

# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS  
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES



**“Patrones de distribución de Cactáceas  
en El Huizache, San Luis Potosí, México”**

---

TESIS

que para obtener el título de:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

Presenta:

**VANESSA HUIZAR HARO**

Las Agujas, Zapopan, Jalisco, agosto de 2013



**Universidad de Guadalajara**  
**Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias**  
*Coordinación de Titulación y Carrera de Licenciatura en Biología*

1464/ C. C. BIOLOGÍA

C. VANESSA HUIZAR HARO

PRESENTE

Manifestamos a usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de: **Tesis e informes** opción Tesis con el título: "**Patrones de distribución de Cactáceas en El Huizache, San Luis Potosí, México**" para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicho trabajo al: **Dr. Fco. Martín Huerta Martínez** y como asesor al: **Dr. Alejandro Muñoz Urias**.

Sin más por el momento, le envío un afectuoso saludo.

ATENTAMENTE  
"PIENSA Y TRABAJA"  
"2009, AÑO DEL BICENTENARIO DE CHARLES DARWIN"  
Las Agujas, Zapopan., 18 de marzo del 2009.

**DR. FRANCISCO MARTÍN HUERTA MARTÍNEZ**  
**PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN**



COORDINACIÓN DE LA CARRERA DE  
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**M en C. GLORIA PARADA BARRERA**  
**SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN**

Dra. Teresa de Jesús Aceves Esquivias  
Presidente del Comité de Titulación  
Licenciatura en Biología CUCBA  
Presente

Nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación, modalidad tesis, con el título: "Patrones de distribución de Cactáceas en El Huizache, San Luis Potosí, México" que realizó la pasante VANESSA HUIZAR HARO con número de código 397110395 consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión.

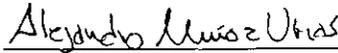
Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

Atentamente

Las Agujas, Zapopan., a 18 de abril de 2013



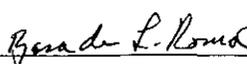
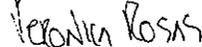
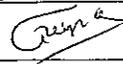
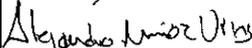
Dr. Francisco Martín Huerta Martínez  
Director de tesis



Dr. Alejandro Muñoz Urias  
Asesor de la Tesis

COMITE DE  
TITULACION



Nombre completo de los Sinodales asignados por el Comité de Titulación	Firma de aprobado	Fecha de aprobación
Dra. Rosa de Lourdes Romo Campos		19/04/13
M.C. Verónica Carolina Rosas Espinoza		19/04/13
M.C. Oscar Francisco Reyna Bustos		19/04/2013
Supl. Dr. Alejandro Muñoz Urias		19/04/2013



## AGRADECIMIENTOS

Dedico este trabajo con especial cariño a mis hijos Isabella, Santiago, Natalia<sup>†</sup> y Olivia<sup>†</sup> que me inspiraron a terminar este ciclo en mi vida.

Agradezco a mi madre, por su apoyo incondicional, su amor, todas las oportunidades que me ha dado en la vida, su paciencia y su certera compañía.

A mi padre, por alentarme y enseñarme que diario se puede empezar, pero que hay un día para terminar.

En especial a mi director de tesis, tutor de carrera y amigo Dr. Francisco Martín Huerta Martínez por todas las facilidades, apoyo y asesoría para hacer este trabajo, pero sobre todo por su paciencia y creer en mí.

A mi asesor Dr. Alejandro Muñoz Urias, por su valiosa aportación y sus comentarios oportunos para mejorar este trabajo.

A mis sinodales, M.C. Verónica Carolina Rosas Espinoza, M.C. Oscar Francisco Reyna Bustos y Rosa de Lourdes Romo Campos, por su espera, paciencia y acertadas intervenciones en este trabajo.

A mis padrinos y tíos que me apoyaron en la carrera y que han velado por mí desde el día que nací, Rosa y Guillermo, han sido unos padres para mí y la compañía más divertida de mi vida.

A mi más incondicional amiga y hermana Ana Fabiola, que siempre ha creído en mí y ha estado a cualquier hora de la vida, desde que empezamos juntas esta carrera.

# ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	4
ANTECEDENTES	6
Origen y evolución de las cactáceas	8
Distribución geográfica	9
Características generales de la familia	10
Adaptaciones morfológicas y fisiológicas a la aridez	11
JUSTIFICACIÓN	12
OBJETIVOS	13
MÉTODO	14
Área de estudio	14
<i>Fisiografía y tipos de suelo</i>	15
<i>Clima</i>	15
<i>Vegetación</i>	15
Muestreos y su ubicación	18
Análisis de datos	19
<i>Ordenación</i>	19
<i>Estimación de diversidad <math>\alpha</math></i>	20
<i>Estimación de diversidad <math>\beta</math></i>	21
RESULTADOS	23
Ordenación de las comunidades de cactáceas	23
Diversidad $\alpha$	27
Diversidad $\beta$	29
DISCUSIÓN	31
Factores que regulan la distribución de las cactáceas	31
Diversidad $\alpha$	37
Diversidad $\beta$ (tasa de reemplazo de especies)	38
CONCLUSIONES	41
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Árbol simple de máxima parsimonia que representa la filogenia de diversos órdenes	9
Figura 2. Ubicación geográfica de El Huizache, San Luis Potosí, México	14
Figura 3. Ordenación de Bray-Curtis con sitios (▲, Δ, ■, □, ●) y variables ambientales (→) en El Huizache, San Luis Potosí, México	25

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Resultados del análisis de sitios discordantes de la matriz de abundancia de cactáceas en el Huizache, San Luis Potosí	23
Cuadro 2. Resultados de la ordenación de Bray-Curtis con variables ambientales y datos de cobertura de especies perennes transformados por el método de "suavizamiento de Beals" (Beals' Smoothing) en El Huizache, San Luis Potosí	23
Cuadro 3. Coeficientes de correlación de las variables ambientales y los ejes de ordenación, derivados de la ordenación de Bray-Curtis para datos de las cactáceas y variables ambientales	24
Cuadro 4. Coeficientes de correlación de las especies con los tres primeros ejes de ordenación mediante una ordenación de Bray-Curtis con datos de El Huizache, San Luis Potosí	25
Cuadro 5. Valores de riqueza (S), equidad (E) y diversidad de Shannon (H), y sus promedios para los 5 grupos de sitios formados por la ordenación de Bray-Curtis	27
Cuadro 6. Resultados del ANOVA realizado para los cinco grupos de sitios y sus valores de índice de diversidad de Shannon-Weiner	29
Cuadro 7. Coeficientes de correlación entre la diversidad y las variables del medio	29
Cuadro 8. Valores de diversidad beta (por encima de la diagonal) e índice de Jaccard (por debajo de la diagonal) entre los grupos de sitios derivados del análisis de ordenación de Bray-Curtis	30

## INTRODUCCIÓN

Las cactáceas son una peculiar familia de angiospermas que están casi restringidas al continente americano, excepto por *Rhipsalis baccifera* (J. S. Muell.) Stearn, el cual también es encontrado en África y Asia. México posee la mayor riqueza de especies de cactus, con 586, seguido por Brasil, Argentina, Bolivia y Perú (Ortega-Baes *et al.*, 2010). Estas plantas han llamado la atención de pobladores locales, naturalistas e investigadores, por sus características particulares; algunas de las especies se han usado como alimento para consumo humano y para el ganado; el aspecto de sus flores y sus tallos ha hecho que sean usadas como ornamentales y sus adaptaciones fisiológicas y morfológicas (las cuales les permiten sobrevivir en ambientes con condiciones de estrés) han sido de interés para los investigadores.

Los trabajos más recientes que contribuyen al conocimiento de estas plantas incluyen aspectos sobre su distribución geográfica (Hernández y Bárcenas, 1995 y 1996; Hernández *et al.*, 2001; Ortega-Baes *et al.*, 2010), pero particularmente sobre especies raras o endémicas.

La distribución ecológica de las cactáceas no ha sido estudiada a gran detalle; sin embargo, se conoce la relación entre el tipo de sustrato y las preferencias de ciertas especies, lo que se conoce como el fenómeno calcícola-calcífuga, que fue analizado por Del Castillo (1996). Así mismo, se sabe que la temperatura es un factor crítico para el establecimiento de plántulas, lo que determina que estas especies posean eventos raros de repoblamiento natural (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Las cactáceas, a pesar de ser una familia que no se restringe exclusivamente a hábitat secos, sí presentan una cierta preferencia por crecer y desarrollarse en estos ambientes (como en los desiertos o semidesiertos), por lo que se esperaría una distribución ecológica relacionada con factores que implican algún tipo de estrés, lo que les ha permitido evolucionar hacia una especialización de hábitat (Huerta-Martínez *et. al.*, 2004).

Las especies de cactáceas en la región de El Huizache\* presentan un patrón de distribución diferencial, por lo que la hipótesis de este estudio propone que a pesar de tratarse de un grupo de especies que ha evolucionado en este ambiente que de manera general es muy semejante (a mesoescala), son distintas las combinaciones de factores ambientales que cada una de ellas requiere, lo que podría explicar su distribución ecológica y abundancia y, por tanto, la formación de distintos ensamblajes de especies.

El Huizache es una de las 155 regiones terrestres prioritarias para la conservación biológica en México, de acuerdo con los criterios de Arriaga *et al.* (2000). La zona es relevante debido a que funge como un corredor biológico entre sectores importantes del Desierto Chihuahuense y como centro vital de origen y diversificación de la familia Cactaceae (Hernández *et al.*, 2001), además del elevado deterioro de su hábitat, el cual ha alcanzado hasta un 30% (Huerta-Martínez, 2002).

---

\* Esta región se ubica en el estado de San Luis Potosí, en México.

## ANTECEDENTES

Los trabajos que versan sobre la relación suelo-vegetación son variados; para zonas semisecas se encuentra el de Rzedowski (1965), el cual describe la vegetación del estado de San Luis Potosí y expone la relación entre ésta y los diversos factores ambientales, entre los que destaca el suelo. Más recientemente, Huerta-Martínez *et al.* (2004) dilucidaron las variables físico-químicas relacionadas con la vegetación de ambientes semisecos de una porción de San Luis Potosí.

Sin embargo, los estudios sobre la distribución ecológica de las cactáceas son escasos; entre éstos se localiza el de Del Castillo (1996), quien documentó la preferencia de las especies de cactáceas por el tipo de sustrato y resaltó el fenómeno calcícola-calcífuga. El autor plantea que muchas de las especies del género *Opuntia*, del subgénero *Platyopuntia* de porte arborecente, son marcadamente calcífugas; mientras que el subgénero *Cylindropuntia* parece ser menos selectivo al sustrato. Las candelabriformes poseen especies calcícolas (*v. gr.* *Cephalocereus senilis*, *Neobuxbaumia tetezto* y *Pachycereus hollianus*, entre otras); para el caso de las globosas calcícolas, la especie con mayor distribución y marcada preferencia es *Echinocactus platyacanthus*, mientras que el género *Ferocactus* posee especies marcadamente calcícolas (*F. glaucescenses*, *F. pilosus* y *F. pringlei*), pero también calcífugas (*F. histrix* y *F. latispinus*).

