarillo-Hernández, 2006; Godínez-Ibarra, 2007) *Nothofagus menziesii* (Cullen *et al.*, 2001), *Abies lasiocarpa* y *Picea engelmannii* (Antos y Parish, 2002).

La distribución agregada es la causa de la sobrevivencia de pocas plántulas, probablemente debido a la cantidad de material acumulado (frutos, plántulas) atrayendo hongos patógenos e insectos en las proximidades (Janzen, 1970), o podría estar asociada con el tipo de vegetación y suelo (Martínez-Ávalos, 1999). Algunas poblaciones se encuentran agregadas en los sitios donde han ocurrido claros producidos por la caída de árboles, otras se agregan debido a pobres

niveles de dispersión de semillas y baja depredación de las mismas, y otras muestran agregación en relación con hábitats topográficos y edáficos específicos (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

En el caso de las poblaciones de cactáceas, estas frecuentemente están compuestas de individuos distribuidos de manera irregular entre las diferentes clases de tamaño. Este tipo de estructura poblacional refleja eventos masivos pero poco frecuentes de reclutamiento, aparentemente asociados a períodos de abundantes lluvias en las regiones áridas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Las especies vegetales que se regeneran en manchas o agregados, poseen un reclutamiento de plántulas aparentemente adaptables a la intensa competencia junto a individuos progenitores (Howe, 1989).

La distribución espacial y la dinámica poblacional de la familia Cactaceae en zonas áridas, es afectada fuertemente por perturbaciones (Leirana-Alcocer y Parra-Tabla, 1999). En este sentido, es importante conocer la composición, la estructura poblacional y patrones de distribución espacial de bosques naturales, porque es requisito básico para la toma de decisiones para el aprovechamiento sustentable (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Es poca la información disponible respecto al patrón de distribución y correlación espacial de las especies dominantes de cactáceas, a pesar de la vasta extensión de terreno dominado por este grupo de especies en México.

Algunos estudios que han analizado el patrón de distribución espacial en cactáceas, han determinado que el patrón común es agregado aún en individuos adultos y sobretodo en especies columnares. Algunos trabajos donde se reporta este patrón son por ejemplo Valiente-Banuet *et al.* (1991) en *Neobuxbaumia tetetzo*, Larrea-Alcázar y Soriano (2008) en *Stenocereus griseus*, *Cereus repandus* y *Pilocereus tillianus*, y Zenteno-Ruiz *et al.* (2009) en *Parodia maassii*.

Respecto a la correlación espacial, se ha reportado entre diversas especies de la familia Cactaceae con especies asociadas y que regularmente facilitan el establecimiento de las primeras (Reyes-Olivas, 2002, López *et al.*, 2007, Larrea-Alcázar *et al.*, 2008, Larrea-Alcázar y Soriano, 2008, Zenteno-Ruiz *et al.*, 2009), pero no existen reportes donde se analice la correlación espacial entre estadios de crecimiento de la misma especie. Por tanto, en el presente trabajo se planteó como objetivo el estudiar la estructura por tamaños, el patrón de distribución espacial y correlación espacial de la población de *Neobuxbaumia mezcalaensis* dividida en estadios de desarrollo (juvenil y adultos) en un bosque tropical caducifolio en la Cañada del Zopilote Guerrero.

2.4 Materiales y Métodos

2.4.1. Área de estudio

El área de estudio se encuentra ubicada en la Cañada del Zopilote, en el kilómetro 70 de la carretera federal Iguala-Chilpancingo, al sureste del estado de Guerrero, aproximadamente entre los 99° 35' 39" y 99° 35' 40" de longitud este y los 17° 45' 67" y 17° 45' 68", de latitud norte. La altitud varía entre los 756 y 1046 msnm. El tipo de vegetación es de bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). La temperatura media anual es de 29.7 °C y la precipitación media anual de 586.16 mm (CFE, 1987). El suelo de la zona pertenece al Cretácico Superior derivado de rocas Lutita Arenisca (INEGI, 1991).

2.4.2. Métodos de Campo

Para caracterizar la estructura y distribución espacial de la especie; se establecieron tres parcelas de observación, cada una con un área de 2,500 m² (50 m × 50 m), y divididas en 25 subparcelas de 10 m × 10 m. Se marcaron todos los individuos de *N. mezcalaensis*. A cada individuo se le

midió su altura, el diámetro a la altura del pecho (dap a 1.3 m de altura sobre el suelo) y se registraron sus coordenadas en X y Y. Con los datos de las mediciones anteriores se construyeron histogramas de frecuencias con clases diamétricas de 2.0 cm de amplitud. También se construyó el histograma para la altura con intervalo de clase de 1 m. Los individuos de especies diferentes a *N. mezcalaensis* con $dap \geq 5$ cm se marcaron, se identificaron hasta especie y les registró su diámetro, altura y sus coordenadas X y Y. La parcela 1 se ubicó a 756 msnm con pendiente de 13%, la parcela 2 a 981 msnm con pendiente de 35%, y la parcela 3 a 1046 msnm con pendiente de 42%.

2.4.3. Análisis de la estructura y distribución espacial

Para el análisis de la estructura; se realizaron diagramas de distribución de frecuencias de clases diamétricas y de alturas. Se calculó la abundancia, la frecuencia y el área basal de las especies registradas.

Se determinó el Índice de Valor de Importancia (IVI) (Curtis y McIntosh, 1951) para cada una de las especies registradas. Este índice mide la importancia ecológica de las especies en la comunidad y se calcula sumando los valores relativos de Densidad, Frecuencia y Dominancia, dividida por tres para tener los valores en porcentaje.

La densidad (D) es el número de individuos por especie por unidad de superficie y la densidad relativa (DR) es la densidad dividida por el número total de individuos por unidad de superficie.

Para calcular la abundancia relativa (A_r) por especie se utilizó:

$$A_r = (A_i / \sum A) \times 100 \quad (1)$$

Donde:

A_r = Abundancia relativa

A_i = Abundancia absoluta de la especie i

$\sum A$ = Abundancia absoluta de todas las especies.

La Frecuencia relativa se calculó como:

$$Fr = (F_i / \sum F) \times 100 \quad (2)$$

Donde:

Fr = Frecuencia relativa para cada especie

F_i = Frecuencia absoluta de la especie i

$\sum F$ = frecuencias absoluta total para todas las especies.

El área basal (dominancia) se obtuvo a través de:

$$AB = 0.7854 * dap^2.$$

Donde:

AB = Área basal

dap = diámetro a la altura del pecho

0.7854 resulta de dividir $\pi/4$

El área basal relativa (dominancia relativa) se calculó con:

$$Dr = (AB_i / \sum AB) \times 100 \quad (3)$$

Donde:

Dr = Dominancia relativa para cada especie

AB_i = área basal de la especie i

$\sum AB$ = área basal total

2.4.4. Patrón de distribución espacial

El patrón de distribución espacial (análisis univariado) de los individuos de *N. mezcalaensis* con altura ≥ 10 cm, se analizó a través de la función $K(t)$ de Ripley (Ripley, 1977). Este análisis

determina el patrón de arreglo espacial de los individuos en una población, considerando si se distribuyen en forma regular, aleatoria o agrupada (agregada). Esta función refleja el tipo, escala e intensidad del patrón espacial que presenta una serie de puntos mediante el cálculo del número de puntos vecinos que se encuentran dentro de un círculo de radio t centrado en cada uno de los puntos (Rozas y Fernández, 1998). La estimación de $K(t)$ es analizada a través de:

$$K(t) = n^2 / A \sum_{i \neq j} \sum w_{ij}^{-1} I_t(U_{ij}) \quad (4)$$

Donde n es el número de individuos en una parcela A ; A denota el área de la parcela; U_{ij} es la distancia entre el i -ésimo y el j -ésimo individuo en A ; $I_t(U)$ es igual a 1 si $u \leq t$ y 0 si no lo es; w_{ij} es la proporción de la circunferencia de un círculo con centro en el i -ésimo árbol y radio U_{ij} que se encuentra a un costado dentro de A ; y la sumatoria son los pares de árboles apartados no más allá de t (Ripley, 1977).

La transformación de la raíz cuadrada de la función $K(t)$ sugerida por Besag (1977) se usó por su sencillez, la cual está dada por:

$$L(t) = [K(t) / \pi]^{1/2} - t \quad (5)$$

Si el valor de $L(t) = 0$ indica que el patrón espacial a la distancia t es aleatoria. Valores de $L(t) > 0$ indican una distribución agregada, y valores de $L(t) < 0$ indican una distribución regular o uniforme.

La significancia de la función $L(t)$ se determinó con simulaciones de Monte Carlo (Besag, 1977; Besag y Diggle, 1977; Marriot, 1979). La hipótesis nula fue que la distribución espacial de los individuos es aleatoria. Los límites máximos y mínimos de $L(t)$ (intervalo de confianza) se definieron con un 99% de confiabilidad. Así, si los valores calculados de $L(t)$ se encuentran fuera del límite de confianza, se rechaza la hipótesis nula. El análisis se realizó con el programa TOOLBOX (Fisher, 2000).

2.4.5. Patrón de correlación espacial

La interacción espacial entre individuos juveniles ($0.1 \leq \text{altura} < 2 \text{ m}$) y adultos ($\text{altura} \geq 2 \text{ m}$) se analizó a través de la función bivariada $L_{12}(t)$, que es una transformación de $K_{12}(t)$ (Lotwick y Silverman, 1982):

$$L_{12}(t) = [K_{12}(t) / \pi]^{1/2} - t \quad (6)$$

La función $L_{12}(t)$ es una generalización de la función $K_{12}(t)$ para un punto en un proceso bivariado. Si $L_{12}(t) = 0$ los dos grupos son espacialmente independientes; valores de $L_{12}(t) > 0$ indican una asociación positiva (atracción), y valores de $L_{12}(t) < 0$, señalan una asociación espacial negativa entre estadios de desarrollo (repulsión).

Para evaluar la significancia estadística los valores de $L_{12}(t)$ fueron comparados con un 99% de confiabilidad generada con simulaciones de Monte Carlo (Besag, 1977; Besag y Diggle, 1977; Marriot, 1979). La hipótesis nula fue que la asociación entre individuos juveniles y adultos de *N. mezcalaensis* son espacialmente independientes. El análisis se realizó con el programa TOOLBOX (Fisher, 2000).

2.5. Resultados y Discusión

2.5.1. Composición de especies e Índice de Valor de Importancia

Se registraron un total de 20 especies, distribuidas en 14 géneros y 10 familias. La Familia Burseraceae presentó el mayor número de especies con seis, seguida de la familia Fabaceae con 5 (Cuadro 2.1). Las especies con el mayor número de individuos fueron: *Neobuxbaumia mezcalaensis* con 348 ind./ha, *Neopringlea viscosa* con 60 ind/ ha, *Bursera copallifera* 32 ind./ha. La densidad total fue de 636 ind./ha. El área basal relativa entre las especies con mayor dominancia se presentó en *Neobuxbaumia mezcalaensis* con el 64.87%, *Bursera morelensis*

10.69%, *Bursera longipes* 10.51%. El área basal total fue de 14. 8 m²/ha (Cuadro 2.1). Estos resultados se encuentran dentro de lo que reporta Rzedowski (1978) para el bosque tropical caducifolio en la Cuenca del Río Balsas, donde hay presencia de la familia Cactaceae y Fabaceae además de que la familia mejor representada es la *Burseraceae* (Toledo 1982; Rzedowski, 1978).

La frecuencia relativa para *Neobuxbaumia mezcalaensis* fue de 25.61%, *Neopringlea viscosa* 10.98% y *Bursera copallifera* 8.54%. La especie más importante desde el punto de vista ecológico de acuerdo al Índice de Valor de Importancia Relativo (IVIR) fue *Neobuxbaumia mezcalaensis* con 46.09%, seguida de *Neopringlea viscosa* con 6.91% y *Bursera copallifera* con 6.39%. De lo anterior se destaca la importancia de *N. mezcalaensis* en la fisonomía de la comunidad.

La especie con la mayor densidad absoluta y relativa fue *N. mezcalaensis* con 360 ind./ha y 47.80%, respectivamente (Cuadro 2.1), seguida de *Neopringlea viscosa* con 60 ind./ha y 8.24%, y *Bursera copallifera* con 32 ind./ha y 4.40%, respectivamente.

Cuadro 2.1. Composición de especies e índice de valor de importancia relativa (IVIR) de la parcela 2, en la Cañada del Zopilote, Guerrero.

Especie	Familia	Densidad		Área basal		Frecuencia		IVR*
		Ind/ha	%	m ² /ha	%	Absoluta	%	%
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> (Bravo) Backeb	Cactáceae	348	47.80	9.63	64.87	0.84	25.61	46.09
<i>Neopringlea viscosa</i> (Liebm.) Rose	Sapindaceae	60	8.24	0.22	1.50	0.36	10.98	6.91
<i>Bursera copallifera</i> (Sesse & Moc.) Bullock	Burseraceae	32	4.40	0.92	6.22	0.28	8.54	6.39
<i>Senna multiglandulosa</i> (Jacq.) Irwin & Barneby	Leguminosae	24	3.30	0.10	0.65	0.16	4.88	2.94
<i>Bursera morelensis</i> Ramírez	Burseraceae	24	3.30	1.59	10.69	0.24	7.32	7.10
<i>Bursera longipes</i> (Rose) Standl.	Burseraceae	24	3.30	1.56	10.51	0.24	7.32	7.04
<i>Senna Wislizeni</i> (A. Gray) Irwin & Barneby	Leguminosae	16	2.20	0.04	0.29	0.12	3.66	2.05
Especie no identificada		16	2.20	0.05	0.32	0.16	4.88	2.47
<i>Leucaena esculenta</i> (Dc.) Benth.	Leguminosae	16	2.20	0.21	1.43	0.16	4.88	2.84
<i>Coreopsis</i> sp.	Compositae	12	1.65	0.05	0.32	0.12	3.66	1.88
<i>Acacia angustissima</i> (Mill) Kuntze	Leguminosae	12	1.65	0.03	0.20	0.08	2.44	1.43
<i>Bursera mirandae</i> Toledo	Burseraceae	12	1.65	0.10	0.67	0.12	3.66	1.99

Cuadro 2.1. Continuación.

Acacia sp.	Leguminosae	8	1.10	0.02	0.12	0.08	2.44	1.22
<i>Hintonia standleyana</i> Bullock	Rubiaceae	4	0.55	0.02	0.10	0.04	1.22	0.62
<i>Bursera schelchtendalii</i> Engler	Burseraceae	4	0.55	0.05	0.35	0.04	1.22	0.71
<i>Cordia morelosana</i> Stand.	Boraginaceae	4	0.55	0.01	0.09	0.04	1.22	0.62
<i>Bursera aptera</i> Ramírez	Burseraceae	4	0.55	0.12	1.12	0.04	1.22	0.96
<i>Fouquieria Formosa</i> Kunth	Fouquieriaceae	4	0.55	0.01	0.09	0.04	1.22	0.62
<i>Gossypium laxum</i> L.L. Phillips	Malvaceae	4	0.55	0.01	0.05	0.04	1.22	0.61
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker	Bombacaceae	4	0.55	0.04	0.25	0.04	1.22	0.67
<i>Lysiloma tergemina</i> Benth.	Leguminosae	4	0.55	0.02	0.15	0.04	1.22	0.64
Total		636		14.8				

* Índice de Valor de Importancia Relativo

2.5.2. Distribución diamétrica

La distribución por tamaños es el factor más simple y potente para describir las propiedades intrínsecas de una población. Particularmente el diámetro está estrechamente correlacionado con otras variables incluyendo cobertura, dominancia, edad, altura, y valor de importancia ecológica de una especie en particular. La cuantificación de la distribución de tamaños de una población y su relación con el sitio, composición de especies, edad y densidad es muy importante tanto para propósitos biológicos como para económicos.

