

Mariana Bravo-Mendoza, Adriana Espinosa-Cantú, Iván Castellanos-Vargas, Zenón Cano-Santana  
Tamaño de *Neobuxbaumia tetetzo* y longitud de sus espinas apicales en un gradiente de luz bajo *Mimosa*  
*luisana*, un arbusto nodriza  
*Acta Botánica Mexicana*, núm. 79, abril, 2007, pp. 69-80,  
Instituto de Ecología, A.C.  
México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57407904>



*Acta Botánica Mexicana*,  
ISSN (Versión impresa): 0187-7151  
[rosamaria.murillo@inecol.edu.mx](mailto:rosamaria.murillo@inecol.edu.mx)  
Instituto de Ecología, A.C.  
México

¿Cómo citar?

Fascículo completo

Más información del artículo

Página de la revista

[www.redalyc.org](http://www.redalyc.org)

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

TAMAÑO DE *NEOBUXBAUMIA TETETZO* Y LONGITUD DE SUS  
ESPINAS APICALES EN UN GRADIENTE DE LUZ BAJO  
*MIMOSA LUISANA*, UN ARBUSTO NODRIZA

MARIANA BRAVO-MENDOZA, ADRIANA ESPINOSA-CANTÚ, IVÁN CASTELLANOS-VARGAS  
Y ZENÓN CANO-SANTANA

Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias,  
Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Ciudad Universitaria,  
04510 México, D.F. México zcs@hp.fcencias.unam.mx

RESUMEN

Las condiciones ambientales y los recursos bajo el dosel de un arbusto nodriza no son uniformes y afectan las tasas de crecimiento y de supervivencia de las plantas que lo usan como refugio, así como algunas características morfológicas. En el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, se estudió el efecto que tiene la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en función de su distancia al centro de *Mimosa luisana* sobre dos características morfométricas de *Neobuxbaumia tetetzo*: (1) la longitud de las espinas apicales y (2) el tamaño de los individuos. Se encontraron correlaciones significativas y positivas entre la longitud máxima de las espinas apicales y su distancia al centro del arbusto, así como entre el tamaño de *N. tetetzo* y la longitud de las espinas apicales. Del mismo modo, el tamaño de *N. tetetzo* y su distancia al centro de la nodriza guardan una correlación significativa y positiva. Un análisis de regresión múltiple mostró que el largo de las espinas apicales de *N. tetetzo* se vincula con el tamaño del individuo, pero no de su distancia al arbusto. Por su parte, el tamaño de *N. tetetzo* es una característica dependiente de su distancia a la nodriza. Se discute el hecho de que cuando *N. tetetzo* se establece cerca de la periferia de *M. luisana* existe una baja probabilidad de reclutamiento debida a la incidencia de altos niveles de radiación, los cuales también pueden afectar negativamente el crecimiento de *N. tetetzo*, debido a las altas temperaturas asociadas que afectan negativamente sus tasas fotosintéticas.

Palabras clave: longitud de espinas apicales, *Neobuxbaumia tetetzo*, radiación fotosintéticamente activa, Zapotitlán Salinas-Puebla.

ABSTRACT

Environmental conditions and resource availability under the canopy of nurse shrubs in xeric ecosystems are not homogeneous and affect growth rate, survivorship

and some morphological traits of young cacti plants. We studied the effect of a gradient of photosynthetically active radiation (PAR) on two traits of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*: (1) individuals height and (2) length of its apical thorns under the nurse shrub *Mimosa luisana* in the Zapotitlán Salinas Valley, Puebla (Mexico). We found a positive correlation between the length of the apical thorns and the distance from the nurse shrub, as well as between the height of *N. tetetzo* and the length of apical thorns. Likewise, the correlation between *N. tetetzo* size and the distance from the nurse shrub was positive. A multiple regression analysis showed that the length of the apical thorns depends on the size of *N. tetetzo* individuals, but not on the distance from the nurse shrub. Additionally, the sizes of the *N. tetetzo* individuals were also dependent on distance from the nurse shrub. When *N. tetetzo* establishes on the periphery of a nurse shrub the recruitment probability is low as a cause of the high radiation level. Likewise, this factor can have a negative effect on the growth rate because high temperatures reduce photosynthetic rates.

Key words: length of apical thorns, *Neobuxbaumia tetetzo*, photosynthetically active radiation, Zapotitlán Salinas-Puebla.