Godínez-Álvarez y Ortega-Baes (2007) documentaron que los patrones de diversidad de cactáceas pueden estar afectados por factores ambientales (como la precipitación y la

temperatura), que se presentan en algunas regiones de México. Otros trabajos (Brum, 1973; Gibson y Nobel, 1986; Flores y Yeaton, 2003) han demostrado que la variabilidad en algunos factores ambientales puede disminuir la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción de las cactáceas, además de limitar su distribución y los patrones de abundancia.

Ortega-Baes *et al.* (2010) han documentado que la precipitación es el principal factor que afecta la emergencia de las plántulas y la sobrevivencia, y que las variaciones espaciales y temporales en ese factor explican los patrones de establecimiento de las cactáceas.

Algunos trabajos que han evaluado los factores bióticos y abióticos relacionados con la distribución local o regional de las cactáceas son los de Del Castillo (1996), Huerta-Martínez y Escobar-Santos (1998 a, b) y Zavala y Valverde (2003).

Este grupo de plantas ha llamado la atención desde diversos puntos de vista: han sido estudiadas desde su valor económico (Pimienta-Barríos, 1990 y Arreola-Nava, 1997); se ha hecho hincapié en las adaptaciones tanto anatómicas como morfológicas y fisiológicas (Jiménez-López *et al.*, 1995 y De la Barrera-Montpellier, 1997); se han realizado estudios sobre relaciones ecológicas y demografía o algún aspecto de ecología de poblaciones (Del Castillo, 1996; Huerta-Martínez y Escobar-Santos, 1998 a y b).

Acerca de su distribución geográfica, las evidencias más recientes son presentadas por Hernández y Bárcenas (1995, 1996) y Hernández *et al.* (2001); Godínez-Álvarez y Ortega-Baes (2007) se enfocan a analizar los patrones de distribución de las especies raras o endémicas y, finalmente, sobre la distribución ecológica, las aportaciones más recientes son hechas por Del Castillo (1996), Huerta-Martínez *et al.* (1999), Huerta-Martínez y Escobar-Santos (1998 a), Cota-Sánchez, (2002), Zavala y Valverde (2003) y Ortega-Baes *et al.* (2010).

## Origen y evolución de las cactáceas

Con mínimas evidencias en el registro fósil, las cactáceas son consideradas por los especialistas (Gibson y Nobel, 1986; Leuenberger, 1986) como un grupo natural que ha evolucionado en los últimos 80 a 60 millones años, a partir de formas no suculentas, con hojas simples arregladas de manera helicoidal y con un tipo de fotosíntesis  $C_3$ , que desarrollaban madera (xilema secundario), con polen y semillas morfológicamente semejantes a otras familias relacionadas e incluidas en el mismo orden *Caryophyllales* y flores con tépalos y carpelos separados (Arias, 1993).

Se cree que se originaron en la zona tropical seca de América del Sur. El género *Pereskia* presenta varias de esas características, por lo que es considerado el más primitivo entre las cactáceas actuales y posiblemente a partir de formas parecidas a las pereskias se encuentra el ancestro común (Nyffeler, 2002).

Las cactáceas se han diversificado en un considerable número de especies y formas de vida; se han establecido en varios ecosistemas, aunque se postula que tal hecho se vio favorecido por la aparición de zonas áridas y semiáridas, con lo que adquirieron varias adaptaciones morfológicas, fisiológicas y reproductivas. Los procesos de hibridación y poliploidía también han jugado un papel importante en la evolución de la familia (Mauseth, 1990; Arias, 1993).

Filogenéticamente, la familia Cactaceae se encuentra ubicada en el orden *Caryophyllales*. De hecho, estudios moleculares filogenéticos indican que las portulacáceas son el grupo hermano de las cactáceas (Cuénoud *et al.*, 2002; Nyffeler, 2007) (figura 1).

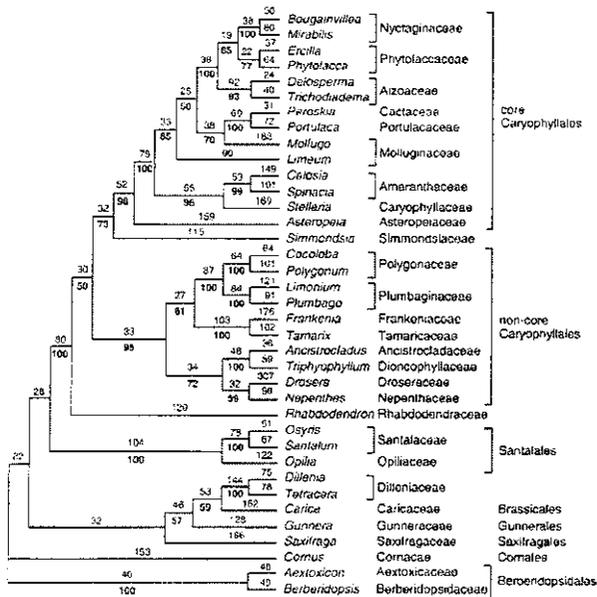


Figura 1. Árbol simple de máxima parsimonia que representa la filogenia de diversos órdenes, entre ellos las Caryophyllales al que pertenecen las cactáceas (representadas por *Pereskia*) y las Portulacaceae (representadas por *Portulaca*) (tomado de Cuénoud *et al.*, 2002).

## Distribución geográfica

Las cactáceas constituyen un grupo de plantas nativas del continente americano, ya que se extienden ampliamente por todo el Nuevo Mundo. El total de especies que se estima de esta familia es aun controversial, ya que Hunt (2006) considera 1,427 especies, lo cual es corroborado posteriormente por Ortega-Baes *et al.* (2010); pero Hernández-Hernández *et al.* (2011) afirman que hay más de 1,450 especies pertenecientes a ca. de 127 géneros.

Es la familia más distintiva de plantas en las zonas áridas de México. De acuerdo con los antecedentes taxonómicos más recientes (Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2000), México incluye

48 géneros y cerca de 570 especies. En trabajos previos (Hernández y Godínez, 1994; Hernández y Bárcenas, 1995, 1996) se sugirió que la región del Desierto Chihuahuense es el principal centro de distribución de las cactáceas mexicanas. Centros secundarios están en el Desierto de Sonora (Sonora, Baja California y Baja California Sur), en el Valle de Tehuacán y Cuicatlán (Puebla y Oaxaca), en la región Mixteca (Puebla y Oaxaca), en el extremo sur del Istmo de Tehuantepec (Oaxaca) y en la Cuenca del Balsas (Guerrero y Michoacán).

### **Características generales de la familia**

Cactus es el nombre latino del vocablo griego *Kaktos*, que significa cardo. Con esta palabra se designa por lo común a las plantas que tienen espinas y tallos suculentos o jugosos, aunque no todas pertenecen a la familia botánica de las cactáceas (Bravo-Hollis, 1978).

Estas plantas se pueden identificar por la presencia de areolas en sus tallos. La areola es una estructura de aspecto algodonoso de donde surgen fibras lanosas, cerdas, espinas, flores y frutos. Es una yema de tejido meristemático, esto es, un grupo de células no diferenciadas con toda la capacidad para generar cualquier tipo de órgano (Bravo-Hollis, 1978).

Las plantas de la familia Cactaceae son perennes, cuya vida dura más de dos años por tiempo indefinido, según la especie. Los individuos más viejos llegan a vivir 150 años o quizá más. Algunas especies alcanzan su madurez a los dos o tres años, mientras a otras les toma varios lustros. Son plantas dicotiledóneas, lo que significa que sus semillas tienen dos hojas embrionarias (Arreola-Nava, 1997).

## Adaptaciones morfológicas y fisiológicas a la aridez

Las cactáceas poseen características morfológicas y fisiológicas que les han permitido colonizar exitosamente los ambientes cálidos y áridos: tallos suculentos capaces de almacenar y conservar agua, sustitución de hojas por espinas que además de protección les permiten reflejar parte de la luz solar directa, y desarrollo del metabolismo CAM, que les posibilita realizar la fotosíntesis durante la noche, evitando la apertura de los estomas durante el día y, con ello, la pérdida de agua por transpiración.

Estas características de las cactáceas se expresan en una gran diversidad de formas y colores que las han hecho sumamente atractivas para los colectores y cultivadores, por lo que tienen gran demanda en el mercado de las plantas ornamentales, tanto a nivel nacional como internacional (Sánchez-Mejorada, 1982). Diferentes especies de cactáceas han sido consideradas como modelos en estudios de anatomía y fisiología vegetal (Mauseth, 1999, 2004, 2006, 2007; Shishkova *et al.*, 2008).

Las hojas laminares únicamente se encuentran presentes en los géneros de *Pereskia*, con hojas muy similares al resto de las demás dicotilédóneas y en *Pereskiaopsis*, cuyas hojas son también carnosas. En las cactáceas más evolucionadas, dicha estructura no existe, tal es el caso de los *Stenocereus* y *Ferocactus* (órganos y biznagas, respectivamente) (Arreola-Nava, 1997).

## JUSTIFICACIÓN

Un requisito para la conservación de algún grupo de organismos, es el adecuado conocimiento de su ecología. Los patrones de distribución ecológica de las especies de cactáceas no han sido estudiados lo suficiente (Hernández y Bárcenas, 1995).

Por esta razón, es necesario conocer y describir la distribución ecológica de las especies de cactáceas que crecen de manera natural en El Huizache, San Luis Potosí, y determinar sus relaciones con el medio, a fin de contribuir con información necesaria para proponer lineamientos de importancia para la conservación de especies con interés ecológico (raras, endémicas, en peligro de extinción), dada su alta proporción en la zona, el cambio en el uso de suelo y la destrucción de hábitat en la región de estudio.

## OBJETIVOS

- 1) Identificar los factores abióticos que inciden en la distribución de las cactáceas en la región de El Huizache, San Luis Potosí.
- 2) Conocer las relaciones entre la diversidad alfa de cactáceas y las variables abióticas de la región de estudio.
- 3) Estimar la tasa de recambio de especies de cactáceas entre los distintos tipos de vegetación de la región de estudio.

## MÉTODO

### Área de estudio

La región de El Huizache se localiza en la zona centro de México, en el estado de San Luis Potosí, y forma parte de la porción sur del Desierto Chihuahuense. Se ubica entre los  $22^{\circ} 36'17''$  y  $23^{\circ}14'11''$  N y los  $100^{\circ}01'21''$  y  $100^{\circ}30'18''$  W. Abarca cerca de  $1,920 \text{ km}^2$  (figura 2).