El análisis de la distribución diamétrica de las tres parcelas de observación se presenta en las Figuras 2.1a y 2.1b. En las tres poblaciones la forma de la distribución sigue el modelo normal (campana de Gauss). Sin embargo, sólo en la parcela uno se tiene individuos en las categorías diamétricas pequeñas, mientras que en la parcela 2 y 3 es evidente la escasez de éstos, ya que la distribución es sesgada hacia la derecha (mayor número de individuos en categoría grandes). Desde el punto de vista de viabilidad de la población y en condiciones naturales, este patrón no es el ideal, debido a que significa que no se está registrando el reclutamiento de nuevos individuos a la población, lo que a mediano-largo plazo puede significar un riesgo la permanencia de la especie. La estructura deseable sería la de forma de “J” invertida, el cual se ha registrado en otras especies como *Pterocereus gaumeri* (Méndez *et al.*, 2004) y *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Neobuxbaumia macrocephala* en la región Tehuacán-Cuicatlán (Ruedas *et al.*, 2006).

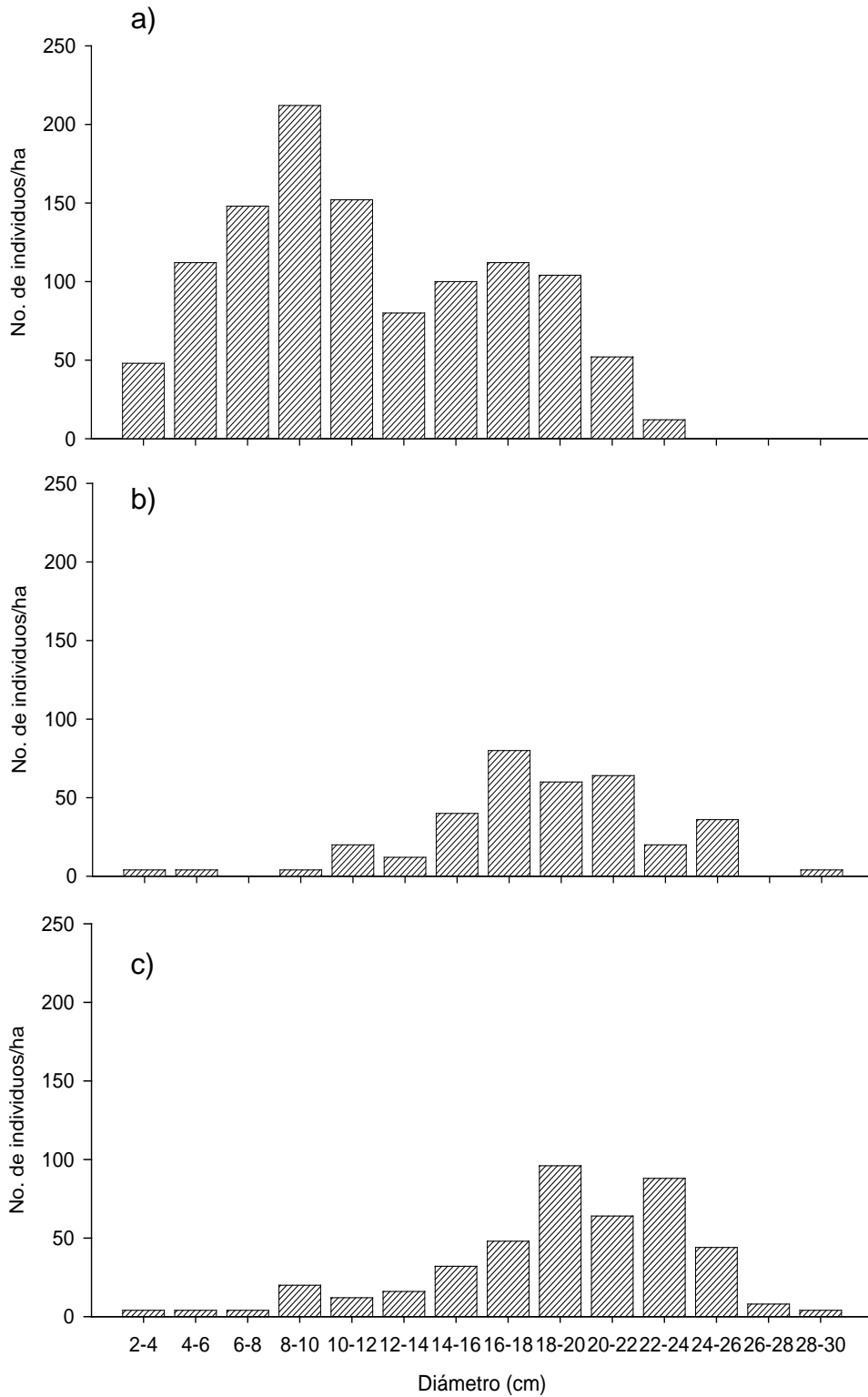


Figura 2.1. Distribución de diámetros de *Neobuxbaumia mezcalaensis* en a) parcela 1, b) parcela 2 y c) parcela 3, en La Cañada del Zopilote, Guerrero.

2.5.3. Distribución de alturas y relación altura-edad

Se encontró una variación en el histograma de alturas de *N. mezcalaensis*, (Figura 2.2). La parcela 1 presenta una distribución que se asemeja al modelo de “J” invertida, donde el mayor número de individuos se encuentra en la categoría de tamaño (0.10-1.0 m) (Figura 2.1a). Por el contrario, las parcelas 2 y 3 presentaron un patrón de distribución normal, con la moda en la categoría de 5-6 m (Figura 2.2b y 2.2c). En el (Cuadro 2.2) se observa que la parcela 1 presenta mayor reclutamiento de individuos a la población, mientras que en las parcelas 2 y 3, este es mínimo. Los valores máximo de altura variaron de 10.50 a 11.80 m. El máximo valor se observó en la 3. La parcela 2, la distribución de los individuos se encuentran hasta la categoría (10-11m) de altura.

Se realizó un intento por determinar la relación altura-edad de la planta, a través del conteo del número de contracciones en el diámetro que se localizan a lo largo del tallo. Esta metodología se basa en el hallazgo de que en especies de cactáceas columnares se presenta una contracción en el diámetro durante la época seca del año. La relación altura-edad para *N. mezcalaensis* se presenta en la Figura 2.3. Esta relación se ajustó al modelo de crecimiento logístico con 3 parámetros de la forma $E = 78.3 / (1+(H/4.2)^{-1.3})$. Las edades variaron de 5 a 63 años.

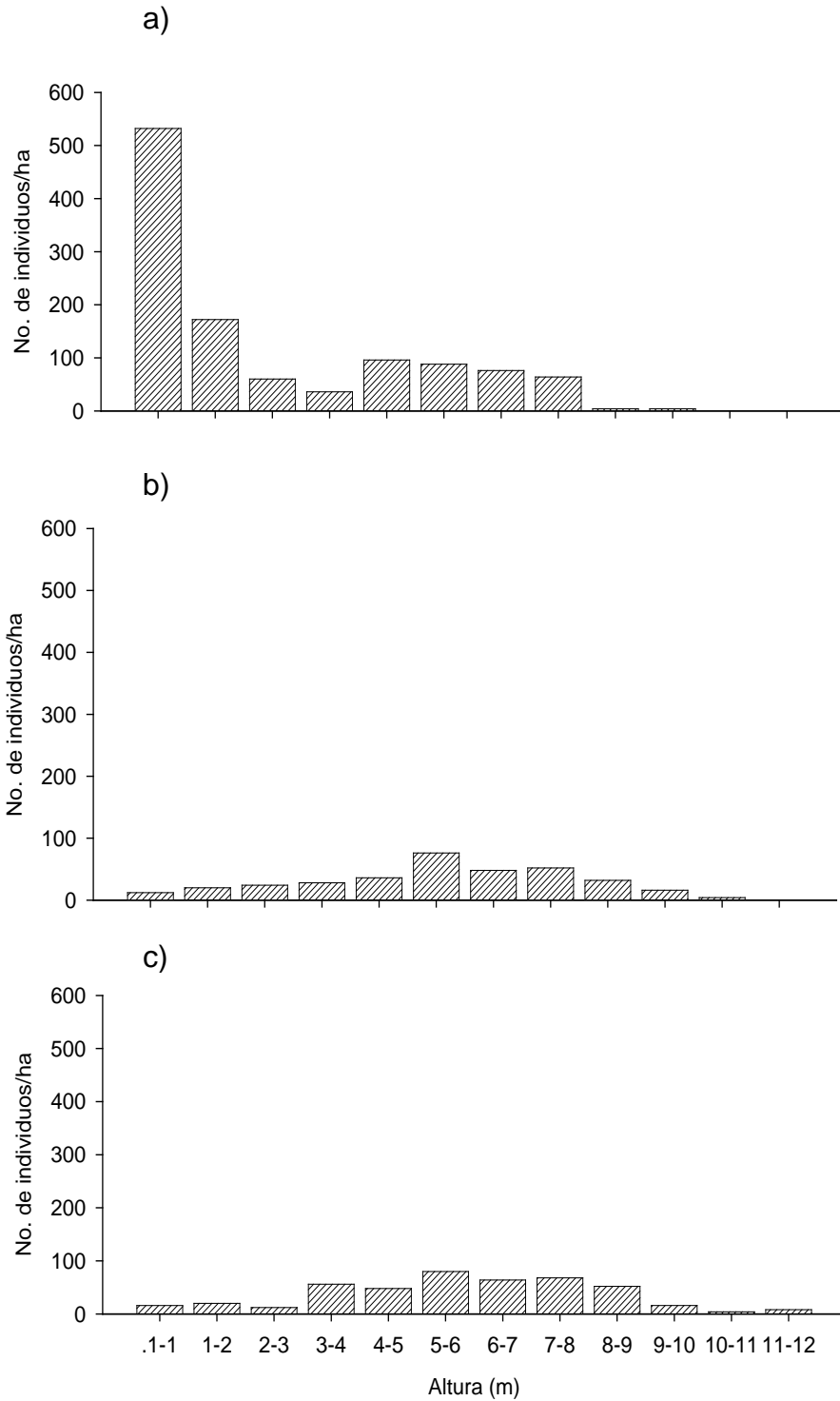


Figura 2.2. Distribución de alturas de *Neobuxbaumia mezcalaensis* en a) parcela 1, b) parcela 2 y c) parcela 3, en La Cañada del Zopilote, Guerrero.

Cuadro 2.2. Densidad de individuos de *Neobuxbaumia mezcalaensis*, por estadio de desarrollo en La Cañada del Zopilote, Guerrero.

Parcela	Estadio de desarrollo		Diámetro máximo	Altura máxima
	Juveniles ($0.1 < H < 2$ m)	Adultos ($H \geq 2$ m)		
	ind./2500 m ²		(cm)	(m)
1	178	105	23.0	9.15
2	9	78	28.6	10.50
3	9	102	28.6	11.80

H – Altura

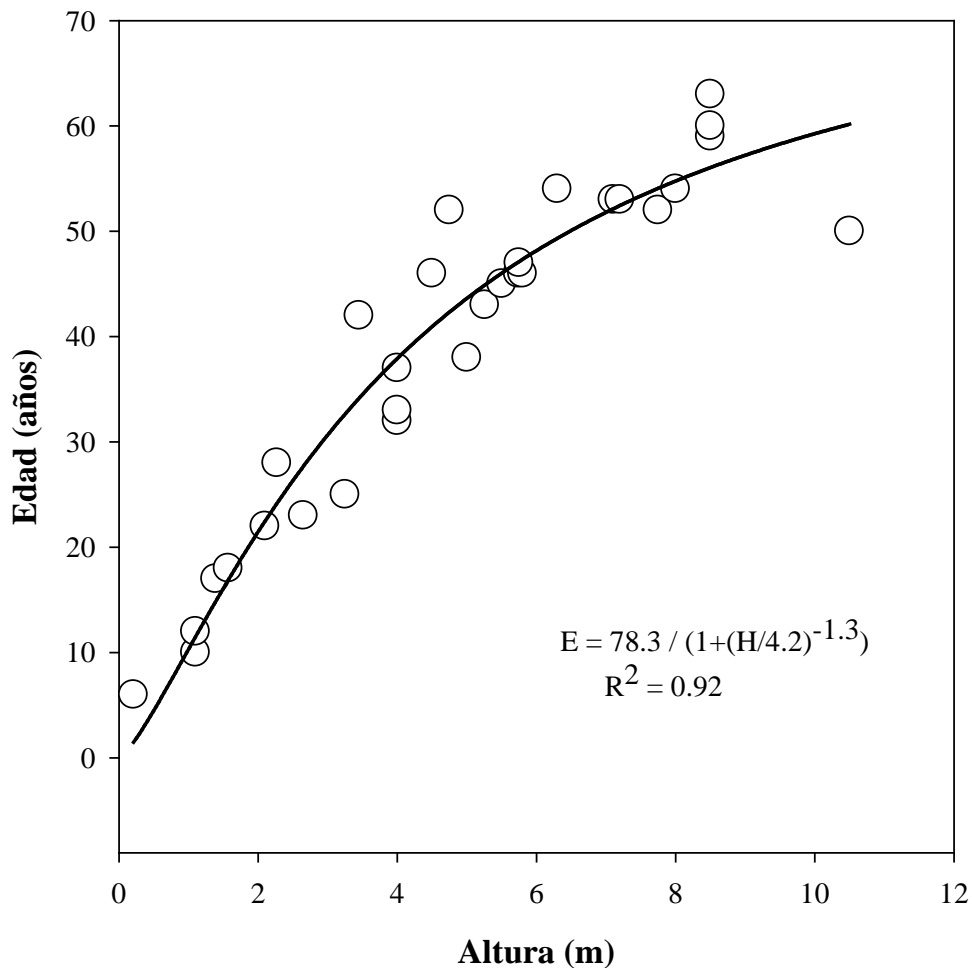


Figura 2.3. Relación edad- altura de *N. mezcalaensis*, en la Cañada del Zopilote, Guerrero.

2.5.4. Patrones de distribución espacial *Neobuxbaumia mezcalaensis*

La distribución en planta de los individuos en estado juvenil y adulto dentro de cada una de las parcelas de observación se presentan en las Figuras 2.4, 2.5 y 2.6, para las parcelas 1, 2 y 3, respectivamente. Aquí es posible corroborar por un lado, la diferencia en densidad de individuos entre la parcela 1 y la 2 y 3. Por otro lado, es posible observar que los individuos de *N. mezcalaensis* se encuentran concentrados en áreas específicas dentro de cada una de las parcelas.

Fue importante no solo cuantificar la abundancia (densidad) de individuos por estadio de desarrollo. También se determinó un índice de distribución espacial. Es decir, un índice que reporta el arreglo en el espacio de los individuos analizados. Los tres patrones generales de distribución espacial son: distribución regular (sistemática, caso de plantaciones forestales), distribución aleatoria, y distribución agrupada o agregada.

Se utilizó el índice de distribución espacial propuesto por Ripley (1977). Este índice, denominado $K(t)$ de Ripley, analiza las distancias existentes entre un individuo escogido al azar y sus vecinos, de tal manera que el índice toma valores dependiendo de la distancia. La distancia máxima a la cual se realiza el análisis, depende también del tamaño de la parcela (que es dentro de la cual se tienen registrados las coordenadas de cada individuo). Explícitamente, la distancia máxima a la cual se puede analizar es la mitad del eje menor de la parcela si la forma de esta es rectangular o cuadrada (en este caso los cuatro ejes son iguales). Por tanto, en las parcelas establecidas en este estudio, la distancia máxima para cómputo del índice fue 25 m (las parcelas midieron 50×50 m).