## INTRODUCCIÓN

El nodricismo es la relación que se da entre arbustos perennes y cactáceas (u otras plantas) que se reclutan bajo su sombra en ecosistemas desérticos. Esta relación favorece la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas de cactáceas, ya que los arbustos proveen un microambiente en el cual se puede disponer de niveles hídricos y de temperatura adecuados (Turner et al., 1966; Steenberg y Lowe, 1969; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet, 1991; Valiente-Banuet et al., 1991; Flores-Martínez et al., 1994; Valiente-Banuet y Arizmendi, 1997). Sin embargo, se ha sugerido que las plántulas de las cactáceas compiten entre sí por el acceso a los recursos del suelo y por la sombra generada bajo el arbusto, la cual reduce la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) en niveles que van de 65 a 77% (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet et al., 1991). De hecho, se espera que la influencia de un arbusto vecino les provea a las plántulas de los cactus una baja disponibilidad de nutrientes y de agua, y a la vez promueva la competencia entre ella reduciendo su tasa de crecimiento (Tewksbury y Lloyd, 2001; Godínez-Alvarez et al., 2003), de tal manera que las que crecen debajo del dosel pueden llegar a tener la mitad del tamaño en comparación con aquéllas que se desarrollan por fuera de su dominio (Nobel, 1998). Smith y Huston (1989) propusieron que los patrones de crecimiento y supervivencia de las plantas se determinan

por una disyuntiva entre la tolerancia a la sequía y a la sombra, que son condiciones que no se presentan de modo uniforme bajo el dosel de una nodriza.

Por otro lado, se ha demostrado que las principales funciones de las espinas consisten en reducir la incidencia de la radiación y brindar protección contra herbívoros (Raven et al., 1992; Arreola, 1997; Nobel, 1998). En este estudio se pretende analizar el efecto que tiene el gradiente de RFA sobre la longitud de las espinas apicales y sobre el tamaño de los individuos de *Neobuxbaumia tetetzo* distribuidos bajo el arbusto *Mimosa luisiana*. Se espera que aquellos individuos de *N. tetetzo* que se encuentran alejados del centro de la nodriza intercepten mayor cantidad de radiación solar, por lo que las espinas apicales tendrán mayor longitud en comparación con las que se desarrollan en las proximidades de ésta. Asimismo, se postula que los individuos que crecen bajo la influencia del dosel incrementen su tamaño a medida que se localicen más lejos del centro del arbusto, debido al efecto benéfico de la radiación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Sitio de estudio.** El trabajo se realizó en el Valle de Zapotitlán Salinas, ubicado a 18°20' N y 97°28' O en el sur del estado de Puebla. La localidad se encuentra en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, donde la aridez se debe a la sombra orográfica de lluvia producida por la Sierra Madre Oriental (Valiente-Banuet et al., 1991). La vegetación ha sido clasificada como matorral xerófilo por Rzedowski (1978), y se considera como una tetechera, debido a la dominancia de *Neobuxbaumia tetetzo* (Rzedowski, 1978; Núñez-Cosío, 1993).

**Especies estudiadas.** *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg (Cactaceae) alcanza alturas superiores a los 10 m, produciendo de dos a cinco ramas por individuo adulto a partir de un tronco principal (Bravo-Hollis, 1978; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Sus tallos se caracterizan por ser cilíndricos, carecer de hojas y presentar costillas, sus espinas tienen de 5 a 20 mm de largo y se dirigen hacia abajo (Bravo-Hollis, 1978; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Esta planta crece en laderas de los cerros formando parte de la vegetación de las selvas bajas espinosas y caducifolias (Bravo-Hollis, 1978; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) en asociaciones con plantas que actúan como sus nodrizas, una de las cuales es *Mimosa luisiana* Brandegees (familia Mimosaceae), arbusto de ramas extendidas y follaje deciduo, cuyo periodo de floración se efectúa durante la temporada de lluvias,

y es una especie endémica de México que se distribuye en Puebla y Oaxaca (Flores-Martínez et al., 1994; Arias-Toledo et al., 2001).

Medidas de las plantas. En octubre de 2004 se midió la distancia de 100 individuos jóvenes de *N. tetetzo* respecto al centro de su planta nodriza. También se registró la altura del cacto y la longitud de la espina apical más grande. Se hizo un análisis de regresión múltiple para determinar el efecto de la mencionada distancia y del tamaño de *N. tetetzo* sobre la longitud de sus espinas apicales. Asimismo, se obtuvo una regresión lineal de la altura de *N. tetetzo* en función de la distancia al centro de *M. luisana*.