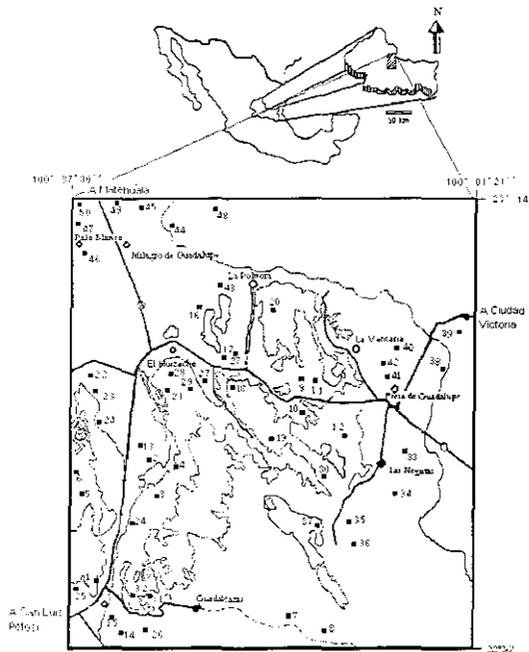


Figura 2. Ubicación geográfica de El Huizache, San Luis Potosí, México.

### *Fisiografía y tipos de suelo*

En la zona se presentan algunas elevaciones de hasta 2,000 msnm, además de amplios y extensos valles que separan cordilleras importantes. La región presenta sustratos sedimentarios (calizos), en los que el carbonato de calcio es la forma más abundante de este elemento. Se pueden encontrar también sustratos de tipo aluvial, los cuales se formaron por escurrimientos de las laderas calizas y fueron depositados en los fondos de los valles y cuencas; estos tipos de suelo son profundos (>40 cm), con altos contenidos de potasio y poca materia orgánica. Así mismo, hay destacados afloramientos de yeso en algunas porciones de esta zona, donde los sulfatos de calcio son los predominantes y por tanto los que condicionan la flora (Huerta-Martínez, 2002).

### *Clima*

De acuerdo con García (1978), el área de estudio incluye 7 zonas climáticas importantes, todas ellas corresponden con el clima semiárido (BS<sub>1</sub>). Por la temperatura media anual (18-22°C), con una precipitación entre 400 y 600 mm, esta región es cálida para el 3.6% de la superficie y semicálida para el 96.4% restante. Las heladas ocurren durante los meses de noviembre a febrero, y se presentan por lo menos una vez al mes (Rzedowski, 1956).

### *Vegetación*

Los tipos de vegetación en la zona son cuatro:

1. **Matorral desértico aluvial.** Este tipo de vegetación se encuentra en la porción baja de los valles y cuencas del área de estudio. Se desarrolla en suelos profundos (> 40 cm). La fisonomía de la vegetación muestra un continuo de doseles de arbustos, principalmente

*Larrea tridentata*, la cual llega a ocupar hasta el 100% de cobertura. En este tipo de vegetación se registra una riqueza de 72 especies arbustivas perennes (Huerta-Martínez, 2002). Existen dos variantes de este tipo de vegetación: a) con *Yucca filifera* en el estrato superior y los arbustos que frecuentemente acompañan a *Larrea tridentata* son *Celtis pallida* y *Koeberlinea spinosa*; b) con *Myrtillocactus geometrizans* en el estrato superior, junto con *Prosopis* sp. y *Senna wislizeni*. Otras especies acompañantes de ambos casos son: *Coryphanta* sp. *Echinocereus cinerascens*, *Ferocactus pilosus*, *Hamatocactus crassihamatus*, *Jatropha dioica*, *Neolloydia conoidea* y *Parthenium incanum* (Huerta-Martínez, 2002).

2. **Matorral desértico calcícola.** Se localiza sobre las laderas de los cerros sedimentarios y sobre las partes superiores de los abanicos aluviales, en suelos someros con una profundidad promedio de 5-8 cm, pedregosos y bien drenados. En este tipo de vegetación se registra una riqueza de 67 especies arbustivas perennes y se observa una gran variedad de formas vitales, desde las eminencias hasta las de 5 m representadas en el estrato superior por *Yucca carnerosana*, y formas globosas como *Ferocactus pilosus* y *Echinocactus platyacanthus*, así como algunas rosetófilas, entre ellas *Agave lecheguilla* y *A. striata*.

El estrato arbustivo se integra por elementos de uno a tres m de altura espaciados entre sí y representados por especies como: *Acacia crassifolia*, *Buddleia marrubifolia*, *Fouquieria splendens*, *Gochnatia hypoleuca*, *Karwinskia humboldtiana*, *Maytenus phyllanthoides* y *Senna wislizeni*. La cobertura vegetal en este tipo de vegetación llega a

ser entre el 60% y 70%, en donde las rosetófilas son los elementos que mayormente contribuyen (Huerta-Martínez, 2002).

3. **Matorral submontano.** Este tipo de vegetación muestra requerimientos ecológicos especiales, ya que se desarrolla sobre suelos medianamente someros con profundidades de 8 a 12 cm, con una proporción de piedra y grava entre 30% y 70% y bien drenados. Por lo general, no se manifiesta más allá de los 1,400 msnm.

Su fisonomía corresponde con un matorral semicerrado, con cobertura generalmente de 60%; los espacios entre arbustos están cubiertos por vegetación herbácea. El estrato dominante está formado por arbustos altos y árboles bajos, que no sobrepasan los 5 m de altura, pero con frecuencia oscilan alrededor de los 3 y 3.5 m.

Los arbolitos y los arbustos son más bien esbeltos, es decir, no tienen doseles muy extendidos. Florísticamente son comunidades muy homogéneas, pero presentan una riqueza de 40 especies de arbustos perennes. La más frecuente y que casi siempre domina el paisaje es *Helietta parvifolia*; como especies acompañantes están *Gochnatia hypoleuca*, *Karwinskia humboldtiana*, *Maytenus phyllanthoides* y *Neopringlea integrifolia*. En el estrato arbustivo se encuentra *Acacia glandulifera*, *Celtis pallida*, *Leucophyllum texanum*, *Mimosa zygophylla*, *Opuntia imbricata*, *O. kleiniae* y *O. leptocaulis* (Huerta-Martínez, 2002).

4. **Pastizal gipsófilo.** Este tipo de vegetación es el más pobre desde el aspecto florístico; se registra una riqueza de 12 especies de arbustos perennes. En áreas localizadas donde hay afloramientos de yeso predominan las gramíneas, particularmente *Bouteloua chaseii* y

*Muehlenbergia purpusii*. La fisonomía del pastizal es homogéneo, ya que cubre extensiones vastas sólo interrumpidas por parches, en donde se presentan hundimientos y rellenos con material aluvial. *Yucca filifera* y *Prosopis* sp. son las especies dominantes en el estrato superior. El estrato arbustivo se caracteriza por: *Agave scabra*, *Calliandra eriophylla*, *Dalea filiciformis*, *Mimosa zygophylla*, *Opuntia* spp., *O. imbricata* y *O. leptocaulis* (Huerta-Martínez, 2002).

### **Muestreos y su ubicación**

Durante 2009 se eligieron 49 sitios de muestreo, los cuales se repartieron en 4 tipos de vegetación de acuerdo con la superficie que éstos ocupan en la zona de estudio. Quedaron distribuidos como sigue: 20 en matorral desértico rosetófilo, 12 en el matorral submontano, 10 en matorral desértico micrófilo y 7 en el pastizal gipsófilo. Dentro de ellos se ubicaron, al azar, cuatro parcelas de 30 x 10 m de las cuales se obtuvieron los valores de cobertura de cada una de las especies de cactáceas presentes. En virtud de la existencia de un número considerable de sinonimias y cambios en la nomenclatura, los nombres de las especies se tomaron de Guzmán *et al.* (2003).

A fin de conocer los factores del paisaje, climáticos y edáficos que guardan relación con la vegetación, se obtuvieron los siguientes datos de los sitios: geología, latitud y longitud (de la cartografía del INEGI), altitud (altímetro), pendiente (clinómetro), exposición (brújula) y grado de perturbación. Esta última variable se estimó como categórica de la siguiente manera:

- 1 = No había evidencia de perturbaciones recientes de ningún tipo.
- 2 = Evidencias de apacentamiento representadas por excretas y/o ramoneo visible.

- 3 = Evidencias de extracción de especies + apacentamiento.
- 4 = Evidencias de extracción de especies + apacentamiento + cambio de uso del suelo.
- 5 = Evidencias de fuego reciente

En cada sitio se estimó la profundidad del suelo y se obtuvieron muestras de los primeros 15 cm, las cuales se colocaron, por separado, en bolsas de polietileno debidamente etiquetadas para su transporte y su posterior análisis en el laboratorio de fertilidad de suelos del INIFAP Campus Celaya, en donde se realizaron las siguientes determinaciones: pH usando la relación 1:2 para suelo: agua destilada, contenido de nitrógeno mediante el método de Kjeldahl modificado para incluir nitratos (Brenner, 1965 a y b), materia orgánica (Walkley y Black, 1934), conductividad eléctrica (Richards, 1954) y contenidos de fósforo (Olsen *et al.*, 1954), potasio, calcio, magnesio, sodio (Chapman y Kelly, 1930), fierro, cobre, manganeso y zinc (Lindsay y Norvell, 1978), todos ellos mediante el método de acetato de amonio en pH 7 (Olsen *et al.*, 1954).

La información referente al clima (como las temperaturas máximas, mínimas, promedios anuales y mensuales, temperatura media anual, precipitación, promedios anuales y mensuales, porcentaje de precipitación invernal, oscilación térmica e Índice de Lang) se recabó de García (1978) y de 6 estaciones meteorológicas pertenecientes a la Comisión Nacional del Agua (Palo Blanco, Guadalcázar, Presa de Guadalupe, El Huizache, Cerritos y Pastora).

## **Análisis de datos**

### ***Ordenación***

Los datos obtenidos tanto en campo como en laboratorio y en la consulta de bases de datos o cartografía, se procesaron mediante el uso del programa PC-ORD 4.10 (McCune y Mefford, 1999) como sigue:

- Primero se realizó un análisis de sitios discordantes y se eliminaron aquellos que el programa detectó con esta característica (4 sitios).
- Posteriormente, se realizó una ordenación de Bray-Curtis con los 45 sitios restantes usando los valores de cobertura de todas las especies de cactáceas por sitio para conocer la relación entre los sitios, variables del medio y abundancias de las especies con los ejes, así como para identificar el porcentaje de variación explicada por los primeros tres. Dicha ordenación requirió la realización de la transformación de suavizamiento de Beals (Beal's Smoothing) (McCune, 1994; McCune y Mefford, 1999), con la finalidad de evitar el efecto de truncación por ceros.