En general, el análisis del patrón de distribución espacial fue agrupado. Sin embargo, los juveniles de las parcelas 2 y 3 (Figuras 2.8a y 2.9a) fueron muy escasos lo que ocasionó que el patrón detectado fuera aleatorio, y sólo en distancias de 15 a 25 m la distribución de estos en la parcela 3 (Figura 2.9a) fuera agrupado. Los adultos, en las tres parcelas presentaron un patrón agrupado, aunque se observó una mayor intensidad de agrupamiento en la parcela 1 (Figuras 2.7b, 2.8b y 2.9b).

En especies muy longevas, es común encontrar patrones espaciales agrupados en estadios de desarrollo juveniles. De hecho, el patrón común de variación cambia de agrupado a aleatorio a

medida que los individuos pasan de estadios juveniles a adultos debido a mecanismos de competencia intraespecífica. El patrón de distribución espacial agrupado en la clase de tamaño pequeña ha sido ampliamente referida en la literatura. Algunos ejemplos son *Pinus uncinata* Mill. (Camarero y Gutiérrez, 1999), *Cryptomeria japonica* (Hirayama y Sakimoto, 2003) y *Fagus grandifolia* var. *mexicana* (Álvarez-Aquino, 1997; Jarillo-Hernández, 2006; Godínez-Ibarra, 2007) *Nothofagus menziesii* (Cullen *et al.*, 2001), *Abies lasiocarpa* y *Picea engelmannii* (Antos y Parish, 2002).

Sin embargo, en registros donde se ha determinado el patrón de distribución espacial en cactáceas el patrón común es agregado aun en individuos adultos sobretodo en especies columnares. Algunos trabajos donde se reporta este patrón son por ejemplo Valiente-Banuet *et al.* (1991) en *Neobuxbaumia tetetzo*, Larrea-Alcázar y Soriano (2008) en *Stenocereus griseus*, *Cereus repandus* y *Pilocereus tillianus*, Zenteno-Ruiz *et al.* (2009) en *Parodia maassii* y en *Pachocereus weberi* Linzaga-Roman (2010).

Es comúnmente aceptado que los patrones espaciales aleatorios en estadios de desarrollo adulto son debidos a la fuerte presión selectiva por competencia. Es decir, las interacciones competitivas que operan a lo largo de la vida de los individuos, provocan que poco a poco la población de una especie adquiera un patrón de distribución aleatorio a medida que sus individuos crecen (de Viana *et al.*, 1990). Este no es el caso de *N. mezcalaensis*, donde aun los individuos adultos presentan una distribución agregada. Es necesario realizar futuras observaciones para detectar los sitios específicos donde existe una alta probabilidad de que un individuo de esta especie pueda llegar a su estatura adulta. Actualmente no se tienen los datos necesarios, pero una posibilidad puede ser atribuida a mecanismos de facilitación por especies nodrizas como se ha comprobado para algunas especies de cactáceas, los cuales pueden estar

relacionados con la distribución de “sitios seguros” (sensu Harper, 1977) que determinan el establecimiento de individuos y donde estos pueden crecer mejor (de Viana *et al.*, 1990; Valverde *et al.*, 1999; Martínez *et al.*, 2001; Esparza-Olguin *et al.*, 2002; Godínez-Alvarez *et al.*, 2003). Otro mecanismo que puede estar involucrado en la distribución agrupada de individuos es la relacionada con limitaciones en la dispersión de semillas, o en la distribución agrupada de estas en el suelo (Hutto *et al.*, 1986; Martínez *et al.*, 1993, 1994; de Viana, 1996-1997; de Viana *et al.*, 2001; Godínez-Alvarez *et al.*, 2003).

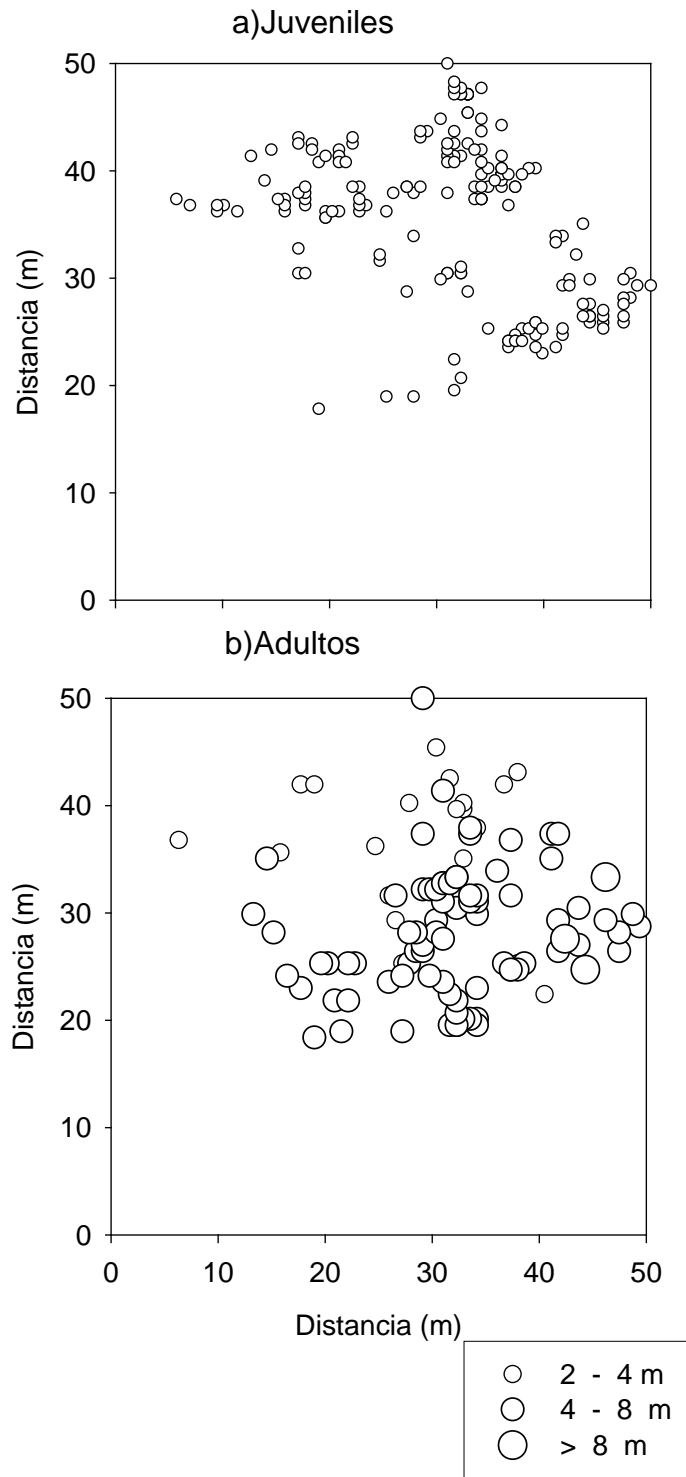
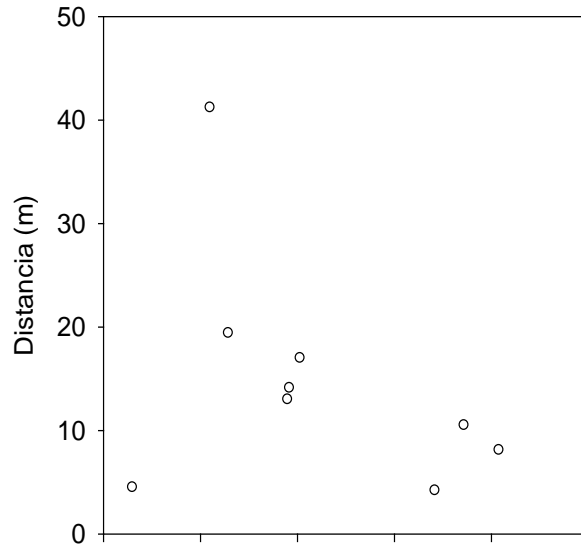


Figura 2.4. Distribución espacial de *Neobuxbaumia mezcalaensis* en la parcela 1, en La Cañada del Zopilote, Guerrero. a) juveniles ($0.1 \leq H < 2$ m) y b) adultos ($H \geq 2$ m).

a) juveniles



b) adultos

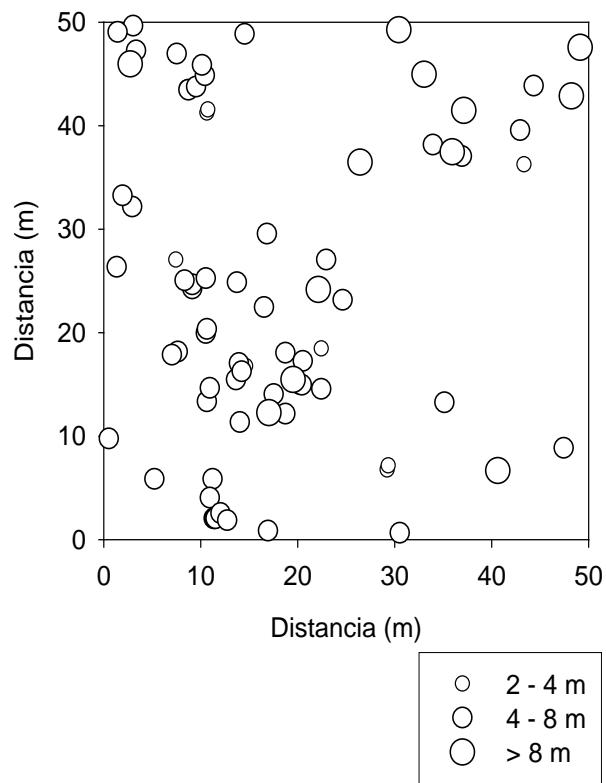


Figura 2.5. Distribución espacial de *Neobuxbaumia mezcalaensis* en la parcela 2, en La Cañada del Zopilote, Guerrero. a) juveniles ($0.1 \leq H < 2$ m) y b) adultos ($H \geq 2$ m).

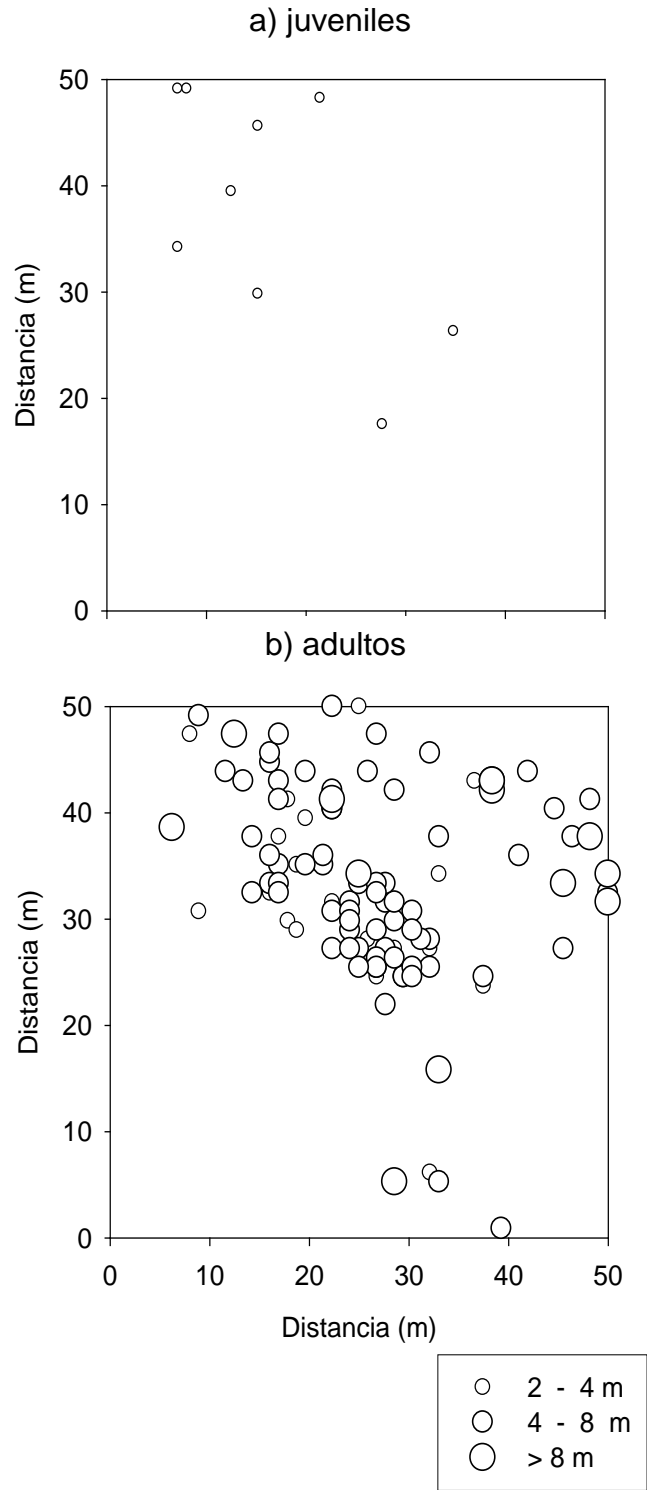


Figura 2.6. Distribución espacial de *Neobuxbaumia mezcalaensis* en la parcela 3, en La Cañada del Zopilote, Guerrero. a) juveniles ($0.1 \leq H < 2$ m) y b) adultos ($H \geq 2$ m).

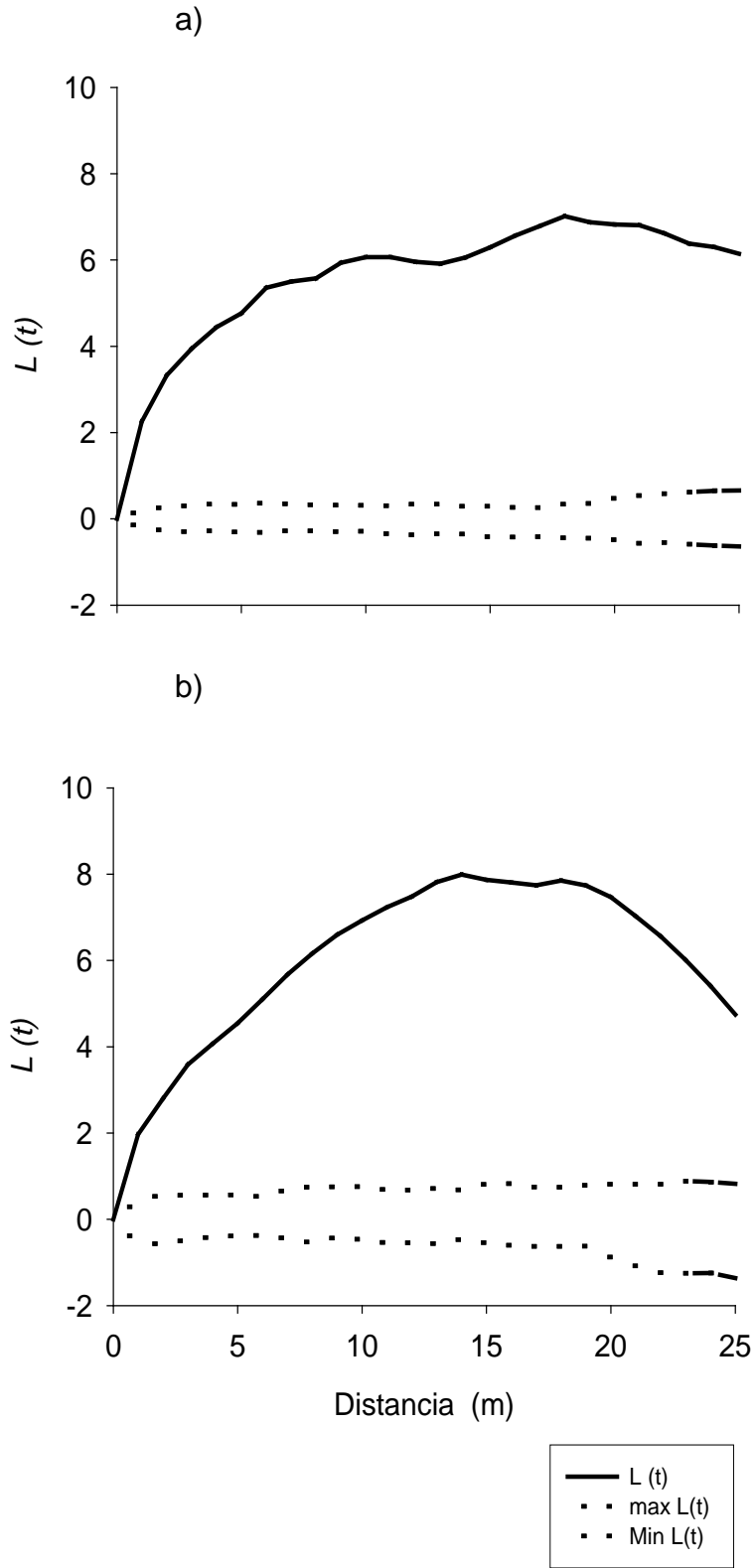


Figura 2.7. Distribución espacial $L(t)$, de a) juveniles y b) adultos en la parcela 1, en La Cañada del Zopilote, Guerrero.