En enero de 2005 se midió el gradiente de radiación fotosintéticamente activa (RFA) bajo la cobertura de 10 arbustos de *M. luisana* utilizando un radiofotómetro (mod. Li-Cor Li-185B) con un sensor de moles de RFA mod. LI-190 calibrado previamente en laboratorio. Las lecturas se realizaron en condiciones de cielo despejado entre las 11:45 y las 13:30 horas. Para cada arbusto nodriza se registraron los datos desde su centro hasta el exterior en los cuatro puntos cardinales (en una zona completamente abierta con 100% de la RFA). Con estas lecturas se calculó el porcentaje de radiación incidente como una función de la distancia a los tallos centrales de la nodriza y finalmente, se obtuvo el modelo correspondiente con una regresión polinomial.

Se realizaron pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov con frecuencias ajustadas por probabilidades de Lilliefors y se corroboraron con una prueba *W* de Shapiro-Wilk (Sokal y Rohlf, 1995; Zar, 1999). También se verificó la homoscedasticidad de los datos (Zar, 1999). Todos los procedimientos estadísticos se llevaron a cabo con el programa Statistica ver. 5.0 (StatSoft, Co.).

## RESULTADOS

Los individuos de *N. tetetzo* midieron entre 4.8 y 100 cm. Las espinas apicales por su parte, tuvieron 0.5 y 3.0 cm de largo y sus distancias al centro de *M. luisana* se registraron en un intervalo de 6.0 a 141.0 cm (Cuadro 1). La única mensuración que tuvo una distribución normal fue la altura de *N. tetetzo*, pero no la longitud de las espinas apicales, su distancia a *M. luisana* ni el porcentaje de RFA. Por otro lado, los datos que presentaron homogeneidad de varianzas fueron la altura de *N. tetetzo* y la longitud de las espinas apicales pero no su distancia a *M. luisana* ni las mediciones de RFA. A pesar de lo anterior se corrieron los análisis estadísticos, ya que las regresiones son robustas a las violaciones a la normalidad y a la homoscedasticidad de los datos (Jacques y Norusis, 1973; Zar, 1999).

Cuadro 1. Variación de la longitud de las espinas apicales, de la distancia a la nodriza y de la altura de individuos de  $\leq 100$  cm de *Neobuxbaumia tetetzo* en Zapotitlán Salinas, Puebla.  $N=100$ .

VARIABLES	Promedio $\pm$ e.e.	Intervalo
Distancia a la nodriza (cm)	48.0 $\pm$ 33.97	6.0 - 141.0
Tamaño de <i>N. tetetzo</i> (cm)	29.3 $\pm$ 20.02	4.8 - 100.0
Longitud de la espina apical mayor (cm)	2.3 $\pm$ 1.28	0.5 - 3.0

El análisis de regresión múltiple mostró que la longitud de las espinas apicales de *N. tetetzo* es una característica vinculada con el tamaño del individuo e independiente de la distancia a la que un individuo se encuentra respecto al tallo central del arbusto nodriza (Cuadro 2). La ecuación resultante de la regresión que explica la relación entre la altura de *N. tetetzo* ( $X$ ) y la longitud de sus espinas ( $Y$ ) es:  $Y = -0.0009X^2 + 0.112X + 0.138$  ( $r^2 = 0.473$ ; Fig. 1). En la expresión anterior, el término cuadrático correspondiente a la altura de *N. tetetzo* fue significativo ( $r^2 = 0.196$ ,  $t = 4.90$ , g.l. = 98,  $P < 0.0001$ ). Asimismo, se encontró que la altura de *N. tetetzo* ( $Y$ ) es una característica dependiente de su distancia al centro de la nodriza ( $X$ ), en términos de la ecuación:  $Y = 0.128X + 23.166$  ( $r^2 = 0.047$ ; Cuadro 3 y Fig. 2).

Los individuos de *N. tetetzo* de mayores tamaños se registraron en el intervalo de 80 a 100 cm de distancia a su arbusto nodriza, mientras que los más pequeños lo hicieron de 0 a 20 cm y de 140 a 141 cm de separación (Fig. 3). Por otra parte, la mayor cantidad de individuos de *N. tetetzo* se registró dentro de los primeros 40 cm desde el centro de la nodriza, disminuyendo paulatinamente hasta los 120 cm (Fig. 4).