Debido a que se trata de un análisis de gradiente indirecto (ordenación sociológica), se pretende conocer mediante esta fase "la expresión pura de las especies", es decir los gradientes naturales detectados por las abundancias de las especies sin restringirse por variables explicatorias (Beals, 1984; Huerta-Martínez, 2002).

### ***Estimación de diversidad $\alpha$***

La diversidad alfa se estimó por sitio y posteriormente se obtuvo un promedio por tipo de vegetación, para lo cual se usó el índice de Shannon-Weiner como sigue:

$$H = - \sum_{i=1}^S (P_i) (\log P_i)$$

Donde:

$P_i$  = la proporción de la  $i$ -ésima especie en la muestra

$S$  = la riqueza en la muestra.

El criterio para la utilización del índice de Shannon-Weiner fue que pondera a las especies de baja abundancia, condición que se cumple con las especies de cactáceas consideradas en el presente trabajo (McCune y Grace, 2004).

Una vez estimada la diversidad de Shannon-Weiner, se llevó a cabo un análisis de varianza entre los cinco grupos de sitios para conocer si entre ellos existe diferencia en cuanto a los valores de diversidad. A pesar de que los valores de diversidad obtenidos no fueron estrictamente normales, sí se aproximaron mucho a la normalidad, por lo que es posible realizar un ANOVA tradicional (Magurran, 2004). Posteriormente se realizó una prueba de correlación entre los valores de las variables del medio para cada sitio y el valor del índice de Shannon-Weiner, todo esto mediante el uso del paquete de cálculo electrónico Statgraphics Centurión XV versión 15.2.12.

### ***Estimación de diversidad $\beta$***

Existe una gran variedad de fórmulas para estimar la diversidad beta. En este estudio se ha elegido la propuesta por Wilson y Shmida (1984), la cual está entre las fórmulas que miden continuidad de especies entre comunidades (Koleff *et al.*, 2003).

$$\beta = \frac{b + c}{2a + b + c}$$

Donde:

$\beta$  = diversidad beta

a = número total de especies de cactáceas que ocurren en ambas comunidades

b = número total de especies de cactáceas que ocurren en la comunidad adyacente, pero no en la comunidad focal

c = número total de especies de cactáceas que ocurren en la comunidad focal, pero no en la adyacente.

Con la finalidad de complementar el análisis de diversidad beta, se estimó el índice de semejanza florística de Jaccard (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974) como sigue:

$$S_j = \frac{a}{a+b+c}$$

Donde:

$S_j$  = índice de semejanza de Jaccard y los demás elementos (a, b y c) son los mismos que se describieron en la fórmula anterior.

## RESULTADOS

### Ordenación de las comunidades de cactáceas

El análisis de sitios discordantes reveló que los sitios 11, 32, 13 y 4 se comportaron de manera aberrante con respecto al resto (cuadro 1), al mostrar desviaciones estándar mayores a 2.0.

**Cuadro 1**  
Resultados del análisis de sitios discordantes de la matriz de abundancias de cactáceas en El Huizache, San Luis Potosí

Sitio	Distancia promedio	Desviación estándar
11	22.177	3.622
32	20.811	3.301
13	18.796	2.826
4	17.662	2.559

La ordenación de Bray-Curtis realizada con los 45 sitios restantes reveló que el primer eje de ordenación explicó el 73.31% de la variación total, el segundo 13.14% y el tercero 3.86%. La variación total acumulada y explicada por estos tres primeros ejes fue de 94.30% (cuadro 2).

**Cuadro 2**

Resultados de la ordenación de Bray-Curtis con variables ambientales y datos de cobertura de especies perennes transformados por el método de "suavizamiento de Beals" (Beals' Smoothing) en El Huizache, San Luis Potosí

Variación explicada	Eje 1	Eje 2	Eje 3
% Extraído	77.31	13.14	3.86
% Total acumulado	77.31	90.44	94.30

El primer eje de la ordenación correlacionó de manera positiva con calcio, pH, potasio, profundidad del suelo, ubicación norte y fósforo, y en forma negativa con geología, pendiente, exposición, materia orgánica, contenido de piedra, precipitación media de febrero, altitud y

contenido de rocas. El segundo eje no mostró correlación con ninguna de las variables consideradas, mientras que el tercer eje correlacionó positivamente solo con el fósforo y cobre (cuadro 3).

**Cuadro 3**

Coefficientes de correlación de las variables ambientales y los ejes de ordenación, derivados de la ordenación de Bray-Curtis para datos de las cactáceas y variables ambientales

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Calcio	<b>.60</b>	.02	.25
pH	<b>.56</b>	-.09	.21
Potasio	<b>.55</b>	-.06	.17
Profundidad del suelo	<b>.53</b>	-.18	-.20
Posición norte	<b>.43</b>	-.004	.06
Fósforo Olsen	<b>.31</b>	.15	<b>.36</b>
Geología	<b>-.65</b>	.23	.12
Pendiente de ladera	<b>-.58</b>	.25	.22
Exposición de ladera	<b>-.53</b>	.20	-.10
Materia orgánica	<b>-.53</b>	.15	.14
Piedras (%)	<b>-.46</b>	-.03	-.04
Precipitación media (febrero)	<b>-.42</b>	-.07	-.14
Manganeso	<b>-.42</b>	-.02	-.01
Altitud	<b>-.37</b>	.04	-.18
Cobre	.09	-.10	<b>.44</b>

Nota: se destaca en negritas los datos significativos.

La figura 3 muestra la dispersión de sitios de muestreo en el espacio de ordenación; se formaron 5 grupos de acuerdo con las características geológicas y del suelo de los sitios que los integran.

El primer grupo ( $\Delta$ ) contiene los sitios 50, 49, 38, 48 y 34, con pastizal gipsófilo, en el cual se registraron suelos ácidos, la mayor profundidad del suelo y los mayores contenidos de calcio y potasio. En estas condiciones destacan las especies *Cylindropuntia imbricata*, *Cylindropuntia kleiniae*, *Cylindropuntia leptocaulis*, *Glandulicactus crassihamathus*, *Lophophora williamsii*, *Opuntia cantabrigiensis*, *Opuntia microdasys* y *Opuntia rastrera* (cuadro 4).

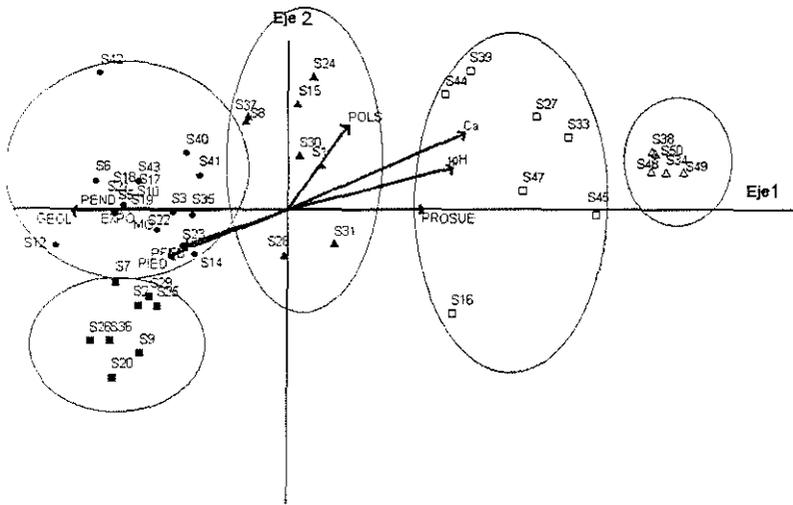


Figura 3. Ordenación de Bray-Curtis con sitios ( $\Delta$ = pastizal gipsófilo,  $\square$ = matorral desértico micrófilo,  $\blacktriangle$ = ecotonos,  $\blacklozenge$ = matorral desértico rosetófilo y  $\blacksquare$ = matorral submontano) y variables ambientales ( $\rightarrow$ ) en El Huizache, San Luis Potosí, México.

Cuadro 4

Coefficientes de correlación de las especies con los tres primeros ejes de ordenación mediante una ordenación de Bray-Curtis con datos de El Huizache, San Luis Potosí

Especie	Eje 1	Eje 2	Eje 3
<i>Cylindropuntia kleiniae</i>	<b>.900</b>	-.210	-.006
<i>Cylindropuntia imbricate</i>	<b>.910</b>	-.013	.057
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	<b>.912</b>	-.024	-.021
<i>Opuntia microdasys</i>	<b>.873</b>	-.087	.060
<i>Glandulicactus crassihamathus</i>	<b>.836</b>	-.179	.174
<i>Opuntia rastrera</i>	<b>.793</b>	-.106	.064
<i>Lophophora williamsii</i>	<b>.645</b>	-.390	.084
<i>Opuntia cantabrigiensis</i>	<b>.499</b>	.026	-.082
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<b>-.902</b>	-.125	-.307
<i>Opuntia stenopetala</i>	<b>-.885</b>	.035	.058
<i>Mammillaria sp2</i>	<b>-.668</b>	<b>-.549</b>	-.092
<i>Feroaactus pilosus</i>	<b>-.529</b>	-.102	<b>.447</b>
<i>Thelocactus hexahedrophorus</i>	<b>-.418</b>	<b>-.547</b>	<b>-.396</b>
<i>Neolloydia conoidea</i>	<b>-.386</b>	<b>-.625</b>	.039
<i>Mammillaria candida</i>	<b>-.354</b>	<b>.740</b>	.001
<i>Opuntia sp4</i>	<b>-.301</b>	<b>-.414</b>	<b>-.416</b>
<i>Stenocactus dichroacanthus</i>	.167	<b>-.706</b>	.250
<i>Mammillaria Formosa</i>	.020	<b>.768</b>	.098
<i>Ariocarpus retusus</i>	.038	<b>-.605</b>	.065
<i>Echinocereus cinerascens</i>	-.369	-.187	<b>.540</b>
<i>Astrophytum myriostigma</i>	-.159	.075	<b>.445</b>

Nota: se destaca en negritas los datos significativos.

El segundo grupo (□) lo componen los sitios 16, 45, 47, 33, 27, 44 y 39, los cuales corresponden con matorral desértico micrófilo, por lo que se registraron suelos ácidos, profundos, y altos contenidos de calcio, potasio, además de fósforo. En estas condiciones prevalecen las especies *Ariocarpus retusus*, *Mammillaria candida*, *Mammillaria formosa* y *Stenocactus dichroacanthus* (cuadro 4).

El tercer grupo (▲) está integrado por los sitios 28, 31, 1, 30, 8, 37, 15 y 24, con ecotonos entre matorral desértico micrófilo y matorral desértico rosetófilo. En esta porción del eje 2 no se correlacionó ninguna variable, por lo que se infiere que las características en ellos son variables; sin embargo, destacan los altos contenidos de Fósforo.