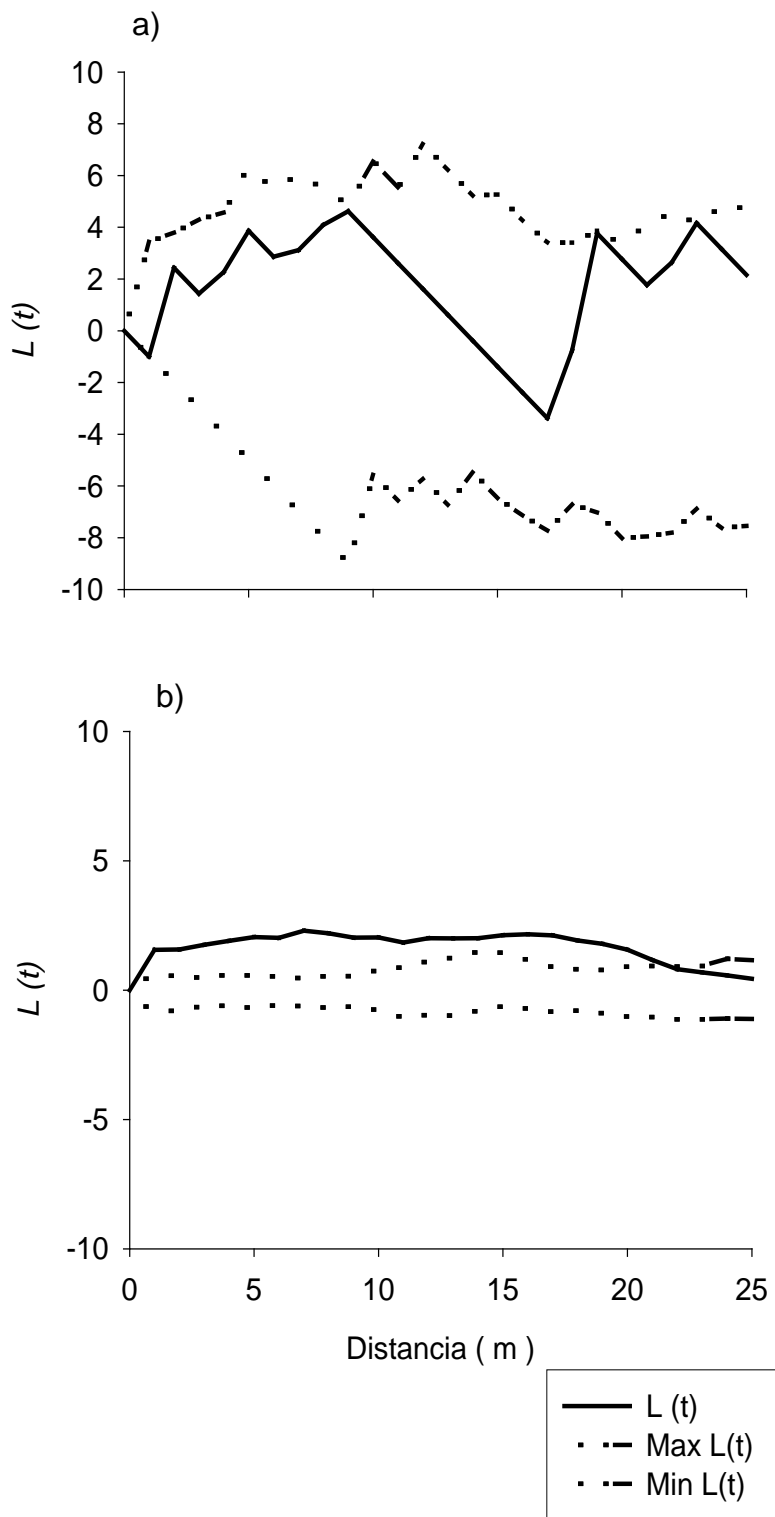


Figura 2.8. Distribución espacial $L(t)$, de a) juveniles y b) adultos en la parcela 2, en La Cañada del Zopilote, Guerrero.

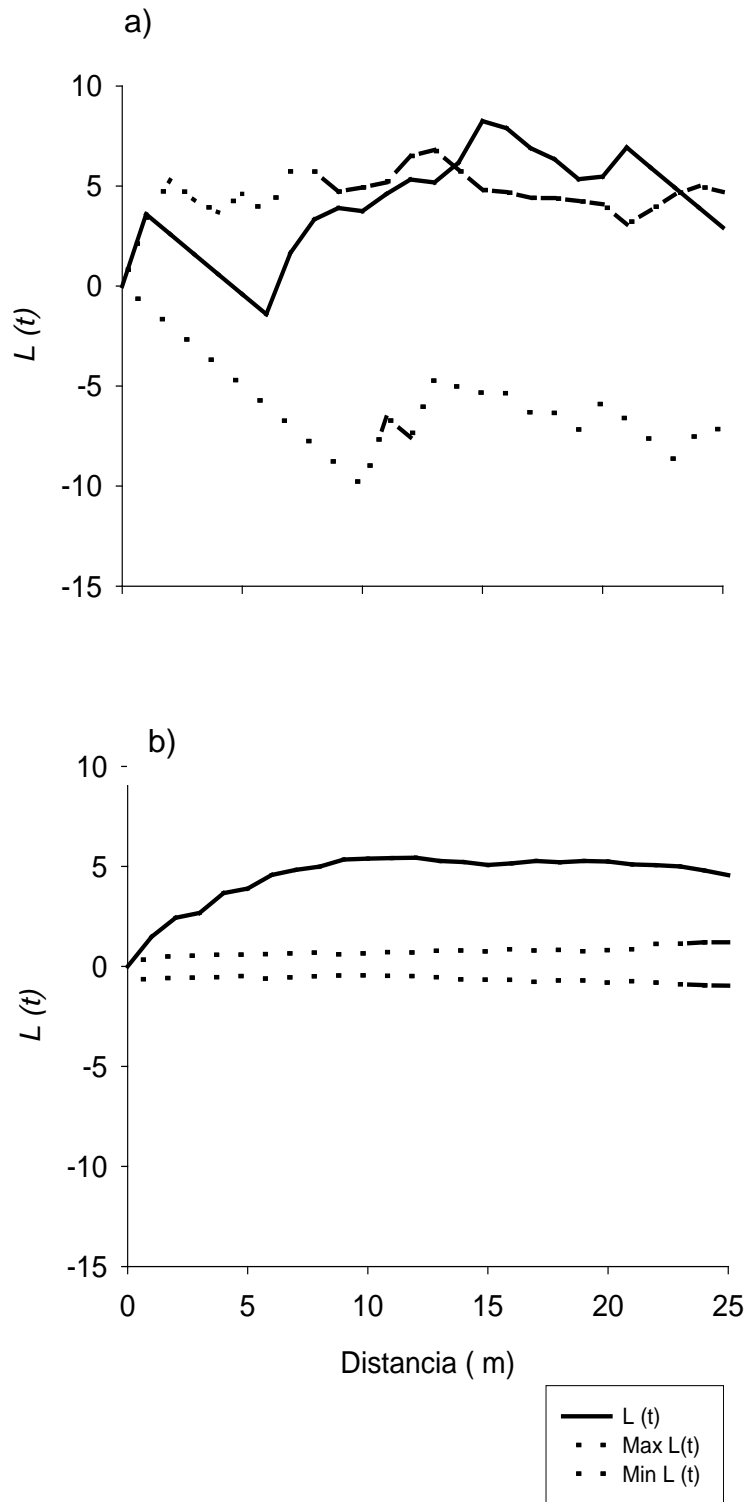


Figura 2.9. Distribución espacial $L(t)$, de a) juveniles y b) adultos en la parcela 3, en La Cañada del Zopilote, Guerrero.

2.5.5. Análisis de correlación espacial de *Neobuxbaumia mezcalaensis*

El análisis de correlación espacial entre estadios de desarrollo a través del índice $K_{12}(t)$ de Ripley (Ripley, 1977) se interpreta de manera similar que el índice de distribución espacial.

En las tres parcelas analizadas, la correlación espacial entre juveniles y adultos es independiente. Es decir, de acuerdo al índice de Ripley, la distribución de ambos grupos de individuos no guarda ninguna relación. Sin embargo, tanto en la parcela 1 como en la 2, se presentó una ligera atracción entre juveniles y adultos de *N. mezcalaensis* en distancias menores a 5 m (Figura 2.10).

No es común encontrar estudios donde se analice la correlación espacial entre estadios de desarrollo en poblaciones de cactáceas. Sin embargo, esta información es muy importante porque puede definir la relación espacial entre estadios de desarrollo y los posibles sitios donde ambos pueden prosperar. Se ha establecido que muy frecuentemente en poblaciones de especies longevas, como en especies arbóreas, las condiciones que son favorables para el establecimiento y crecimiento de individuos en etapa de plántula, pueden no ser las más favorables para estadios juveniles y adultos (Grubb, 1977). Por tanto, los sitios de colonización de las plántulas pueden no ser los sitios donde un individuo tiene la mayor probabilidad de alcanzar su estado adulto. Sin embargo, la relación de independencia entre ambos estadios de desarrollo implica una alta probabilidad de que individuos en estadio de plántula puedan llegar a ser adultos en sitios donde actualmente están los adultos. Pero es necesario realizar observaciones sobre la supervivencia de los estadios de desarrollo para determinar esa transición.

No existe mucha información sobre el análisis de correlación espacial entre estadios de desarrollo dentro de la misma especie de cactácea. Sin embargo, existen trabajos donde se ha analizado la correlación espacial entre diversas especies de esta familia con especies asociadas y

que regularmente facilitan el establecimiento de las primeras (Reyes-Olivas, 2002, López *et al.*, 2007, Larrea-Alcázar *et al.*, 2008, Larrea-Alcázar y Soriano, 2008, Zenteno-Ruiz *et al.*, 2009).

Se realizó el análisis entre *N. mezcalaensis* y *Neopringlea viscosa*, la especie asociada mas abundante en el área de estudio en la parcela 2. Sin embargo, la población de individuos tanto juveniles como adultos de *N. mezcalaensis* presentaron una correlación espacial independiente (Figura 2.11). El interés por realizar este tipo de análisis con esta especie asociada fue la de tratar de detectar de manera preliminar, la posible relación que pudiera existir con *N. mezcalaensis*, dada la posible existencia del síndrome de nodrismo como se ha detectado para otras especies de cactáceas. Sin embargo, si este está presente para *N. mezcalaensis* seguramente está dado por otras especies de menor tamaño que no fueron muestreadas en el presente estudio, pero que es necesario determinar en futuros trabajos.

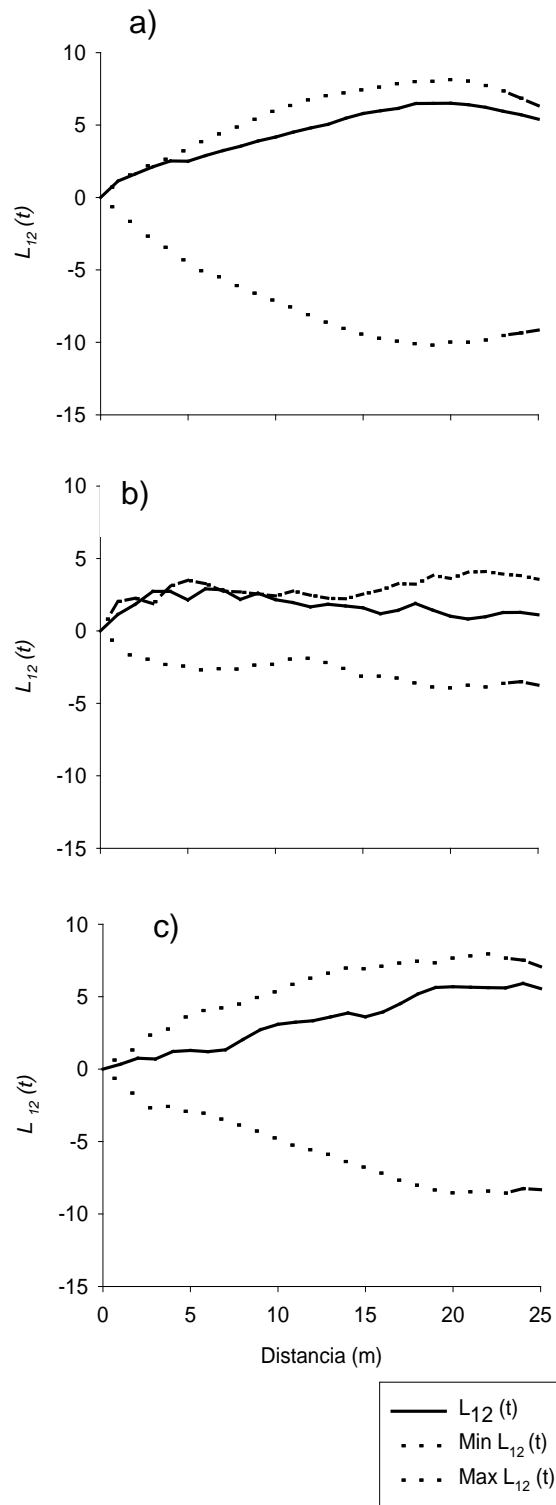


Figura 2.10. Correlación espacial $L_{12}(t)$, entre juveniles y adultos en a) parcela 1, b) parcela 2, c) parcela 3, en La Cañada del Zopilote, Guerrero.