Cuadro 2. Análisis de regresión múltiple para determinar el efecto de la distancia al centro del arbusto nodriza y el tamaño de individuos de  $\leq 100$  cm de *Neobuxbaumia tetetzo* sobre la longitud de sus espinas apicales en Zapotitlán Salinas, Puebla.  $N = 100$ , g.l. = 98.

Factor	Estimador $\pm$ e.e.	$t$	$P$
Distancia a la nodriza (cm)	0.004 $\pm$ 0.003	1.332	0.186
Tamaño de <i>N. tetetzo</i> (cm)	0.036 $\pm$ 0.005	6.642	$\ll 0.001$
Intercepto	1.077 $\pm$ 0.221	4.879	$< 0.001$

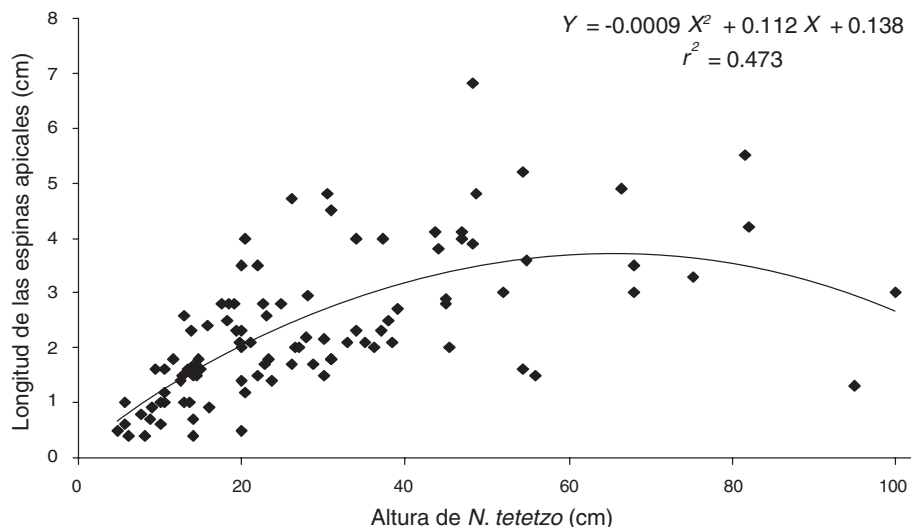


Fig. 1. Longitud de las espinas apicales de individuos de  $\leq 100$  cm en función de la altura de *Neobuxbaumia tetetzo* en Zapotitlán Salinas, Puebla ( $N= 100$ ).

Cuadro 3. Análisis de regresión lineal de la altura de individuos juveniles de *Neobuxbaumia tetetzo* juveniles en función de su distancia al centro de los arbustos nodriza en Zapotitlán Salinas, Puebla.  $N = 100$ , g.l. = 98.

Factor	Estimador $\pm$ e.e.	$t$	$P$
Distancia a la nodriza (cm)	0.128 $\pm$ 0.058	2.200	0.03
Intercepto	23.166 $\pm$ 3.418	6.776	$\ll 0.001$

Las plantas utilizadas para medir la RFA tuvieron un radio de cobertura de entre 60 y 240 cm y la radiación registrada varió de 30 a 1920  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Hubo un incremento gradual de la RFA conforme las lecturas se tomaban más lejos del centro del arbusto nodriza. En el último sólo incidió 40.25% de la RFA, mientras que cerca del exterior, este valor fue muy cercano a 100% (Fig. 5). La relación del gradiente de la RFA y la distancia a la nodriza es de tipo polinomial y se explica por la ecuación:  $Y = 0.00002X^3 - 0.0067X^2 + 0.939X + 40.913$  ( $r^2 = 0.873$ ). En la expresión anterior, los