El cuarto grupo (●) lo formaron los sitios 14, 23, 22, 35, 3, 19, 5, 10, 21, 17, 18, 12, 6, 43, 40, 41 y 42, con matorral desértico rosetófilo. Estos sitios presentaron las pendientes más pronunciadas; la geología corresponde con sustratos sedimentarios; se registró un mayor contenido de materia orgánica y una exposición predominante noroeste. En estas condiciones, las especies que mayor abundancia tuvieron fueron: *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus pilosus*, *Mammillaria albicoma*, *Neolloydia conoidea*, *Opuntia stenopetala* y *Thelocactus hexahedrophorus* (cuadro 4).

Por último, el quinto grupo (■) se formó con los sitios 20, 9, 26, 36, 2, 25, 29 y 7, con matorral submontano, en los cuales el contenido de piedras en el suelo y el promedio de precipitación de febrero fueron las variables ambientales que correlacionaron significativamente. En estas condiciones las especies que mostraron preferencia fueron: *Ferocactus pilosus*, *Mammillaria albicoma*, *Mammillaria candida*, *Neolloydia conoidea*, *Opuntia* sp4. y *Thelocactus hexahedrophorus*.

## Diversidad $\alpha$

En el cuadro 5 se consignan los resultados del análisis de diversidad alfa realizado para los grupos formados por la ordenación de Bray-Curtis. Se destaca que el promedio del índice de diversidad de Shannon-Weiner fue mayor para el grupo 2, el cual representa al matorral desértico micrófilo ( $H= 0.795$ ), en seguida se encontró el grupo 3, que contiene ecotonos entre matorral desértico micrófilo y matorral desértico rosetófilo ( $H=0.702$ ), después está el grupo 5 representado por matorral submontano ( $H=0.692$ ), luego el grupo 1 con pastizal gipsófilo ( $H=0.599$ ) y finalmente el grupo 4 con matorral desértico rosetófilo ( $H=0.517$ ).

La equidad obtuvo un valor mayor en el matorral desértico micrófilo ( $E= 0.558$ ), mientras que para el resto se obtuvieron valores muy similares entre 0.480 y 0.494 (cuadro 5).

El promedio de riqueza de especies registró su valor más alto en el grupo 3 que contiene ecotonos, con un valor promedio de 5 especies por sitio, mientras que el pastizal gipsófilo presentó el valor promedio de riqueza más bajo, con 2.8 especies por sitio (cuadro 5).

**Cuadro 5**

Valores de riqueza (S), equidad (E) y diversidad de Shannon (H), y sus promedios para los 5 grupos de sitios formados por la ordenación de Bray-Curtis

<b>Grupo 1, pastizal gipsófilo</b>				
Sitio núm.	S	E	H	Hmax
Sit34	1	0	0	0
Sit38	5	0.79	1.27	1.60
Sit48	2	0.21	0.14	0.69
Sit49	3	0.58	0.64	1.09
Sit50	3	0.85	0.93	1.09
Promedios	2.8	0.48	0.59	0.89
<b>Grupo 2, matorral desértico micrófilo</b>				
Sit16	6	0.39	0.71	1.79
Sit27	4	0.89	1.24	1.35
Sit33	3	0.69	0.76	1.09
Sit39	4	0.54	0.75	1.38
Sit44	3	0.21	0.23	1.09

Sit45	8	0.59	1.22	2.07
Sit47	3	0.57	0.63	1.09
<b>Promedios</b>	<b>4.42</b>	<b>0.55</b>	<b>0.79</b>	<b>1.40</b>
<b>Grupo 3, ecotonos entre matorral desértico micrófilo y matorral desértico rosetófilo</b>				
Sit1	9	0.53	1.18	2.19
Sit8	6	0.62	1.11	1.79
Sit15	4	0.20	0.28	1.38
Sit24	2	1	0.69	0.69
Sit28	5	0.28	0.46	1.60
Sit30	4	0.26	0.37	1.38
Sit31	7	0.44	0.86	1.94
Sit37	3	0.58	0.64	1.09
<b>Promedios</b>	<b>5</b>	<b>0.49</b>	<b>0.70</b>	<b>1.50</b>
<b>Grupo 4, matorral desértico rosetófilo</b>				
Sit3	3	0.75	0.82	1.09
Sit5	2	0.34	0.23	0.69
Sit6	4	0.24	0.34	1.38
Sit10	5	0.41	0.67	1.60
Sit12	4	0.32	0.44	1.38
Sit14	5	0.78	1.26	1.60
Sit17	2	0.99	0.69	0.69
Sit18	2	0.83	0.57	0.69
Sit19	2	0.58	0.40	0.69
Sit21	2	0.82	0.57	0.69
Sit22	4	0.60	0.83	1.38
Sit23	6	0.46	0.82	1.79
Sit35	4	0.24	0.33	1.38
Sit40	2	0.1	0.06	0.69
Sit41	3	0.25	0.28	1.09
Sit42	2	0.19	0.13	0.69
Sit43	3	0.25	0.27	1.09
<b>Promedios</b>	<b>3.2</b>	<b>0.48</b>	<b>0.51</b>	<b>1.09</b>
<b>Grupo 5, matorral submontano</b>				
Sit2	4	0.34	0.47	1.38
Sit7	5	0.67	1.08	1.60
Sit9	3	0.55	0.61	1.09
Sit20	4	0.61	0.84	1.38
Sit25	4	0.32	0.44	1.38
Sit26	3	0.43	0.48	1.09
Sit29	5	0.70	1.13	1.60
Sit36	2	0.05	0.04	0.69
<b>Promedios</b>	<b>4</b>	<b>0.46</b>	<b>0.64</b>	<b>1.27</b>

Al realizar una comparación de los valores de diversidad entre los cinco grupos de sitios, el análisis de varianza reflejó que no existen diferencias estadísticas significativas entre éstos ( $F=0.94$ ,  $p=0.4507$ ) (cuadro 6).

**Cuadro 6**

Resultados del ANOVA realizado para los cinco grupos de sitios y sus valores de índice de diversidad de Shannon-Weiner

Fuente	Suma de cuadrados	Gf	Cuadrado medio	Razón-F	Valor-P
Entre grupos	0.486336	4	0.121584	<b>0.94</b>	<b>0.4507</b>
Intra grupos	5.30514	41	0.129394		
Total (corr.)	5.79148	45			

Nota: se destaca en negritas los datos significativos.

El análisis de correlación entre la diversidad, riqueza y equidad con las variables del medio de la región de estudio reveló que sólo existe correlación estadísticamente significativa entre la diversidad con algunas variables climáticas como oscilación térmica, precipitación promedio del mes de abril y las temperaturas promedio de los meses de mayo y septiembre, en tanto que la equidad mostró correlaciones estadísticamente significativas con todas las anteriores excepto con temperatura promedio del mes de septiembre, pero además con el promedio de temperatura de junio (cuadro 7).

**Cuadro 7**

Coefficientes de correlación entre la diversidad y las variables del medio

	Oscilación térmica	Precipitación promedio de abril	Tº media de mayo	Tº media de junio	Tº media de septiembre
Diversidad	0.3928	-0.3901	-0.4196	0.2875	-0.5323
Equidad	0.3182	-0.3910	0.2947	0.2999	0.2771

## Diversidad $\beta$

Al realizar el análisis de diversidad beta se observó que los grupos de sitios en los cuales se presentó un mayor reemplazo de especies fue entre el 1 y el 5 (0.88), que corresponden con matorral desértico micrófilo y matorral submontano, respectivamente. La menor tasa de reemplazo de especies se presentó entre los grupos 3 y 5 (0.20), los cuales corresponden con ecotonos y el matorral submontano, respectivamente (cuadro 8).

De manera complementaria, el índice de semejanza de Jaccard arrojó que entre el grupo 3 y 5 existe una mayor semejanza (0.66), mientras que entre el grupo 1 y 5 se presentó la menor semejanza (0.05) (cuadro 8).

**Cuadro 8**

Valores de diversidad beta (por encima de la diagonal) e índice de Jaccard (por debajo de la diagonal) entre los grupos de sitios derivados del análisis de ordenación de Bray-Curtis

	<b>Grupo 1</b>	<b>Grupo 2</b>	<b>Grupo 3</b>	<b>Grupo 4</b>	<b>Grupo 5</b>
<b>Grupo 1</b>	1.0	0.6	0.85	0.65	0.88
<b>Grupo 2</b>	0.25	1.0	0.48	0.38	0.54
<b>Grupo 3</b>	0.07	0.35	1.0	0.36	0.20
<b>Grupo 4</b>	0.21	0.44	0.47	1.0	0.24
<b>Grupo 5</b>	0.05	0.29	0.66	0.61	1.0

## DISCUSIÓN

### **Factores que regulan la distribución de las cactáceas**

La comunidad de cactáceas, como ensamblaje natural de especies, típicamente muestra efectos combinados de varios factores ambientales (Shmida y Wilson, 1985), que se reflejan en la distribución y la abundancia de las especies (Steenbergh y Lowe, 1976, Yeaton y Cody, 1979; Gibson y Nobel, 1986; Nobel, 1988).

Se ha documentado que la distribución de la mayoría de las cactáceas se ve fuertemente limitada por factores climáticos, en particular por exposición a temperaturas frías por largos períodos y por bajas precipitaciones (Hernández y Bárcenas, 1995). Sin embargo, en este trabajo se encontró que las cactáceas mostraron mayor relación con las características geológicas y edáficas que con las climáticas, por lo que su distribución al menos en El Huizache, San Luis Potosí, se encuentra limitada por este tipo de factores.

Las propiedades del suelo tienen una gran influencia en la composición y estructura de la flora terrestre (Tilman, 1982). Algunos estudios han reportado la relación positiva entre la riqueza de plantas y la fertilidad de suelo (Grubb, 1987; Wright, 1992), y otros han destacado las distintas estrategias de adaptación de las plantas a los diferentes tipos de suelo (Goldblatt, 1979; Richards *et al.*, 1997), debido a que diferentes especies tienen requerimientos particulares de los recursos del suelo, y están por tanto restringidas a ambientes con un particular conjunto de condiciones edáficas.

Austin (2002) sugirió que el suelo ejerce dos efectos principales sobre las plantas: a los directos y los de recursos. Los efectos directos se relacionan a propiedades que no son consumidas por la planta, pero que tiene un efecto fisiológico en el crecimiento de éstas (por ejemplo pH), mientras que los efectos de los recursos se relacionan con los nutrientes y con la disponibilidad de agua, los cuales sí son consumidos o asimilados por la planta. En regiones áridas y semiáridas, la disponibilidad de agua en el suelo probablemente juegue el papel más importante en el crecimiento de las plantas (Cody, 1989).