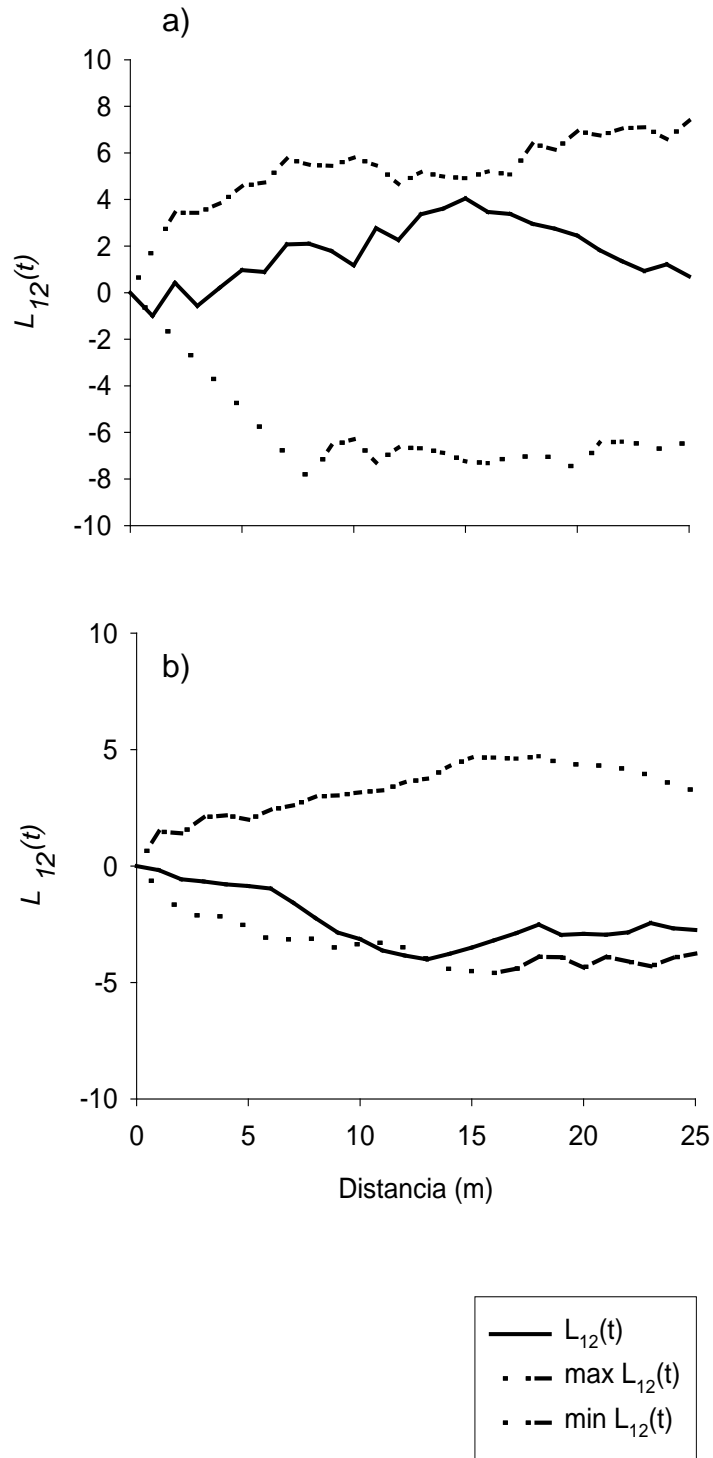


Figura 2.11. Correlación espacial $L_{12}(t)$ de *Neopringlea viscosa* (Liebm.) Rose, con individuos a) juveniles y b) adultos de *Neubuxbaumia mezcalaensis*, parcela 2 en La Cañada del Zopilote Guerrero.

2.6. Conclusiones

Neobuxbaumia mezcalaensis (Bravo) Backeb es la especie con mayor dominancia en las parcelas de observación establecidas en el Cañón del Zopilote, Guerrero. Esta especie presentó el mayor Índice de Valor de Importancia, y las más altas densidades por hectárea.

La distribución de tamaños de *Neobuxbaumia mezcalaensis* (diámetro y altura) indica que existe escaso reclutamiento de individuos a la población dado que presentó el patrón normal (en forma de campana), a excepción de la parcela 1, donde la distribución de alturas se ajustó al modelo de J⁺ invertida.

El patrón de distribución espacial que caracteriza a las poblaciones de individuos en etapa juvenil y adulta de *Neobuxbaumia mezcalaensis* en el Cañón del Zopilote, Guerrero, es el agrupado. Sin embargo, el patrón de correlación espacial entre juveniles y adultos es de independencia. Es decir, no existió ninguna relación entre estas dos etapas de desarrollo.

CAPÍTULO III. Demografía de plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeb., en la Cañada del Zopilote, Guerrero

3.1. RESUMEN

Se estudió la demografía de plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis* en un bosque tropical caducifolio en la Cañada del Zopilote Guerrero. Se establecieron 15 parcelas de observación de 0.5 x 0.5 m. Todas las plántulas (individuos con altura ≥ 1 m) dentro de las parcelas se marcaron. Además se registraron las nuevas plántulas emergidas. Se determinaron las posibles causas de mortalidad en censos mensuales. Se marcaron un total 528 plántulas al comienzo del estudio y al término de un año sobrevivieron 342 plántulas (64%). La esperanza media de vida máxima fue de 9.28 meses. El tipo de curva de supervivencia a la que pertenece esta especie en su primera fase de vida es la de tipo II. La altura media de las plántulas analizadas varió entre 3.50 y 4.27 m. El incremento medio anual en altura fue de 0.78 cm año⁻¹. Entre las causas más probables de mortalidad están el daño físico (31.63%), la sequía (21.42%), la pudrición (13.77%), la herbivoría (6.12%) y causas desconocidas (26.53%). La tasa de mortalidad de las plántulas *Neobuxbaumia mezcalaensis* después de un año de estudio fue de 35.23 %, asociada a la constante perturbación por *Spermophilus adocetus*, la sequía y la pudrición principalmente.

Palabras clave: Demografía de plántulas, Tasas de supervivencia, Crecimiento en altura y Causas de mortalidad.

Demography of *Neobuxbaumia mezcalaensis* Seedlings (Bravo) Backeb., at Cañada del Zopilote, Guerrero

3.2. SUMMARY

The demography of *Neobuxbaumia mezcalaensis* seedlings was studied in a deciduous tropical forest at Cañada del Zopilote, in Guerrero State. Fifteen 0.5 squared-meter observational plots were settled up. All the seedlings (individuals with ≤ 0.1 m. height) inside the plots were marked, and all the new emerging seedlings were registered. The possible reasons of mortality rate were determined based on a monthly census. A year later, only 342 (64%) seedlings survived out of 528. The highest mean-life expectancy was 9.28 months. During its first life phase the species present a surviving rate curve type II characterized by a constant mortality independent of age. The mean seedlings height varied from 3.50 to 4.27 cm, and its mean annual increment was 0.78 cm year⁻¹. Physical damage (31.63 %), drought (21.42%), decomposition (13.77%), grass eaters (6.12%) and unknown causes (26.53%) were the most significant causes of mortality. After a year of study the mortality rate of *Neobuxbaumia mezcalaensis* seedlings was 35.23%, due to constant disturbance by *Spermophilus adocetus*, drought and decomposition.

Key words. Seedling demography, Survival rates, Height growth and Mortality causes.

3.3. Introducción

La demografía tiene como objetivo principal determinar si las poblaciones se encuentran en pleno crecimiento, decremento o son relativamente estables, su dinámica poblacional y las variables ambientales asociadas (Harper, 1977; Harper y White 1974; Solbrig, 1980). Los estudios demográficos aportan información relevante para conocer el estado actual en el que se encuentran las especies. La demografía estudia aspectos como la natalidad y mortalidad, de tal manera que los parámetros demográficos que ayudan a entender mejor la evolución del ciclo de vida de las plantas son la reproducción, el crecimiento y la supervivencia (Silvertown *et al.*, 1993).

El conocimiento de los patrones demográficos se basa en estudios exhaustivos realizados durante largos períodos de tiempo (Sarukhán, 1979). En su ciclo de vida, las plantas presentan estadios “sensibles” en los cuales cualquier modificación que se presente puede afectar la dinámica de poblaciones (Valiente-Banuet *et al.*, 2002). El número de plantas establecidas está en función de la cantidad de sitios seguros presentes en el medio (Harper, 1977). Además de la existencia de ambientes de supervivencia disponibles (e. g. claros en el dosel) son determinantes en el modelo espacial de las plántulas en las etapas de vida jóvenes de *Cryptocarya chinensis* (Wang *et al.*, 2003).

Existen numerosas evidencias que manifiestan una alta mortalidad en plántulas de especies leñosas como *Fagus grandifolia* (Godínez-Ibarra *et al.*, 2007), *Cryptomerya japonica* (Hirayama y Sakimoto 2003), *Dipterocarps globosus* y *Dipterocarps tempeches* (Takeuch *et al.*, 2005), de tal manera que durante el estadio de plántula es cuando las especies enfrentan las mayores presiones de selección (Collins y Good, 1987; Shibata y Nakashizuka, 1995). Por esta razón, los procesos que ocurren en esta etapa pueden ayudar a explicar varios aspectos de la población en el

estadio adulto. El caso de las cactáceas columnares no escapa a esta generalización, de tal manera que las fases más sensibles de su ciclo de vida están relacionadas con el establecimiento de las plántulas y la supervivencia de los primeros estadios de desarrollo (Valiente-Banuet *et al.*, 2002).

Los factores más importantes que afectan la germinación de semillas y el establecimiento de las plántulas de cactáceas son la disponibilidad del agua, la radiación excesiva, altas temperaturas y depredación (Valiente-Banuet y Escurra, 1991). Dentro de estos la disponibilidad del agua parece ser el factor más importante para la germinación de las semillas y emergencia de plántulas de los cactus (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001).

Sin embargo, el conocimiento sobre la ecología poblacional de cactáceas, se encuentra de manera dispersa. Algunos temas están bien desarrollados mientras que en otros la información disponible es aún muy limitada (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). En la Cañada del Zopilote, la mayoría de los estudios de vegetación realizados son sobre riqueza de especies y composición florística, pero hay pocos estudios relacionados con la demografía de plántulas sobre todo para aquellas especies dominantes.

Una de las especies de cactácea columnar que se distingue por su forma y densidad en los lugares donde habita es *Neobuxbaumia mezcalaensis*. A pesar de su amplia distribución natural, se carece de información básica acerca de la ecología de la especie y grado de conservación de sus poblaciones. En el estado de Guerrero, se distribuye a lo largo de La Cañada del Zopilote, zona que se ubica dentro de la depresión del Balsas y que ha sido reconocida como un área que presenta una alta diversidad de cactáceas. Es por esta razón que se realizó un estudio de demografía de plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis* en el sitio indicado, con el objetivo de estudiar la incorporación de nuevos individuos a la población del cactus columnar

Neobuxbaumia mezcalaensis e identificar algunos de los factores que intervienen en la supervivencia y el establecimiento de sus plántulas.

3.4. Revisión de literatura

Durante la etapa de plántula se presenta una mortalidad elevada ya que gran parte de la presión de selección de individuos ocurre en ese momento. Estudios demográficos en árboles tropicales muestran que los individuos de este estadio son susceptibles al ataque de enemigos naturales, a los daños físicos y a las variaciones edáficas, lumínicas e hídricas en el sotobosque de las selvas. Las plántulas de diferentes especies se han utilizado para explicar los patrones de dispersión y asociación de los árboles en las etapas juveniles y adultas (Cruz- Rodríguez y López- Mata, 2004).

Por ejemplo, para la germinación de *Pterocereus gaumeri* no es indispensable que las semillas se encuentren al abrigo de las plantas nodriza, probablemente debido a que durante el período de lluvias, época en que germinan las semillas de esta especie, las condiciones ambientales no son tan drásticas como ocurre en la época de sequía. Pero la mortalidad de las plántulas ubicadas debajo de las plantas nodriza es menor que de aquellas ubicadas en claros (Méndez *et al.*, 2006).

La baja supervivencia de *Turbinicarpus pseudomacrochete* y *Strombocactus disciformis* se relaciona con el tamaño pequeño de las plántulas cuando recién emergen, las cuales miden solo 0.5 mm de altura (Álvarez *et al.*, 2004). En Valle del Río Chillón Lima, Perú las plántulas de *Melocactus peruvianus* y *Haageocereus pseudomelanostele* de 17 semanas de edad presentaron una longitud de la planta de aproximadamente 0.5 cm y de la raíz de 0.1 cm además el suelo

presenta niveles bajos de materia orgánica (1 a 3%) por lo que se registró una alta mortalidad en esta etapa (Castro *et al.*, 2006).

Los modelos de probabilidad de supervivencia de las plántulas en condiciones de sombra presentaron valores mayores (0.9 para *Haageocereus pseudomelanostele* subsp. *aureispinos* y 0.86 para *Melocactus peruvianus*) que en condiciones sin sombra (0.46 para *H. pseudomelanostele* subsp. *aureispinos* y 0.4 para *M. peruvianus*) (Castro *et al.*, 2006). Estos autores concluyen que el factor luz se presenta como el más importante en el establecimiento de las plántulas de cactus, las cuales sobreviven de manera más saludable en condiciones de sombra. Este incremento en la probabilidad de supervivencia en condiciones de sombra podría estar mediado por el diferencial en temperatura, humedad, radiación solar o cualquier otro factor relacionado a la característica de sombra (Castro *et al.*, 2006).

López (1999) encontró que tanto la germinación como la supervivencia de las plántulas de *Mammillaria magnimamma* son los estadios más críticos en el ciclo de vida de la especie, ya que en ellos es donde se presentaron las tasas de mortalidad más elevadas; además de que las diferencias de la disponibilidad de agua es el factor fundamental tanto para la germinación como para la supervivencia de las plántulas de *M. magnimamma*.

El establecimiento de plántulas está directamente relacionado con la presencia de plantas nodriza, las cuales le proporcionan protección contra algunos factores adversos (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Escurra, 1991) e incrementan sus límites de abundancia y distribución (Leirana-Alcocer y Parra-Tabla, 1999). Además de la protección por plantas nodriza, las plántulas deben tener características anatómicas, morfológicas y fisiológicas que coadyuven a su supervivencia. Las relaciones hídricas tienen una función importante en la supervivencia de

plántulas y por tanto, las plántulas deben desarrollar suficiente tejido para almacenamiento y economía del agua durante etapas tempranas de crecimiento (Gibson y Nobel, 1986).

El tamaño de *Neobuxbaumia tetetzo* es una característica dependiente de su distancia a arbustos que funcionan como nodrizas (Bravo-Mendoza *et al.*, 2007). Estos autores indican que *Neobuxbaumia tetetzo* se establece cerca de la periferia de *Mimosa luisina* en donde existe una baja probabilidad de reclutamiento debido a los altos niveles de radiación, los cuales también pueden afectar negativamente el crecimiento de *Neobuxbaumia tetetzo* y a las altas temperaturas asociadas que afectan negativamente sus tasas de fotosíntesis (Bravo-Mendoza *et al.*, 2007). Por tanto, mencionan que existe una asociación directa entre *Neobuxbaumia tetetzo* y *Mimosa luisina*.

La germinación de semillas en el campo depende de otros factores además del tiempo de almacenamiento de las semillas (Pedraza-Pérez y Williams-Linera 2005). La regeneración natural se lleva a cabo en sitios donde las condiciones edafoclimáticas son adecuadas para desencadenar la germinación y puedan establecerse las nuevas plántulas que ocuparán el lugar de los árboles al alcanzar su límite de vida (Vela-Correa *et al.*, 2007). Por ejemplo para *Thuja occidentalis* la cama semillera y retención de humedad, son componentes del sitio seguro (Cornett *et al.*, 2000).

3.5. Materiales y Métodos

Para identificar los factores que determinan la supervivencia de *Neobuxbaumia mezcalaensis* en la etapa de plántula; durante el periodo de septiembre 2007 a agosto 2008 (un año) se censo a todas las plántulas emergidas en las subparcelas de observación. Se estableció una parcela de 50 × 50 m. En ella se seleccionaron al azar 15 cuadrantes de 10 × 10 m, en cuyo centro se delimitó

una subparcela de 0.5×0.5 m divididas en 25 subparcelas de 0.1×0.1 cm. Dentro de cada subparcela, se marcaron todas las plántulas de *N. mezcalaensis* emergidas, y se siguió su supervivencia durante 12 censos mensuales. Se registraron mediciones cada cuatro meses de altura de las plántulas; para conocer la tasa de crecimiento de la población durante un año.