Dos de las variables más destacadas, las cuales correlacionaron positivamente con el eje 1, fueron el calcio y el potasio. Los contenidos de calcio y potasio en los suelos, estudiados en el presente trabajo, muestran que las especies que alcanzan sus valores máximos de cobertura en sitios con valores altos de dichas variables (además del pH y la profundidad del suelo) son: *Cylindropuntia imbricata*, *Cylindropuntia kleiniae*, *Glandulicactus crassihamathus*, *Lophophora williamsii*, *Opuntia microdasys*, *Opuntia cantabrigiensis*, *Opuntia rastrera* y representantes del matorral desértico micrófilo.

En regiones secas y semisecas, con frecuencia la fuente principal de calcio son los carbonatos ( $\text{CaCO}_3$ ) (Haby *et al.*, 1990). Sorprende que el análisis de Bray-Curtis ubicada en el gráfico de ordenación, el vector de esta variable en el extremo correspondiente al pastizal gipsófilo con sustratos aluviales y no en el extremo del matorral desértico rosetófilo con sustratos calcáreos. La explicación a este hecho se sustenta en el método utilizado (Chapman y Kelley, 1930) para determinar macronutrientes: potasio, calcio y magnesio.

Dicho método se basa en determinar la fracción extraíble de calcio y utiliza acetato de amonio como reactivo (Piper, 1944). La solución amoniaca disuelve los carbonatos y, por tanto,

no es posible registrar la fracción de Ca que forma parte de los carbonatos, lo que no pasa con los sulfatos de calcio ( $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ) (Huerta-Martínez, 2002); lo que explica el porqué los valores más altos de Ca fueron registrados en el pastizal gipsófilo y no en el matorral desértico rosetófilo.

El calcio es un elemento importante en la composición de la vegetación, ya que satura el complejo de intercambio catiónico y modifica el pH (a alcalino) en el suelo (Etherington, 1982). En toda el área de estudio se encontraron suelos alcalinos ( $>7.0$ ), pero el extremo se encontró en el pastizal gipsófilo (8.27). Las altas concentraciones de Ca y pH alcalinos en los suelos afectan, de manera directa, la disponibilidad de nitrógeno, fósforo, potasio, magnesio, hierro, manganeso, zinc y cobre (Maldonado *et al.*, 2001). Las especies que crecen en dichos suelos deben poseer adaptaciones para la utilización del calcio, como la capacidad de unir iones de  $\text{Ca}^{2+}$  en sus vacuolas a través de la formación de oxalato de calcio, mientras más calcio estén forzadas a absorber, mayor será la formación de oxalato (Larcher, 1980).

En términos generales, las especies que en este trabajo se distribuyeron en sitios con valores altos de calcio [ya sea en carbonatos (matorral desértico rosetófilo) o sulfatos (pastizal gipsófilo)], poseen una gran abundancia de cristales de oxalato de calcio en su parénquima, lo que además es considerado como una adaptación para reflejar las altas incidencias de radiación solar (Jacobsen, 1960) y, por tanto, afectan el paso de la luz hacia el clorénquima (Gibson y Nobel, 1986).

El potasio y el fósforo con frecuencia son elementos limitativos de los suelos, por poseer poca movilidad y no encontrarse disponibles en muchas ocasiones (Molles, 1999). Sin embargo, la presencia de valores altos de estos nutrimentos puede deberse a una fuerte actividad microbiológica, particularmente micorrizas, las cuales aumentan la disponibilidad tanto del fósforo como del potasio para las plantas (Huerta-Martínez *et al.*, 1999, 2004). Yoder y Nowak

(2000) consignan que las raíces vivas y muertas de *Larrea tridentata*, *Ambrosia dumosa* y *Lyucium pallidum* (la primera de éstas muy abundante en la zona de estudio), están colonizadas por hongos micorrícicos vesículo-arbusculares, asociaciones que juegan un papel importante en la adquisición de fósforo en estas plantas.

A pesar de que el potasio no es un elemento simple crucial en el balance de la competencia, es un recurso necesario para la mineralización máxima del nitrógeno y para la nitrificación y puede ser más limitativo, incluso, que el propio nitrógeno en muchos ecosistemas terrestres.

Además, la captación efectiva de humedad facilita la absorción de potasio; una mejor nutrición con potasio facilita la capacidad de las plantas para adquirir otros nutrimentos y agua, que es el recurso limitativo en medios secos. De hecho, las plantas que utilizan de manera eficaz el potasio, deben tener ventajas competitivas sobre aquellas que no lo hacen (Yoder y Nowak, 2000), lo cual puede explicar el predominio de *Larrea tridentata* en vastas extensiones de tierra de la zona de estudio.

Las especies con mayor cobertura en sitios con valores bajos de calcio, potasio, fósforo y pH son: *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus pilosus*, *Mammillaria* sp2, *Neolloydia conoidea*, *Opuntia stenopetala* y *Thelocactus hexahedrophorus*, representantes del matorral desértico rosetófilo. Estas cuatro variables edáficas son de importancia en la fertilidad del suelo, además de los contenidos de materia orgánica y la proporción de rocas. Los valores extremos de pH pueden restringir la distribución de las plantas no solo mediante efectos directos, sino también al modificar la disponibilidad de nutrimentos (Medinski *et al.*, 2010).

Grime (1973) y Gould y Walker (1999) encontraron una relación unimodal entre la

riqueza de especies y el pH. En este modelo de distribución, la riqueza de plantas disminuye tanto en los suelos ácidos como en los alcalinos, lo cual puede deberse a la disminución en la disponibilidad de ciertos nutrimentos y a un incremento de ciertos elementos hasta una tendencia de toxicidad.

La profundidad del suelo fue otra de las variables correlacionadas positivamente con el primer eje de ordenación, y su importancia radica en que la humedad residual en el suelo debida al escurrimiento, temperaturas, etcétera, puede ser diferente en un terreno con pendiente y rocas, en comparación con un área de tamaño similar pero con terrenos planos, sin rocas y suelo profundo. La profundidad del suelo ejerce un mayor control sobre el movimiento vertical, distribución espacial y disponibilidad temporal del agua (Milchunas y Noy-Meir, 2002).

La cantidad de rocas en el suelo es también importante en este sentido, ya que se forman los refugios geológicos, los cuales brindan protección a las plantas con bajas abundancias, en este caso a la mayoría de las especies de cactáceas, al impedir el establecimiento de otras plantas que no están adaptadas a condiciones tan particulares como las que presenta el refugio, favoreciendo su aislamiento y disminuyendo el grado de competencia.

De hecho, una de las variables que resultó estar correlacionada en forma negativa con el primer eje de ordenación es la geología. La importancia de dicha variable en la zona de estudio se debe a que ejerce influencia en determinar la heterogeneidad en los hábitat, principalmente por la diferencia en la composición de los sustratos geológicos, lo que da lugar a los ya mencionados refugios geológicos, los cuales funcionan como un impedimento físico contra el apacentamiento (Milchunas y Noy-Meir, 2002). Estos refugios geológicos poseen un potencial

efecto en las condiciones abióticas, que favorecen o limitan el crecimiento de las plantas dentro de ellos, por ejemplo las altas temperaturas.

Los patrones de distribución de las cactáceas en El Huizache, San Luis Potosí, pueden estar influenciados por los mencionados refugios, los cuales son de tipo abiótico (refugios geológicos) o biótico (plantas nodrizas). Las especies de cactáceas encuentran refugios en los tipos de vegetación presentes: el pastizal gipsófilo, el matorral submontano, el matorral desértico micrófilo y el matorral desértico rosetófilo. Los dos últimos tipos de vegetación representan refugios geológicos muy evidentes, ya que difieren en elevación, pendiente y aspectos como características del suelo.

El matorral desértico micrófilo se caracteriza por distribuirse en terrenos planos, con suelos profundos de origen aluvial, con altas concentraciones de potasio. El matorral desértico rosetófilo se distribuye en pendientes muy pronunciadas con suelos poco profundos, muy pedregosos, con alto contenido de carbonatos de calcio y de origen sedimentario (Huerta-Martínez y García-Moya, 2004).

Otras variables que resultaron importantes en formar los gradientes ambientales para las cactáceas en la zona de estudio fueron pendiente, materia orgánica, proporción de rocas y promedio de precipitación promedio del mes de febrero, las cuales son de crucial importancia en la fertilidad del suelo. Suelos con mayor contenido de materia orgánica retienen más la humedad y al mismo tiempo proporcionan mayor cantidad de nutrimentos a las plantas.

La precipitación en el mes de febrero es muy eventual en la zona de estudio; sin embargo, representa la humedad residual en el suelo que garantizaría el éxito reproductivo de las especies

(Nobel, 1988) y aporta la cantidad de agua necesaria para lograr la germinación de semillas y el establecimiento de las plántulas (Huerta-Martínez, 2002).

### **Diversidad $\alpha$**

En un trabajo de campo realizado en el Desierto Chihuahuense, Hernández *et al.* (1993) encontraron que la región de El Huizache alberga una mayor riqueza de cactáceas, en relación con las porciones este y sureste de este gran desierto.

Con un total de 75 especies nativas registradas, se confirma que esta región relativamente pequeña contiene el mayor número de especies de cactáceas que ningún otro de tamaño comparable en el continente americano. Dichas especies están agregadas en áreas de moderada elevación. Ésta es la región que Hernández y Bárcenas (1995) sugirieron como el núcleo de especies de cactáceas amenazadas con mayor importancia en México.

Dentro de esta área, los lugares que más especies amenazadas presentaron fueron El Huizache, Mier y Noriega, Doctor Arroyo, Matehuala y Cuatro Ciénegas. A pesar de la clara importancia de esta área para la conservación, se puede decir que es poco conocida en términos de la diversidad y distribución de las cactáceas (Hernández *et al.*, 1993).

En el presente trabajo se registraron un total de 21 especies de cactáceas, las que representan un 33% de las especies analizadas por Hernández *et al.* (1993); esto se debe al método de muestreo utilizado, ya que los autores anteriormente citados realizaron muestreos sistemáticos y dirigidos en una cuadrícula y en ella buscaron minuciosamente y registraron la presencia de cactáceas, mientras que el presente trabajo consistió en ubicar parcelas de manera aleatoria, por lo que las probabilidades de incluir cactáceas es menor. Sin embargo, al no tratarse

de un estudio de inventario sino de tipo ecológico, la metodología utilizada en este trabajo se acepta para la determinación de ensamblajes y explica las diferencias observadas en el número de especies.

Godínez-Álvarez y Ortega-Baes (2007) documentaron que los patrones de diversidad de las cactáceas deben estar influenciados por factores ambientales, como precipitación y temperatura, los cuales pueden afectar su presencia en ciertas regiones de nuestro país.