Las posibles causas de mortalidad se clasificaron en cinco categorías de acuerdo a Ángeles-Pérez y Sakimoto (1999) y Moles y Westoby (2004): 1) pudrición, para plántulas que presentaron coloraciones de gris claro a gris oscuro; 2) herbivoría, para las plántulas muertas con cotiledones o hipocótilo consumidos; 3) sequía, para plántulas presentes en el suelo pero con los cotiledones o hipocótilo secos; 4) daño físico, para plántulas que murieron por microderrumbes (exposición del sistema radical), rodamiento de piedras o disturbios en el suelo; y 5) causa desconocida, para plántulas que desaparecieron de la subparcela.

Para evaluar la dinámica de la mortalidad de individuos a través del tiempo se construyó una curva de supervivencia (Krebs, 1985). Con los datos de densidad de plántulas emergidas y supervivientes, se construyó una tabla de vida. Raymond Pearl fue el primero en utilizar los cuadros de esperanza de vida en 1921. Pearl (1928), citado por Krebs (1985), identificó tres tipos generales de curvas de sobrevivencia. Las curvas de tipo I corresponden a poblaciones con pocas muertes a lo largo de la mayor parte del promedio de vida y después muertes numerosas de los organismos de edad avanzada. La curva de supervivencia diagonal (tipo II) representa un índice constante de mortalidad independiente de la edad, al tiempo que las curvas tipo III indican muertes numerosas en los comienzos del ciclo vital, seguidas de un periodo de muertes menos abundantes y relativamente constantes. Ninguna población tiene una curva de supervivencia exactamente igual a las reseñadas, que son de carácter teórico, pero las de algunas poblaciones tienden a semejar a alguno de los tres tipos. Un análisis de tabla de vida por cohorte son un

resumen de los índices de mortalidad de una población por edades (Krebs, 1985). Además, una curva de supervivencia se construye con los datos de n_x (o l_x) y se representa en la grafica los valores en una escala logarítmica (Krebs, 1985).

Asimismo, el crecimiento de las plántulas se determinó con la tasa absoluta de crecimiento (cm.año^{-1}) y la tasa relativa de crecimiento ($\%.\text{año}^{-1}$) basada en categorías de tamaño (Hunt, 1982).

3.6. Resultados y Discusión

3.6.1. Desempeño de las plántulas

En el primer censo, en septiembre de 2007, se registró un total de 528 plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis*. En la parcela 2 se registró el mayor número de individuos vivos; mientras que en las parcelas 5 y 14 se registró el menor número respectivamente (Cuadro 3.1). Las plántulas en las parcelas 8 y 9 en su mayoría estuvieron conformadas de individuos de una cohorte reciente, dado que en octubre la sequía fue la principal causa de mortalidad. Las plántulas en estas dos parcelas se encontraron más expuestas a factores adversos como alta radiación solar y por tanto sequía, lo que disminuyó las posibilidades de su supervivencia en comparación con las plántulas del resto de las parcelas.

De noviembre de 2007 hasta agosto de 2008, las parcelas 2 y 4 presentaron el mayor número de individuos vivos 69 y 70 respectivamente, mientras que en la parcela 9 y 10, presentaron el menor número de individuos vivos. Uno de los factores que contribuyó en la mortalidad de las plántulas en varias parcelas de observación fue el daño físico ocasionado por la ardilla *Spermophilus adocetus* (Cuadro 3.1).

Durante los meses de marzo, abril y mayo se presentó una fuerte sequía, la cual provocó no sólo en las plántulas sino en todos los individuos de *N. mezcalaensis* una fuerte deshidratación. En especial, las plántulas adquirieron coloraciones amarillentas y posteriormente rojizas que se asocian con la alta exposición directa al sol, inhibiéndose la actividad fotosintética (Nobel, 1994; Soltibrán *et al.*, 2005). Estas observaciones de campo confirman los efectos que la sequía tiene sobre las plántulas en condiciones de laboratorio (Ayala-Cordero *et al.*, 2006). Las plántulas expuestas a la pérdida de humedad del suelo y a una mayor exposición a la luz detienen su crecimiento, cambian su coloración y se deshidratan.

Durante los meses antes mencionados se observó una mortalidad generalizada debido a la sequía (Figura 3.1). Además, otras causas de mortalidad importantes fueron la herbivoría y daños físicos por micro-derrumbes. Por el contrario, durante los meses de junio a agosto se presentaron fuertes precipitaciones lo que ocasionó la muerte de plántulas por pudriciones. Además, durante estos meses se registró alta mortalidad sin que se pudiera detectar el agente causal (Figura 3.1).

El patrón general de supervivencia de las plántulas de *N. mezcalaensis* varió en el transcurso del tiempo. La tasa de mortalidad ascendió en septiembre y octubre al 6.44% de noviembre a diciembre al 14.96% de enero a abril al 18.75% de mayo a julio ascendió al 20.83% y agosto al 35.23% de mortalidad. En el periodo de julio a agosto el número de individuos muertos fue el más alto con 59 y en el periodo del mes de octubre y noviembre fue de 40 individuos. La tasa de mortalidad total después de un año de estudio fue de 35.23 %. En esta población de plántulas de *N. mezcalaensis*, las causas más probables de mortalidad son el daño físico (31.63%), sequía (21.42%), pudrición (13.77%), herbivoría (6.12%), y causas desconocidas (26.53%) (Figura 3.1).

Cuadro 3.1 Número de individuos por parcela de *Neobuxbaumia mezcalaensis*, porcentaje de sobrevivencia y promedio de plántulas vivas en las 15 parcelas de observación durante el periodo de septiembre de 2007 hasta agosto del 2008.

Parcela	Mes											
	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A
	----- 2007 -----				----- 2008 -----							
1	50	48	47	47	47	47	47	43	41	41	39	34
2	105	105	103	103	103	103	97	97	95	94	87	69
3	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	18
4	88	88	87	87	85	84	84	84	84	82	80	70
5	11	11	10	10	10	10	10	10	10	10	10	8
6	31	31	31	31	31	31	31	31	31	31	31	28
7	41	37	37	37	37	36	36	36	36	36	34	33
8	38	26	15	15	14	14	14	14	14	14	14	12
9	42	29	7	7	7	7	7	7	7	6	5	4
10	17	17	16	11	11	10	10	10	10	10	9	5
11	17	17	17	17	14	14	14	14	13	13	11	11
12	26	26	25	25	25	25	25	25	25	25	25	19
13	18	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
14	9	9	9	9	9	9	8	8	8	8	8	8
15	12	12	12	12	12	12	12	12	10	10	10	8
Total	528	494	454	449	443	440	433	429	422	418	401	342
Porcentaje	100	93.56	85.98	85.04	83.90	83.33	82.01	81.25	79.92	79.17	75.95	64.77
Promedio	35.20	32.93	30.27	29.93	29.53	29.33	28.87	28.60	28.13	27.87	26.73	22.80

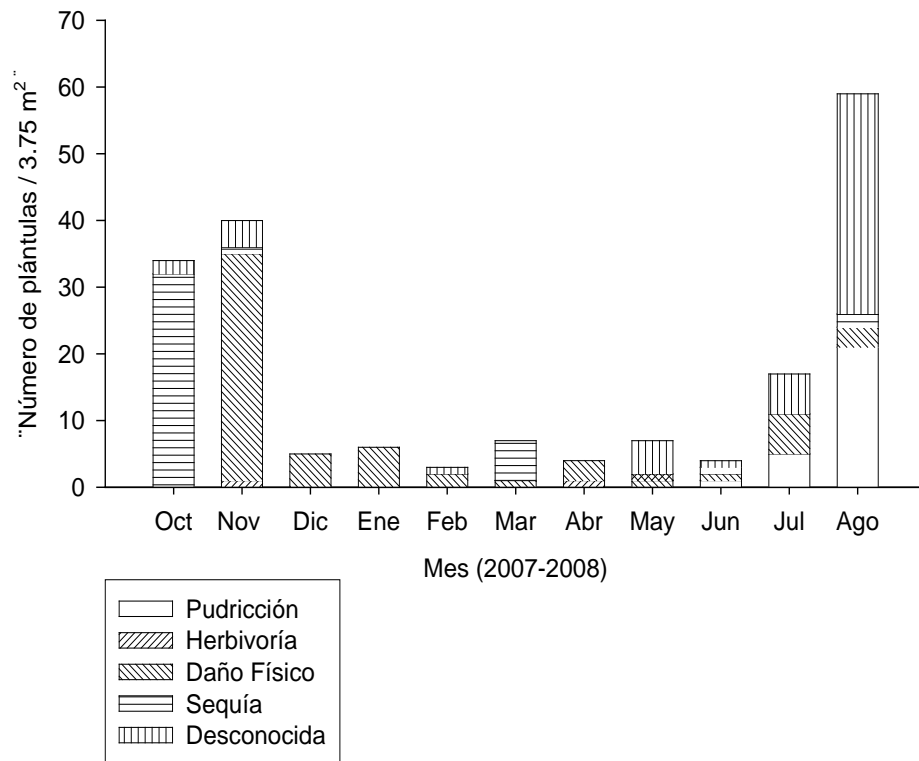


Figura 3.1. Probables causas de mortalidad de las plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis*, de octubre 2007 a agosto 2008 en la Cañada del Zopilote, Guerrero.

3.6.2. Tabla de vida

El análisis demográfico de *N. mezcalaensis* se basó en la supervivencia de las plántulas de la columna n_x expresada con una curva de supervivencia. La tabla de vida muestra el tamaño de esta población en la etapa de plántula (Cuadro 3.2). Las plántulas que presentaron una altura mayor tenían más probabilidades de sobrevivir (Figura 3.2) mientras que los individuos de menor talla, aquellos que emergieron tardíamente estuvieron más propensos a morir, debido a la sequía y daño físico principalmente.

En el Cuadro 3.2, en la columna n_x al inicio de los censos (septiembre 2007) se encontraron 528 plántulas vivas y al final (agosto 2008) sólo sobrevivieron 342 plántulas. La columna d_x indica

que en los meses de octubre y noviembre 2007 y julio y agosto 2008 fueron los meses donde se registró el mayor número de individuos muertos, 40 y 59 respectivamente.

El significado biológico-ecológico de las plántulas está en su establecimiento y desarrollo el que se manifiesta a través de los parámetros de la tabla de vida y posteriormente en el aseguramiento de sus poblaciones. La esperanza media de vida de las plántulas fue máxima en los meses de septiembre y octubre y mínima en los meses de julio y agosto (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Tabla de vida dinámica de las plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis*.

Mes x	n_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x
Septiembre	528	1	34	0.06	511.0	4900	9.28
Octubre	494	0.94	40	0.08	474.0	4389	8.88
Noviembre	454	0.92	5	0.01	451.5	3915	8.62
Diciembre	449	0.99	6	0.01	446.0	3463	7.71
Enero	443	0.99	3	0.01	441.5	3017	6.81
Febrero	440	0.99	7	0.02	436.5	2576	5.85
Marzo	433	0.98	4	0.01	431.0	2139	4.94
Abril	429	0.99	7	0.02	425.5	1708	3.98
Mayo	422	0.98	4	0.01	420.0	1283	3.04
Junio	418	0.99	17	0.04	409.5	863	2.06
Julio	401	0.96	59	0.15	371.5	453	1.13
Agosto	342	0.85	-	-	-	-	-

n_x : número de plántulas observadas vivas cada mes.

l_x : proporción de sobrevivientes al inicio del intervalo de edad.

d_x : número de individuos que murieron en el intervalo x a $x + 1$.

q_x : Índice de mortalidad.

L_x : Número de individuos vivos en promedio, durante el intervalo de edad x a $x + 1$.

T_x : unidades de tiempo, valores expresados en unidades de individuos \times

e_x : esperanza media de vida adicional para las plántulas vivas al inicio del período x .

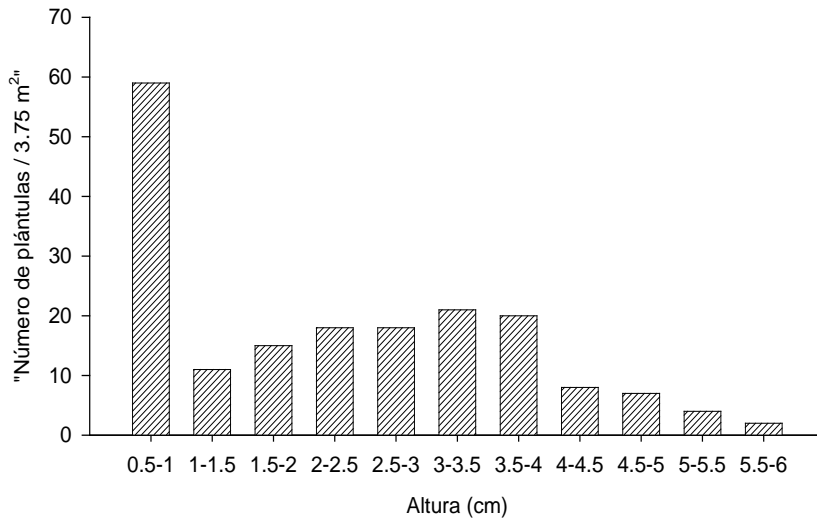


Figura 3.2. Mortalidad de las plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis* por categoría de tamaño en La Cañada del Zopilote, Guerrero.

3.6.3. Curva de supervivencia

La mayor mortalidad se presentó en las parcelas donde los individuos pertenecían a la misma cohorte temprana y de una altura de 0.5 cm en el mes de octubre de 2007. Mientras, que en el resto de las parcelas la mortalidad fue menor y con diferentes edades en las plántulas. El modelo de supervivencia fue diferente para estas cohortes. La curva de supervivencia de la población de *Neobuxbaumia mezcalaensis* pertenece a una curva tipo II de Deevey (1947) (Figura 3.3), caracterizada por presentar una tasa de mortalidad constante independiente de la edad de sus individuos. En plántulas de *Stenocereus queretaroensis*, la rápida esclerificación de espinas, presencia de traqueidas de banda ancha, estomas escasos, tallo globoso y desarrollo temprano de raíces laterales abundantes, probablemente son adaptaciones para evitar la desecación, que puede ser letal en condiciones de sequía extrema (Loza-Cornejo *et al.*, 2003). Al parecer, las especies de cactáceas que presentan un tipo II de curva de supervivencia tienen pocos

requerimientos de agua ya que durante todas las fases de su ciclo de vida están expuestas a una sequía permanente a la cual están adaptadas (Loza-Cornejo *et al.*, 2003).

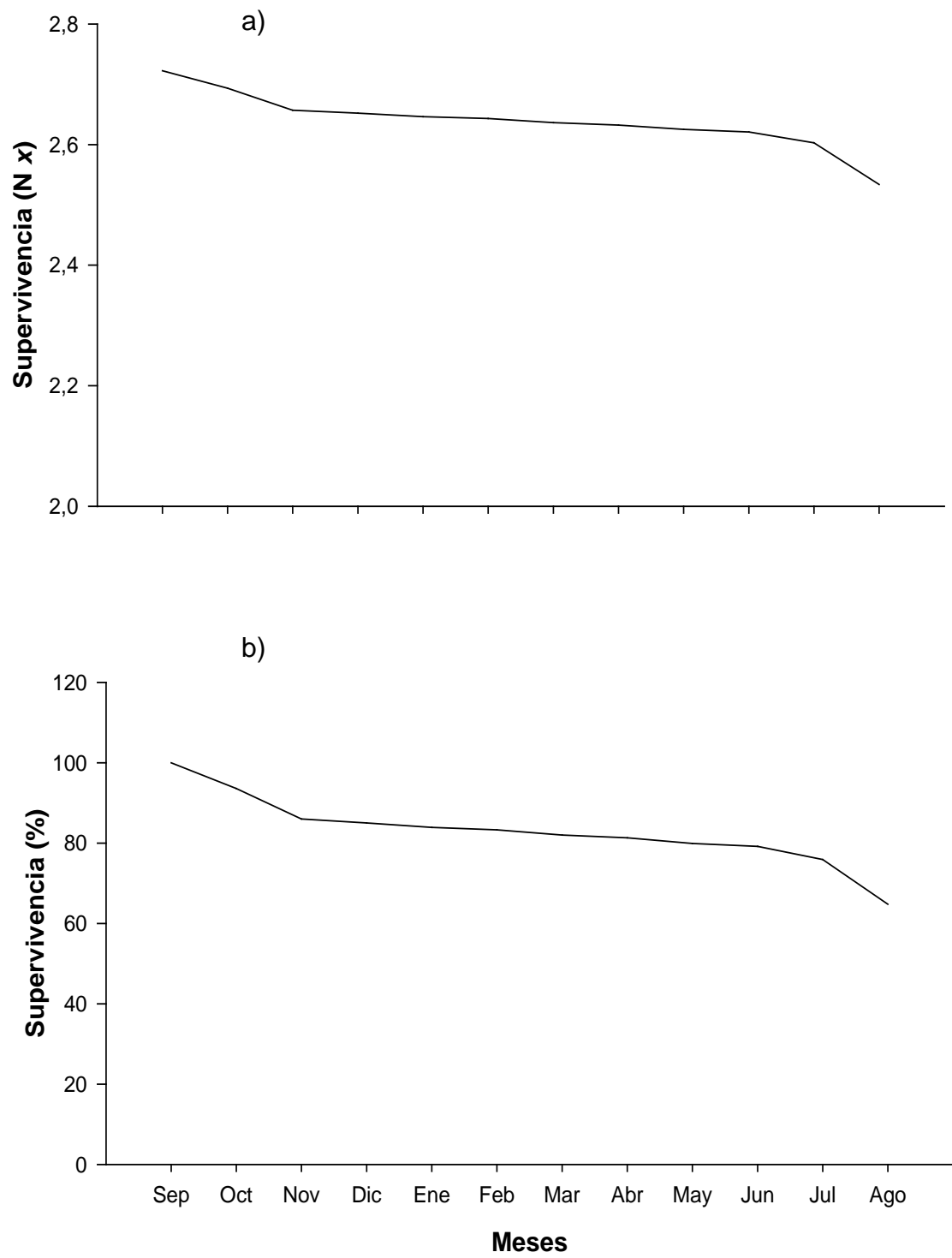


Figura 3.3. Curva de supervivencia de *Neobuxbaumia mezcalaensis*, a) supervivencia Log10 de N_x y b) supervivencia en porcentaje.

3.6.4. Crecimiento de plántulas

El crecimiento se determinó con la tasa absoluta (cm.año^{-1}) y la tasa relativa de crecimiento ($\%.\text{año}^{-1}$) (Hunt, 1982) con base en el primer registro de altura de octubre 2007 y al último registro del mes de agosto 2008. En el mes de octubre de 2007 el mayor número de individuos se encuentra en la categoría de 3-4 cm (Figura 3.4). Para el mes de agosto de 2008 el mayor número de individuos se concentra en la categoría de 4-5 cm. La altura promedio para las plántulas de *N. mezcalaensis* en el mes de octubre de 2007 y el mes de agosto de 2008; fue de 3.50 y 4.27 cm, respectivamente. El incremento medio anual en altura de las plántulas de *N. mezcalaensis* fue de 0.78 cm año^{-1} (Figura 3.5).

El incremento medio anual se relacionó con el tamaño de las plántulas. Por ejemplo, las plántulas con altura promedio de 2.6 cm, tienen un incremento de 0.43 cm año^{-1} y las que presentaron una altura promedio de 3.22 cm, registraron un incremento de 0.64 cm año^{-1} .

La mortalidad de las plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis* es similar a otras especies de cactáceas con tasas de mortalidad elevadas en los primeros estadios de desarrollo como *Echinocactus platyacactus* (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007), *Mammillaria magnimama* (López, 1999) y *Pterocereus gaumeri* (Méndez *et al.*, 2004).

La mortalidad de las plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis* se relaciono con el daño físico provocado por *Spermophilus adocetus* y con una menor humedad del suelo, mientras que para *Haageocereus pseudomelonostele* y *Melocactus peruvianis* el factor luz se presenta como el factor más importante en el establecimiento de las plántulas (Castro *et al.*, 2006)

En el Valle de Tehuacán México, la tasa de crecimiento poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala* fue de 0.979 y 0.994 para 1997/1998 y los periodos 1998/1999 respectivamente (Esparza-Olguín *et al.*, 2002). Las plántulas de *Echinocactus platyacactus* sufrieron alta

mortalidad. Los individuos que germinaron recientemente desaparecieron a pocos meses después de su emergencia. Esto podría ser resultado de la intolerancia a la sequía o puede ser consecuencia de la depredación por vertebrados o insectos (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

La tasa de mortalidad de las plántulas *Neobuxbaumia mezcalaensis* después de un año de estudio fue de 35.23 %, debido a la constante perturbación por *Spermophilus adocetus* y la pudrición de las plántulas durante los meses con alta humedad. Este mismo patrón se observó en *Pterocereus gaumeri* después de un año de estudio (Méndez *et al.*, 2004). Estos mismos autores encontraron que en tratamientos sin exclusión y con exclusión de depredadores el porcentaje de mortalidad fue de 88 y 64, respectivamente.

Neobuxbaumia mezcalaensis muestra una curva de supervivencia tipo II en la etapa de plántula, lo cual puede deberse a las distintas alturas que presentaba la especie, a la competencia por nutrientes debido a mecanismos densodependientes y también por las diferentes perturbaciones naturales y antropogénicas a las que está sujeta la especie. Se han reportado curvas de supervivencia tipo I y II para la misma especie dependiendo de los agentes de mortalidad presentes. Por ejemplo, Méndez *et al.*, (2004) mencionan que *Pterocereus gaumeri* presenta curvas de supervivencia tipo I en tratamientos cuando los depredadores no fueron excluidos, mientras que las plántulas tuvieron una curva de supervivencia tipo II en tratamientos con exclusión de depredadores.

El crecimiento de las plántulas de *N. mezcalaensis* al parecer se ve favorecido por el tamaño de las plántulas y por la permanencia de su microhabitat, lo cual está relacionado con las poblaciones de *Echinocactus platycantus* debido al intenso pastoreo (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

Otros factores pueden estar involucrados en los mecanismos de supervivencia de plántulas de *N. mezcalaensis*. Por ejemplo, en los individuos jóvenes de *Neobuxbaumia tetetzo* un factor importante para la supervivencia de plántulas es la radiación solar (Bravo-Mendoza *et al.*, 2007). Esta especie, tiene una incidencia promedio de radiación cercana a 80%, en distancias intermedias al centro del dosel de plantas nodrizas, lo cual favorece el crecimiento. Por su parte, Castro *et al.*, (2006) mencionan que para *Haageocereus pseudomelonostele* y *Melocactus peruvianis* las probabilidades de supervivencia se ven favorecidas por las condiciones de sombra y también señalan que el reclutamiento observado en el campo está mediado por la acción benéfica de las plántulas nodrizas en los primeros años de desarrollo. Particularmente, para *Neobuxbaumia mezcalaensis*, el síndrome nodricismo es un mecanismo necesario de evaluar.

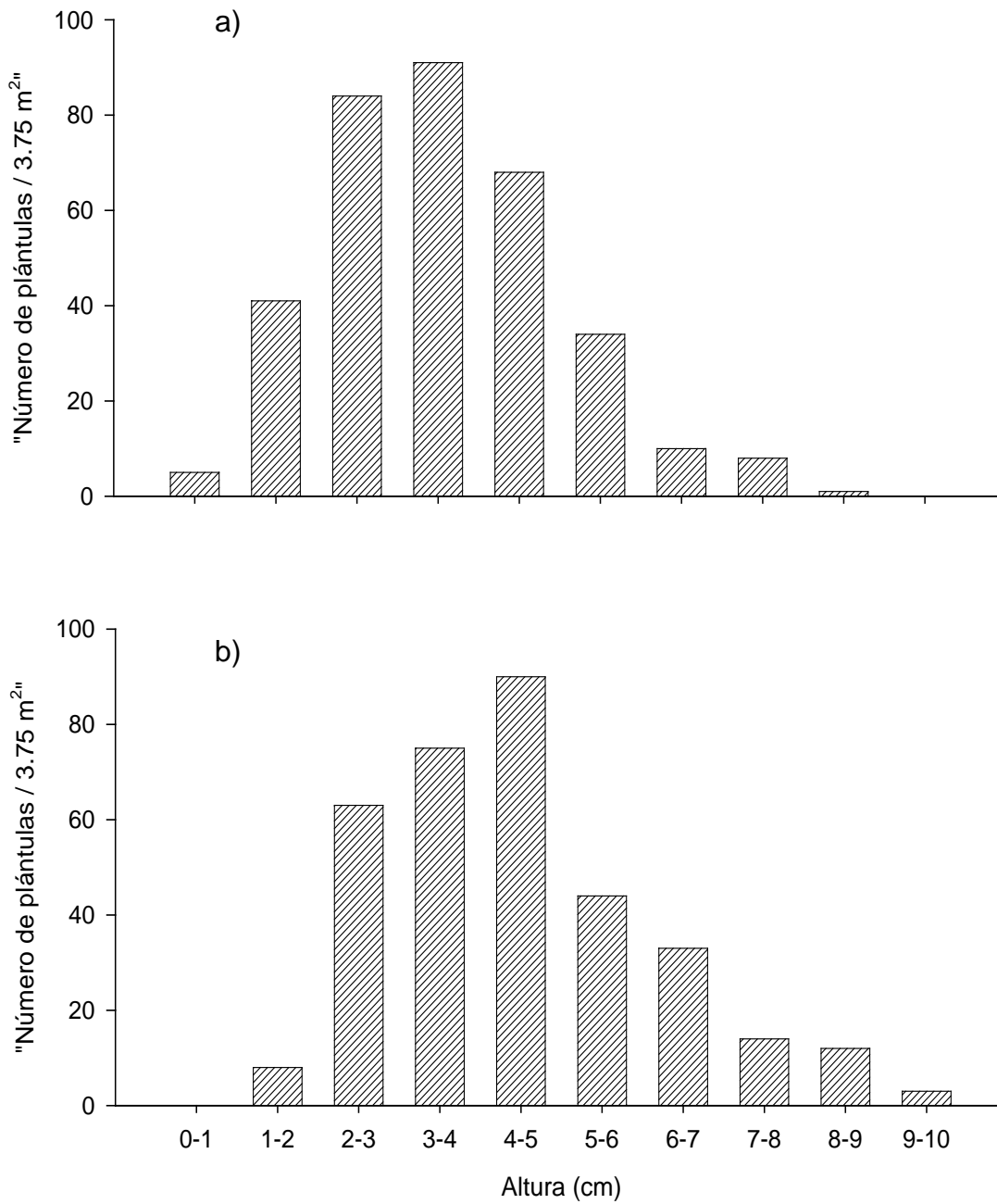


Figura 3.4. Distribución de alturas de plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis*, en a) octubre 2007 y b) agosto 2008 en La Cañada del Zopilote, Guerrero.

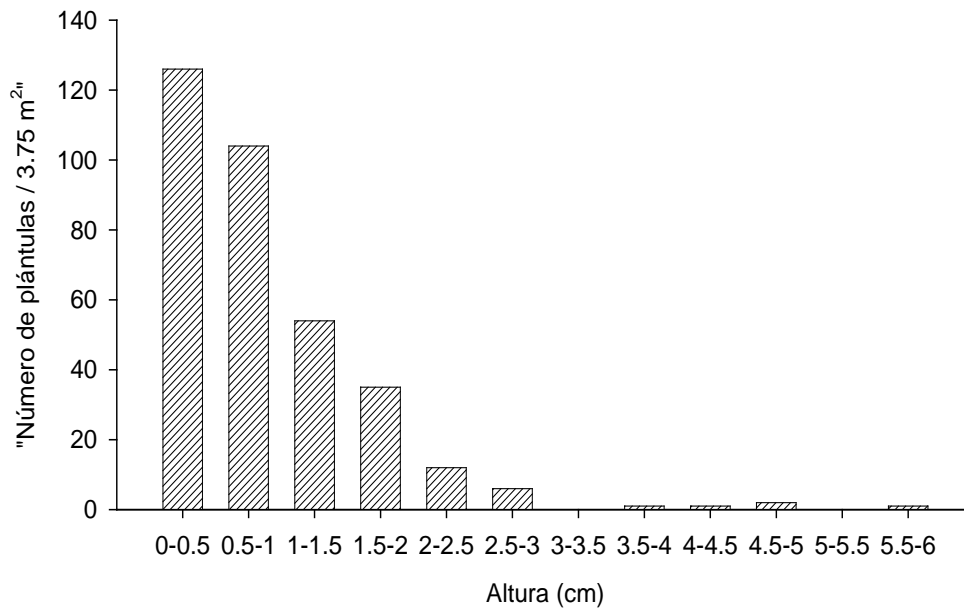


Figura 3.5. Incremento en altura de plántulas de *Neobuxbaumia mezcalaensis* de octubre 2007 a agosto 2008 en La Cañada del Zopilote, Guerrero.

3.7. Conclusiones

En el ciclo de vida de las cactáceas, una de las etapas más vulnerables es la de plántula, el exceso de radiación y las temperaturas elevadas asociadas constituyen el principal factor de mortalidad determinada principalmente por los altos niveles de sequía, la constante perturbación por *Spermophilus adocetus* y la pudrición. En *N. mezcalaensis*, las causas más probables de mortalidad de plántulas durante el primer año fueron, en orden de importancia el daño físico, la pudrición y la herbivoría.

El tipo de curva de supervivencia durante el primer año de vida de las plántulas de *N. mezcalaensis* pertenece al tipo II de Deevey (1947) que se caracteriza por presentar una tasa de mortalidad constante e independiente de la edad de sus individuos.

CAPÍTULO IV. CONCLUSIONES GENERALES

1. *Neobuxbaumia mezcalaensis* es una especie estructuralmente importante en la Cañada del Zopilote, Guerrero, dado los altos valores de Índice de Valor de Importancia Relativo. Su estructura diamétrica presentó una forma de campana (distribución normal), lo que significa que no existe alto reclutamiento de nuevos individuos a la población, a pesar de la relativa alta densidad de adultos. A mediano-largo plazo puede significar un riesgo para la permanencia de la especie en la región, sobretodo si no se controla el pastoreo por ganado vacuno y caprino que existe actualmente.
2. La estructura espacial de la población de *Neobuxbaumia mezcalaensis* se caracteriza porque sus individuos, tanto en estadio juvenil como adulto, presentan un patrón de distribución agrupado. Por otro lado, el patrón de correlación espacial entre juveniles y adultos es de independencia.
3. Los factores bióticos y abióticos que afectan el establecimiento de *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeb., son el daño físico, la pudrición y la herbivoría. Esta especie presentó una curva de supervivencia durante el primer año de vida de las plántulas de tipo II de Deevey (1947) que se caracteriza por presentar una tasa de mortalidad constante e independiente de la edad de sus individuos.