Otros trabajos (Brum, 1973; Yeaton y Cody, 1979; Gibson y Nobel, 1986; Flores y Yeaton, 2003; Byer, 1969) han demostrado que la variabilidad en algunos factores ambientales, como precipitación y temperatura, pueden disminuir la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción de las cactáceas, al limitar su distribución y sus patrones de abundancia, lo que concuerda con el presente trabajo, ya que las únicas variables que presentaron correlación con la diversidad son de tipo climático (oscilación térmica, precipitación promedio del mes de abril, temperaturas promedio de los meses de mayo, junio y septiembre).

Ortega-Baes *et al.* (2010) documentan que la precipitación es el principal factor que afecta la emergencia de plántulas y su sobrevivencia; ya se ha mencionado que las variaciones espaciales y temporales en este factor explican los patrones de establecimiento en las cactáceas.

### **Diversidad $\beta$ (tasa de reemplazo de especies)**

Las especies de cactáceas analizadas en este trabajo se distribuyen principalmente a través de un gradiente edáfico, y las variables más importantes del hábitat son contenido de potasio, profundidad del suelo, pendiente y contenido de materia orgánica, las cuales influyen en la diversidad  $\beta$ , ya que el hábitat presenta características muy particulares que reducen el

establecimiento de otras especies y limitan la distribución de las especies de cactáceas (Huerta-Martínez, 2002).

Tansley (1917) y Byer (1969), demostraron que aunque las especies de plantas pueden ser iguales en su habilidad para sobrevivir en una amplia porción del gradiente ambiental, cuando crecen en competencia sus distribuciones naturales son limitadas para no igualar amplitudes de condiciones del hábitat, lo cual se ve reflejado en la diversidad  $\beta$ , que está principalmente influenciada por 2 grupos de factores: las características del hábitat (heterogeneidad ambiental) y las características donde intervienen las especies, (amplitud de tolerancia a la variación ambiental) (Whittaker, 1972, 1977; Schluter y Ricklefs, 1993).

Los tipos de vegetación donde se encuentran las especies de cactáceas en este caso, muestran una heterogeneidad ambiental importante debido a sus diferencias geológicas y edáficas. Mourelle y Ezcurra (1997) afirman que las formas de crecimiento columnares, opuntoides y globosas de cactus con una elevada tasa de reemplazo, tienden a ocurrir en áreas donde hay transiciones entre diferentes provincias biogeográficas o en áreas donde el ambiente físico varía entre regiones.

La mayor tasa de reemplazo (88%) se debe a que entre ambos tipos de vegetación (pastizal gipsófilo y matorral submontano) existen áreas de transición con diferencias geológicas y edáficas muy marcadas, dentro de las cuales el contenido de potasio y de calcio son muy elevados en el pastizal gipsófilo y el porcentaje de grava, lo que es mucho mayor en el matorral submontano (cuadro 3). Esto permite esbozar la idea de que el reemplazo de especies de cactáceas aumenta en regiones heterogéneas o en zonas ecotonaes entre hábitat.

Los patrones de diversidad  $\beta$  que muestran las especies de cactáceas en el área de estudio, no son iguales a los de especies arbustivas, pero destaca que en ambos casos el pastizal gipsófilo aparece como el tipo de vegetación que mayor reemplazo muestra, en las arbustivas, la tasa de recambio mayor se obtuvo al comparar el matorral desértico rosetófilo con el pastizal (81%) (Huerta-Martínez, 2002).

De acuerdo con los criterios establecidos por Mourelle y Ezcurra (1997), los cuales fueron posteriormente seguidos por Goettsch y Hernández (2006), así como Hernández *et al.* (2008), quienes clasificaron los valores de diversidad beta como bajos cuando éstos se ubican entre 0 y 0.33, medios cuando están entre 0.331 y 0.66 y altos cuando están entre 0.661 y 1.0, se puede observar que en la mayoría de los casos, se obtuvo un valor medio de diversidad  $\beta$  (6 combinaciones), mientras que niveles altos y bajos se registraron en dos casos para cada uno.

La sobresaliente diversidad de especies de cactáceas en El Huizache puede ser explicada por los efectos combinados de tres factores ecológicos y geográficos: el clima relativamente favorable, su heterogeneidad ambiental y la ubicación transicional entre los dominios de al menos tres floras cactológicas divergentes (Hernández *et al.*, 2008).

## CONCLUSIONES

1. La distribución de las cactáceas en El Huizache, San Luis Potosí, está determinada en parte por los factores edáficos que generan heterogeneidad en los hábitats y, por tanto, la variación en las abundancias de dichas especies.
2. De las 21 especies estudiadas, 16 presentan una distribución restringida, razón por la cual no toleran grandes variaciones en su hábitat. Las 5 especies restantes muestran una mayor amplitud de distribución con abundancias elevadas, por lo que se pueden encontrar en un número mayor de hábitat; estas especies se consideran generalistas en sus requerimientos ambientales.
3. El matorral desértico micrófilo es el tipo de vegetación que concentra la mayor riqueza y abundancia de cactáceas.
4. La diversidad de especies de cactáceas se relaciona con los factores climáticos, entre ellos la temperatura y la precipitación.
5. La mayor tasa de reemplazo fue de 88% y sucedió entre el pastizal gipsófilo y el matorral submontano, lo que indica que comparten menor número de especies. Mientras que los tipos de vegetación que comparten más especies de cactáceas son el matorral desértico rosetófilo y el matorral submontano, con una tasa de reemplazo de especies de 20%.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARIAS, S. (1993). "Cactáceas: conservación y diversidad en México", *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 44: 109-115.
- ARREOLA-NAVA H. J. (1997). "Formas de vida y características morfológicas", en *Suculentas mexicanas. Cactáceas*. CONABIO, pp. 27-35.
- ARRIAGA, L., J. M. ESPINOZA, C. AGUILAR, E. MARTÍNEZ, L. GÓMEZ y E. LOA (coords.) (2000). "Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad". México.
- AUSTIN, M. P. (2002). "Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling", *Ecol. Modell.* 157 (2-3): 101-118.
- BEALS, E. (1984). "Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data", *Advances in Ecological Research*, 14: 1-55.
- BRAVO-HOLLIS, H. (1978). *Las cactáceas de México*. Vol. 1, 2ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- BREMER, J. M. (1965 a). "Inorganic forms of nitrogen", en C. A. Black (ed.) *Methods of soil analysis Part 2, Agronomy*. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, 9: 1179-1206.
- (1965 b). "Total nitrogen", en C. A. Black (ed.) *Methods of soil analysis Part 2, Agronomy*. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, 9: 1149-1178.
- BRUM, G. D. (1973). "Ecology of the saguaro (*Carnegiea gigantea*): phenology and establishment in marginal populations", *Madroño*, 22: 194-204.
- BYER, M. D. (1969). "The role of physical environment in some tracheophyte distributions along a soil moisture gradient", *Bull. Torrey Bot. Club*, 96, 191-201.
- CHAPMAN, H. D. y W. P. KELLY (1930). "The determination of the replaceable bases and the base exchange capacity of soils", *Soil Sci.*, 30: 391-406.
- CODY, M.L. (1989). "Growth-form diversity and community structure in desert plants", *J. Arid Environm.*, 17: 199-209.

- COTA-SÁNCHEZ, J. H. (2002). "Taxonomy, distribution, rarity status and uses of canadian cacti", *Haseltonia*, 9: 17-25.
- CUÉNOUD, P., V. SAVOLAINEN, L. W. CHATROU, M. POWELL, R. J. GRAYER y M. W. CHASE (2002). "Molecular phylogenetics of caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid rbcL, atpB, and matK DNA sequences", *Journal of Botany*, 89(1): 132-144.
- DE LA BARRERA-MONTPELLIER, E. (1997). "Adaptaciones reproductivas y fisiológicas a la aridez en cactáceas". Tesis de licenciatura. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. 67 p.
- DEL CASTILLO, R. F. (1996). "Ensayo sobre el fenómeno rosetófilo-calcífuga en cactáceas mexicanas", *Cactáceas y suculentas mexicanas*, 41 (1): 3-11.
- ETHERINGTON, J. R. (1982). *Environment and Plant Ecology*. 2a edición, Wiley. Chichester, Nueva York, 487 p.
- FLORES, F., J. L. y R. I. YEATON (2003). "The replacement of arborescent cactus species along a climatic gradient in the southern Chihuahua Desert: Competitive hierarchies and response to freezing temperatures", *Journal of Arid Environments*, 55: 583-594.
- GARCÍA, E. (1978). "Sistema de Clasificación Climática de Copen modificado para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana". México, D. F.
- GIBSON, C. A. y P. S. NOBEL (1986). *The Cactus Primer*. Cambridge, Harvard University Press.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H. y P. ORTEGA-BAES (2007). "Mexican cactus diversity: environmental correlates and conservation priorities", *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81: 81-87.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., T. VALVERDE y P. ORTEGA-BAES (2003). "Demographic trends in the Cactaceae", *Botanical Review*, 69: 173-203.
- GOETTSCH, B. y H. M. HERNÁNDEZ (2006). "Beta diversity and similarity among cactus assemblages in the Chihuahuan Desert", *Journal of Arid Environments*, 65: 513-528.
- GOLDBLATT, P. (1979). "Biology and systematics of Galaxia (Iridaceae)", *J. S. Afr. Bot.*, 45: 385-423.
- GÓMEZ-HINOSTROSA, C. y H. HERNÁNDEZ (2000). "Diversity, geographical distribution, and conservation of Cactaceae in the Mier y Noriega region, Mexico", *Biodiv. Cons.*, 9: 403-418.
- GOULD, W. A. y M.D. WALKER (1999). "Plant communities and landscape diversity along a Canadian Arctic river", *J. Veg. Sci.*, 10: 537-548.