CAPÍTULO V. LITERATURA CITADA

- Álvarez-Aquino, C. 1997. Estudio poblacional de *Fagus mexicana* Martínez en Acatlán, Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Ver. 81 p.
- Álvarez, R., H. Godínez-Álvarez, U. Guzmán y P. Dávila. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. Bol. Soc. Bot. Méx. 75: 7-16.
- Ángeles-Pérez, G. y M. Sakimoto. 1999. Emergence disappearance processes and mortality factors of current-year seedlings of *Abies firma* in a natural *Abies-Tsuga* forest, Wakayama. Forest Research Kyoto 71:27-33.
- Antos J. A. y R. Parish. 2002. Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. Oecologia 130:126-135.
- Arreola-Nava, H. J. and T. Terrazas. 2004. *Stenocereus zopilotensis* Arreola-Nava and Terrazas (Cactaceae), a new species from Mexico. Brittonia 56: 96-100.
- Arriaga, L., J. M. Espinosa, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (Coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.
- Arroyo-Cosultchi, G. 2007. Variación morfométrica de *Neobuxbaumia mezcalansis* y *N. multiareolata* (Pachycereae, Cactaceae). Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 83 p.
- Ayala-Cordero, G., T. Terrazas, L. López-Mata y C. Trejo. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckei* seedlings under soil water deficit conditions. Journal of Experimental Botany 57(12):3165-3174.

- Besag, J. 1977. Contribution to the discussion on Dr Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society B* 39: 193-195.
- Besag, J. and P. J. Diggle. 1977. Simple Monte Carlo test for spatial pattern. *Applied Statistics* 26: 327-333.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México. Vol. I.* Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F 443 p.
- Bravo-Mendoza, M., A. Espinosa-Cantú, I. Castellanos-Vargas y Z. Cano-Santana. 2007. Tamaño de *Neobuxbaumia tetetzo* y longitud de sus espinas apicales en un gradiente de luz bajo *Mimosa luisina*, un arbusto nodriza. *Acta Botánica Mexicana* 79: 69-80.
- Castro, C. V., P. R. Eyzaguirre y S. A. Ceroni. 2006. Supervivencia de plántulas de *Melocactus peruvianus* Vaupel y *Haageocereus pseudomelanostele* Subsp. *aureispinus* (Rauh & Backeberg) Ostolaza, en condiciones experimentales. Cerro Umarcata, Valle del Río Chillón, Lima. *Ecología Aplicada* 5: 1726-2216
- CFE. 1987. Boletín climatológico. Comisión Federal de Electricidad. No 17. Años, 1981-1985.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología UNAM, Agrupación Sierra Madre. S. C. 847 p.
- Camarero, J.J. y E. Gutiérrez. 1999. Estructura, patrón espacial y regeneración de una población de *Pinus uncinata* Ram. en su límite occidental de distribución. *Zubia* 17: 99-153.
- Cullen, L. E., G. H. Stewart, R. P. Duncan y J. G. Palmer. 2001. Disturbance and climate warming influences on New Zealand *Nothofagus* tree-line population dynamics. *Journal of Ecology* 89:1061-1071.

- Collins, S. L. y R. E. Good. 1987. The seedling regeneration niche: habitat structure of tree seedling in an oak-pine forest. *OIKOS* 48:89-98.
- Cornett, M. W., P. B. Reich, K. J. Puettmann and L. E. Frelich. 2000. Seedbed and moisture availability determine safe sites for early *Thuja occidentalis* (Cupressaceae) regeneration. *American Journal of Botany* 87: 1807-1814.
- Cruz-Rodríguez, J. A. y L. López-Mata. 2004. Demography of the seedling bank of *Manilkara zapota* (L.) Royen, in a subtropical rain forest of Mexico. *Plant Ecology* 172: 227-235.
- Curtis, J. T. and R. P. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.
- Deevey, E. S., Jr. 1947. Life Tables for Natural Populations of Animals. *Quart. Rev. Entomol.* 22: 283-314.
- De Viana, M. L. 1996-1997. Distribución espacial de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en relación al espacio disponible y al banco de semillas. *Revista Biol. Trop.* 44/45: 95-103.
- De Viana, M. L., N. Acreche, R. Ar y L. Morafla. 1990. Población y asociaciones de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en Los Cardones, Argentina. *Revista Biol. Trop.* 38: 383-386.
- De Viana, M. L., S. Sihring y B. E J. Manly. 2001. Application of randomization methods to study the association of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) with potential nurse plants. *Plant Ecology.* 156: 193-197.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103: 349-359.

- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Fisher, M. 2000. Software available for sophisticated spatial statistics. University of the South Pacific, Suva, Fiji.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen: para adaptarlo a las condiciones de la Republica Mexicana. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 250 p.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forest. In: Bullock, S. H., H. A. Mooney and E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge. pp; 146-194.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge. 286 pp.
- Godínez-Ibarra, O. 2007. Dinámica de la regeneración de *Fagus grandifolia* Ehrh. Subs. *mexicana* (Martínez) E. Murray en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. Tesis Doctorado en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México. 94 p.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde and P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in Cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173-203.
- Goreaud, F., B. Courbaud and F. Collinet. 1999. Spatial structure analysis applied to modelling of forest dynamics: a few examples In: A. Amaro & M. Tomé (Eds.), *Proceeding of the IUFRO workshop, Empirical and process based models for forest tree and stand growth simulation, 20-26 September 1997, Oeiras, Portugal*. Novas Tecnologias. 155-172.

- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic, Press. New York. USA. 892 p
- Harper, J. L. y J. White. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- Hirayama, K. and M. Sakimoto. 2003. Regeneration of *Cryptomeria japonica* on a sloping topography in a cool-temperate mixed forest in the snowy region of Japan. *Can. J. For. Res.* 33: 543-551.
- Howe, H. F. 1989. Scatter and clump dispersal and seedling demography hypothesis and implications. *Oecología*. 79: 417-426.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- Hubbell, S. P. y R. B. Foster. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque tropical. *Revista de Biología Tropical* 35: 7-22.
- Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves. A functional approach to plant growth analysis*. Ed. Edward Arnold Limited. London. Pp. 121-144.
- Hutto, R. L., J. R. McAuliffe y L. Hogan. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*) Southw. *Naturalist* 31: 469-476
- INEGI. 1984. Carta topográfica 1 50000, Xochipala - E14C18. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática.
- INEGI. 1991. Carta Geológica. 1 250000. Chilpancingo E14-8. Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática.

- Janzen, D. H. 1988. Tropical Dry Forest: The most endangered major tropical ecosystem. In: E. O. Wilson (ed.). Biodiversity. National Academy Press Washington EUA pp. 130-137.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Jarillo-Hernández, M. 2006. Estructura, distribución espacial y regeneración de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Zacualtipán, Hidalgo. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 54 p.
- Jiménez-Sierra, C., M. C. Mandujano y L. E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus plantyacantus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* 135: 278-292.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología: Estudio de la Distribución y la Abundancia*. 2ª. Ed. Harla, México. 752 p.
- Larrea-Alcázar, D. M. y P. J. Soriano. 2008. Columnar cacti-shrub relationships in an Andean semiarid valley in western Venezuela. *Plant Ecology* 196: 153-161.
- Larrea-Alcázar, D. M., J. J. Murillo, C. J. Figueredo y P. J. Soriano. 2008. Spatial associations between two globose cacti and two dominant mimosoid bushes in a tropical semiarid enclave. *Ecotropicos* 21(2):97-105.
- Leirana-Alcocer, J. and P. Parra-Tabla. 1999. Factor affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, and endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments* 41: 421-428.

- Linzaga-Román, B. 2010. Estructura espacial y demografía de plántulas de *Pachycereus weberi* (Coul.) Backeb. En la Cañada del Zopilote, Guerrero. Tesis de Maestría. Postgrado Forestal, Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. (datos no publicados).
- López, R., S. Valdivia, N. Sanjinés y D. de la Quintana. 2007. The role of nurse plants in the establishment of shrub seedlings in the semi-arid subtropical Andes. *Oecologia* (2007) 152:779–790.
- López, V. M. 1999. Dinámica poblacional de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Maestría. UNAM. Facultad de Ciencias. División de Estudios de Posgrado. México D.F. 96 p.
- Lotwick, H. W and B. W. Silverman. 1982. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society B* 44: 406-413.
- Loza-Cornejo, S., T. Terrazas, L. López-Mata y C. Trejo. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* 28: 83-89.
- Luna-Morales, C. y J. Aguirre. 2001. Clasificación tradicional, aprovechamiento y distribución ecológica de la Pitaya Mixteca en México. Asociacion Interciencia: Caracas, Venezuela 26 18-24.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. In: S. H. Mooney y E. Medina (Eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 399-422.
- Mancera, O. R., M. J. Ordoñez & R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican forest: current situation and longterm scenarios. *Climate Change* 35: 265-295.
- Margalef, R. 1982. *Ecología*. Omega. Barcelona, España. 951 pp

- Martínez-Ávalos, J. G. 1999. Determinación del estado actual de cinco especies de cactáceas amenazadas del estado de Tamaulipas, México. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Instituto de Ecología y Alimentos. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. H149. México D. F.
- Martínez, G. M., R. Cruz, J. F. Castrejón, S. Valencia, J. Jiménez y C. A. Ruiz-Jiménez. 2004. Flora Vascular de la porción Guerrerense de la Sierra de Taxco, Guerrero, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 75: 105-189.
- Martínez, D., A. Flores-Martínez, F. López y G. Manzanero. 2001. Aspectos ecológicos de *Mammillaria oteroi* Glass & R. Foster en la región mixteca de Oaxaca, México. Cact. Suc. Mex. 46: 32-39.
- Martínez-Ramos, M. y E. R. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 56: 121-153.
- Martínez, J. G., H. Suzán y C. A. Salazar. 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. Cact. Suc. Mex. 38: 30-38.
- Martínez, J. G., H. Suzán y C. A. Salazar. 1994. Aspectos ecológicos y demográficos de *Neolloydia pseudopectinata* (Backeberg) E. F. Anderson. Cact. Suc. Mex. 39: 27-33.
- Marriott F., H. C. 1979. Barnard's Monte Carlo test : how many simulations? Applied Statistics 28: 75-77.
- Méndez, M., A. Dorantes, G. Dzib, J. Argáez y R. Durán. 2006. Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán, México. Bol. Soc. Bot. Méx. 79: 33-41.

- Méndez, M., R. Durán, I. Olmsted and K. Oyama. 2004. Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *Biotropica* 36(4): 492-502.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México V. Rangos de la vegetación de la Cuenca del río de las Balsas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 8 (1-4): 95-114.
- Moles, T. A. y M. Westoby. 2004. What do seedling die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* 106: 193-199.
- Nanami, S., H. Kawaguchi, and T. Yamakura. 1999. Dioecy-induced spatial patterns of two codominant tree species, *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculate*. *Journal of Ecology* 87: 678-687.
- Nobel, P. S. 1994. Remarkable Agaves and Cacti. Oxford University press, New York, 166 p.
- Odum, E. P. 1986. Fundamentos de Ecología. Interamericana. México. 422 p.
- Pedraza-Pérez, R. A. y G. Williams-Linera 2005. Condiciones de microhabitat para la germinación y establecimiento de dos especies de árboles del bosque mesófilo de montaña en México. *Agrociencia* 39: 457-467.
- Peralta, G. S. 1995. El Cañón del Zopilote, área Papalotepec. En Diego-Pérez, N y R. M. Fonseca (eds.) *Estudios Florísticos en Guerrero*. No 5. Prensas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 37 p.
- Pham, T. A., L. De Grandpré, S. Gauthier and Y. Bergeron. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Can. J. For Res.* 34: 353-364.
- Pielou, E. C. 1977. *Mathematical ecology*. Wiley, New York. 385 p.

- Reyes-Olivas, A., E. García-Moya y L. López-Mata. 2002. Cacti–shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments* 52: 431–445.
- Ripley, B. D. 1977. Modeling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 39:172-212.
- Rojas-Aréchiga, M. y C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination: A review. *Journal of Arid Environments* 44: 85-104.
- Rojas-Aréchiga, M., A. Casas y C. Vázquez-Yanes. 2001. Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 49: 279-287.
- Rozas, V. y J. A. Fernández P. 1998. Patrones espaciales de tamaño y mortalidad del roble (*Quercus robur* L.) en un bosque del litoral de Cantabria, España. *Orsis* 13:79-90
- Ruedas, M., T. Valverde y J. A. Zavala-Hurtado. 2006. Analysis of the factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in their degree of rarity. *Acta Oecologica* 29: 155-164.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México. 431 p.
- Sakai, A. K. and N. L. Oden. 1983. Spatial patterns of sex expression in silver maple (*Acer saccharinum* L.): Morisita's index and spatial autocorrelation. *American Naturalist* 122: 489-508.
- Sarukhán, J. 1979. Demographic problems in tropical systems. *Demography and Evolution in Plant Populations*. O. Solbrig (Ed.). Blackwell's. Oxford. Pp. 161-188.
- Shibata, M. y T. Nakashizuka. 1995. Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology* 76: 999-1108.

- Silvertown, J. 1987. Introduction to plant Population Ecology. Second edition. Longman Scientific and Technical. 229 p.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Solbrig, O. T. 1980. Demography and Evolution in Plant Populations. Botanical Monographs 15. University of California Press, Berkeley.
- Sortibrán, L., C. Tinoco Ojanguren, T. Terrazas y A. Valiente-Banuet. 2005. Does cladode inclination restrict microhabitat distribution for *Opuntia puberula*? *American Journal of Botany* 92: 700-708
- Takeuchi, Y., T. Kenta and T. Nakashizuka. 2005. Comparison of sapling demography of four dipterocarp species with different seed-dispersal strategies. *For. Ecol. Manage.* 208: 237-248.
- Toledo, M. C. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Guerrero (México). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 182 pp.
- Trejo, I. 1998. Distribución y Diversidad de Selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis Doctoral. División de estudios de Posgrado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 206 p.
- Trejo, I. and R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.

- Valiente-Banuet, A., Vite, F. & J. A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2: 11-14.
- Valiente-Banuet, A. and E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., M. del Coro Arizmendi, A. Rojas-Martinez & L. Dominguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M. C. Arizmendi y P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, M. C. Arizmendi and P. Dávila. 1997b. Pollination biology of two winter- blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341.
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, A. Casas, H. Godínez-Álvarez, C. Silva and P. Dávila. 2002. Biotic interactions and population dynamics of columnar cacti. In Fleming, T. H. and A. Valiente-Banuet (eds.) *Columnar Cacti and their Mutualists: Evolution, Ecology, and Conservation*. University of Arizona Press. Tucson. Pp. 225-240.

- Valverde, T., M. L. Trejo y S. Castillo. 1999. Patrón de distribución y abundancia de *Mammillaria magnimamma* en la reserva del Pedregal de San Ángel, México D. F. Cact. Suc. Mex. 44: 64-74.
- Vela-Correa, G., B. E. Vázquez-Martínez, Ma. de L. Rodríguez-Gamiño y I. V. Domínguez-Rubio. 2007. Caracterización edáfica de sitios con regeneración natural de *Pinus montezumae* Lamb. en el volcán La Malinche, México. Agrociencia 41: 371-382.
- Wang, Z. F., S. L. Peng, S. Z. Liu and Z. Li. 2003. Spatial pattern of *Cryptocarya chinensis* life stages in lower subtropical forest, China. Bot. Bull. Acad. 44: 159-166.
- Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest tree. Ecology 70: 536-538.
- Zenteno-Ruiz, F. R., R. P. López y D. M. Larrea-Alcázar. 2009. Patrones de distribución espacial de *Parodia maassii* (Heese) A. Berger (Cactaceae) en un semidesierto de los Andes subtropicales, la Prepuna. Ecología en Bolivia 44(2):17-26.