- GRIME, J. P. (1973). "Competitive exclusion in herbaceous vegetation", *Nature*, 242, 344-347.
- GRUBB, P. J. (1987). "Global trends in species-richness in terrestrial vegetation: a view from northern hemisphere", en J. M. R. Gee y P. S. Giller (eds.) *Organization of Communities. Past and Present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 576 pp.
- GUZMÁN, U., S. ARIAS y P. DÁVILA (2003). *Catálogo de cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México / CONABIO. México, D.F. 315 p.
- HABY, V. A., M. P. RUSSELLE y E. O. SKOGLEY (1990). "Testing soils for Potassium, Calcium and Magnesium", en R. L. Westerman (ed.) *Soil Testing and Plant Analysis*. Madison, Wisconsin, USA. SSSA Book Series núm. 3. 784 pp.
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T., H. M. HERNÁNDEZ, J. A. DE-NOVA, R. PUENTE, L. E. EGUIARTE y S. MAGALLÓN (2011). "Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae)", *American Journal of Botany*, 98 (1): 44-61.
- HERNÁNDEZ, H. M., V. ALVARADO y R. IBARRA (1993). "Base de datos de colecciones de cactáceas de Norte y Centroamérica", *Anales del Instituto de Biología*, 64: 87-94. UNAM, Serie Botánica.
- HERNÁNDEZ, H. M. y R. T. BÁRCENAS (1995). "Endangered Cacti in the Chihuahua Desert: I. Distribution Patterns", *Conservation Biology*, 9 (5): 1176-1188.
- (1996). "Endangered cacti in the Chihuahuan Desert: II. Biogeography and Conservation", *Conservation Biology*, 10 (4): 1200-1209.
- HERNÁNDEZ, H. M. y H. GODÍNEZ (1994). "Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas", *Acta Bot. Mex.*, 26: 33-52.
- HERNÁNDEZ, H. M., B. GOETTSCH, C. GÓMEZ-HINOSTROSA y H. T. ARITA (2008). "Cactus species turnover and diversity along a latitudinal transect in the Chihuahuan Desert Region", *Biodiversity and Conservation*, 17: 703-720.
- HERNÁNDEZ, H. M., C. GÓMEZ-HINOSTROSA y R. T. BÁRCENAS (2001). "Diversity spatial arrangement and endemism of Cactaceae in El Huizache area, a hot-spot in the Chihuahuan Desert", *Biodiversity and Conservation*, 10: 1097-1112.
- HUERTA-MARTÍNEZ, F. M. (2002). "Análisis de gradientes en la vegetación de El Huizache, San Luis Potosí, México". Tesis de doctorado. El Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 86 pp.
- HUERTA-MARTÍNEZ, F. M. y V. E. ESCOBAR SANTOS (1998 a). "Estatus ecológico actual de *Ferocactus histrix* (DC) Lindsay, en los Llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas", *Cact. Suc. Mex.*, 43 (1): 57-64.

- (1998 b). "Notas sobre la ecología de *Stenocactus dichroacanthus* (Martius ex Pfeiffer) en Berger et Knuth var. *Violaciflorus* (Quehl) Bravo, en los Llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas", *Cact. Suc. Mex.*, 43 (2): 40-43.
- HUERTA-MARTÍNEZ, F. M. y E. GARCÍA-MOYA (2004). "Diversidad de especies perennes y su relación con el ambiente en un área semiárida del centro de México: Implicaciones para la conservación", *Interciencia*, 29 (8): 435-441.
- HUERTA-MARTÍNEZ, F. M., E. GARCÍA-MOYA, J. L. FLORES-FLORES y E. PIMIENTA-BARRIOS (1999). "Ordenación de las poblaciones silvestres de pitayo y cardón en la Cuenca de Sayula, Jalisco", *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 64: 11-24.
- HUERTA-MARTÍNEZ, F. M., J. A. VÁZQUEZ-GARCÍA, E. GARCÍA-MOYA, L. LÓPEZ-MATA y H. VAQUERA-HUERTA (2004). "Vegetation ordination at the southern Chihuahua Desert (San Luis Potosí, México)", *Plant Ecology*, 174: 1-9.
- HUNT, D. (2006). *The New Cactus Lexicon*. Dh Books, Milborne Port. 373 pp.
- JACOBSEN, H. 1960. *A handbook of succulent plants: descriptions, synonyms and cultural details for succulents other than Cactaceae*. Blandford Press, London.
- JIMÉNEZ-LÓPEZ, G., E. PIMIENTA-BARRIOS y A. Muñoz-Urías (1995). "Estudio anatómico del tallo de pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) (Weber) Buxbaum)", *Cactáceas y suculentas mexicanas*, 40 (3): 51-58.
- KOLEFF, P., K. J. GASTON y J. J. LENNON (2003). "Measuring beta diversity for presence-absence data", *Journal of Animal Ecology*, 72: 367-382.
- LARCHER, W. (1980). *Physiological Plant Ecology*. 2a edición. Springer-Verlag, Nueva York.
- LEUENBERGER, B. E. (1986). "Pereskia (Cactaceae)", *Mem. New Cork Bot. Gard.*, 41: 1-141.
- LINDSAY, W.L. y W. A. NORVELL (1978). "Development of a DTPA soil test for zinc, iron, manganese and cooper", *Soil Science Society of America Journal*, 42: 421-428.
- MAGURRAN, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell. 256 p.
- MALDONADO, T. R., B. J. D. ETCHEVERS, G. G. ALCÁNTAR, A. J. RODRÍGUEZ y L. M. T. COLINAS (2001). "Estado nutricional del limón mexicano en suelos calcimórficos", *TERRA*, 19: 163-174.
- MAUSETH, J. D. (1990). "Continental drift, climate, and the evolution of cacti", *Cactus and Succulent Journal*, 62: 301-308, Los Angeles.

- MAUSETH, J. D. (1999). "Anatomical adaptations to xeric conditions in *Maihuenia* (Cactaceae), a relictual, leaf-bearing cactus", *Journal of Plant Research*, 112: 307-315.
- (2004). "Wide-band tracheids are present in almost all species of Cactaceae", *Journal of Plant Research*, 117: 69-76.
- (2006). "Structure - function relationships in highly modified shoots of Cactaceae", *Annals of Botany*, 98: 901-926.
- (2007). "Tiny but complex foliage leaves occur in many 'leafless' cacti (Cactaceae)", *International Journal of Plant. Sciences*, 168: 845-853.
- MCCUNE, B. y J.B. GRACE (2004). *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon, USA. 300 p.
- MCCUNE, B. y M. J. MEFFORD (1999). *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data V.4.10*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- MCCUNE, B. (1994). "Improving community analysis with Beals Smoothing function", *Ecoscience* 1: 82-86.
- MEDINSKI, T.V., A. J. MILLS, K. J. ESLER, U. SCHMIEDEL y N. JURGENS (2010). "Do soil properties constrain species richness? Insights from boundary line analysis across several biomes in south western Africa", *Journal of Arid Environment*, 74: 1052-1060.
- MILCHUNAS, G. y I. NOY-MEIR (2002). "Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity", *OIKOS*, 99: 113-130.
- MOLLES, M. C. Jr. (1999). *Ecology. Concepts and Applications*. McGraw Hill, USA, 509 p.
- MOURELLE, C. y E. ESCURRA (1997). "Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors", *Journals of Vegetation Science*, 8: 557-558.
- MUELLER-DOMBOIS, D. y H. ELLENBERG (1974). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- NYFFELER, R. (2002). "Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences", *American Journal of Botany*, 89: 312-326.
- (2007). "The closest relatives of cacti: Insights from phylogenetic analyses of chloroplast and mitochondrial sequences with special emphasis on relationships in the tribe Anacampseroteae", *American Journal of Botany*, 94: 89-01.
- NOBEL, P. S. (1988). *Environmental Biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press, Nueva York.

- OLSEN, S. R., C. V. COLE, F. S. WATANABE y L. A. DEAN (1954). "Estimation of available phosphorus in soil by extraction with sodium carbonate". U.S. Depart. of Agricul. Circ. 939.
- ORTEGA-BAES, P., S. SÜHRING, J. SAMAJA, E. SOTOLA, M. ALONSO-PERADO, S. BRAVO y H. GODÍNEZ-ÁLVAREZ (2010). "Diversity and conservation in the cactus family", en K. G. Ramawat (ed.) *Desert plants*. Springer-Verlag. Berlín-Heidelberg.
- PIMIENTA-BARRIOS, E. (1990). *El nopal tunero*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco. 237 p.
- PIPER, C.S. (1944). *Soil and Plant Analysis*. University of Adelaide. Australia.
- RICHARDS, L. A. (ed.) (1954). *Diagnosis and improvement of saline and alkali soils*. US Salinity Lab., US Department of Agriculture Handbook 60. California, USA.
- RICHARDS, M.B., W.D. STOCK y R.M. COWLING (1997). "Soil nutrient dynamics and community boundaries in the Fynbos vegetation of South Africa", *Plant Ecol.*, 130: 143-153.
- RZEDOWSKI, J. (1956). "Notas sobre la flora y la vegetación del estado de San Luis Potosí, III. Vegetación de la región de Guadalcázar", *Anales del Instituto de Biología*, Universidad Nacional Autónoma de México, 27: 169-228.
- (1965). "Vegetación del estado de San Luis Potosí", *Acta Científica Potosina*, 5: 5-291.
- SÁNCHEZ-MEJORADA, H. (1982). "Some prehispanic uses of cacti among the indians of Mexico". Gobierno del Estado de México, Secretaría de Desarrollo Agropecuario, Dirección de Recursos Naturales. México. 42 pp.
- SCHLUTER, D. y R. E. RICKLEFS (1993). "Species diversity, an introduction to the problem", en R. Ricklefs y D. Schluter (eds.) *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- SHISHKOVA, S., T. L. ROST y J. G. DUBROVSKY (2008). "Determinate root growth and meristem maintenance in angiosperms", *Annals of Botany*, 101: 319-340.
- SHMIDA, A. y M. V. WILSON (1985). "Biological determinants of species diversity", *Journal of Biogeography*, 12, 3-20.
- STEENBERGH, W. y C. LOWE (1976). "Ecology of the Saguaro. I) The role of freezing weather on a warm-desert plant population", en *Research in the parks*. National Park Service Symposium Series, núm. 1 U. S. Government Printing Office, Washington, D.C., pp. 49-92.
- TANSLEY, A. G. (1917). "On competition between *Galium saxatile* L. (G. hereynium Weig) and *G. sylvestre* (G. aspernum Schreb.) on different types of soil", *J. Biol.*, 5: 173-179.

- TILMAN, D. (1982). *Resource competition and community structure. Monographs in Population Biology*. Princeton, N. J.: Princeton University Press. 296 p.
- WALKLEY, A. y A. BLACK (1934). "An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method", *Soil Science*, 37: 29-38.
- WHITTAKER, R. H. (1972). "Evolution and measurement of species diversity", *Taxon*, 21: 213-251.
- (1977). "Evolution of species diversity in land communities", *Evol. Biol.*, 10: 1-67.
- WILSON, M. y A. SHMIDA (1984). "Measuring beta diversity with presence-absence data", *Journal of Ecology*, 73: 1055-1064.
- WRIGHT, S. J. (1992). "Seasonal drought, soil fertility and species density of tropical forest plant communities", *Trends Ecol. Evol.*, 7: 260-263.
- YEATON, R. I. y M. L. CODY (1979). "The distribution of cacti along environmental gradients in the Sonoran and Mojave deserts", *Journal of Ecology*, 65: 529-541.
- YODER, C. K. y R. S. NOWAK (2000). "Phosphorus acquisition by *Bromus madritensis* ssp. *rubens* from soils interspaces shared with Mojave Desert shrubs", *Functional Ecology*, 14: 685-692.
- ZAVALA-HURTADO, J. A. y P. L. VALVERDE (2003). "Habitat restriction in *Mammillaria pectinifera*, a threatened endemic mexican cactus", *J. Veg. Sci.*, 14: 891-898.

**TESIS/CUCBA**