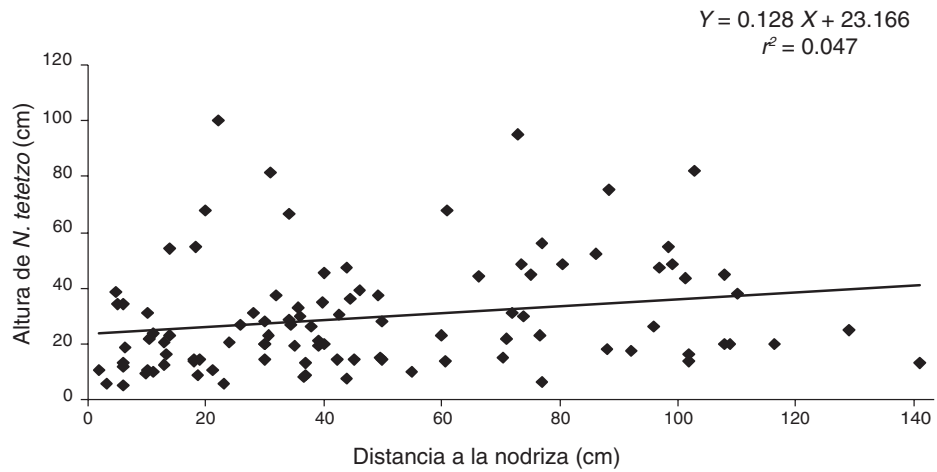


Fig. 2. Altura de plantas juveniles de *Neobuxbaumia tetetzo* en función de su distancia al centro de *Mimosa luisana* en Zapotitlán Salinas, Puebla (N = 100).

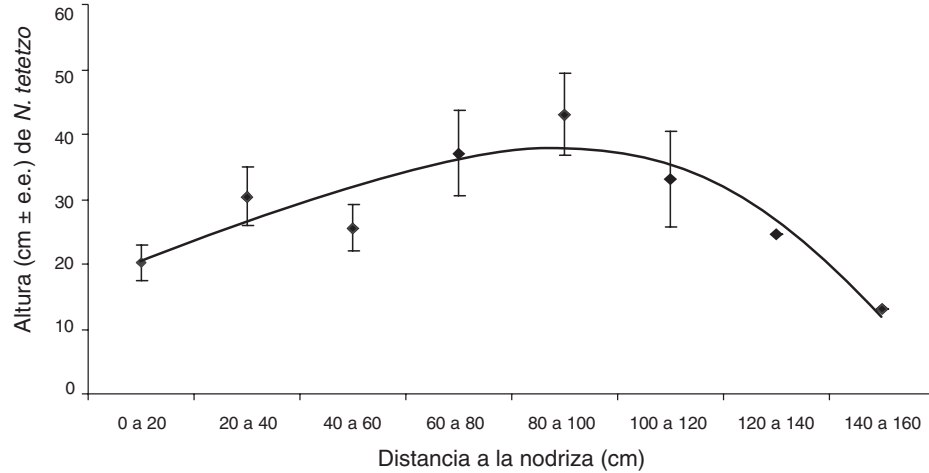


Fig. 3. Variación de la altura promedio de las plantas juveniles < 1 m de *Neobuxbaumia tetetzo* en relación con su distancia al centro de *Mimosa luisana* en Zapotitlán Salinas, Puebla (N = 100).



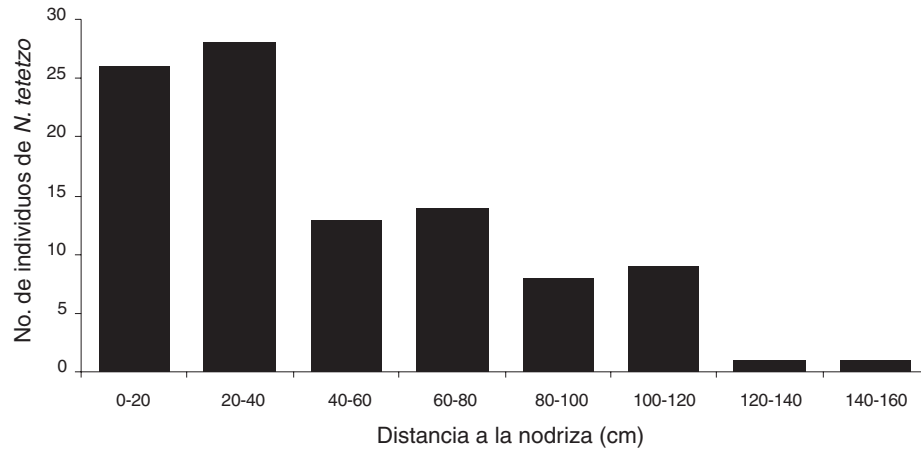


Fig. 4. Frecuencia de individuos juveniles <math>< 1\text{ m}</math> de *Neobuxbaumia tetetzo* en función de su distancia a *Mimosa luisana* en Zapotitlán Salinas, Puebla (N = 100).

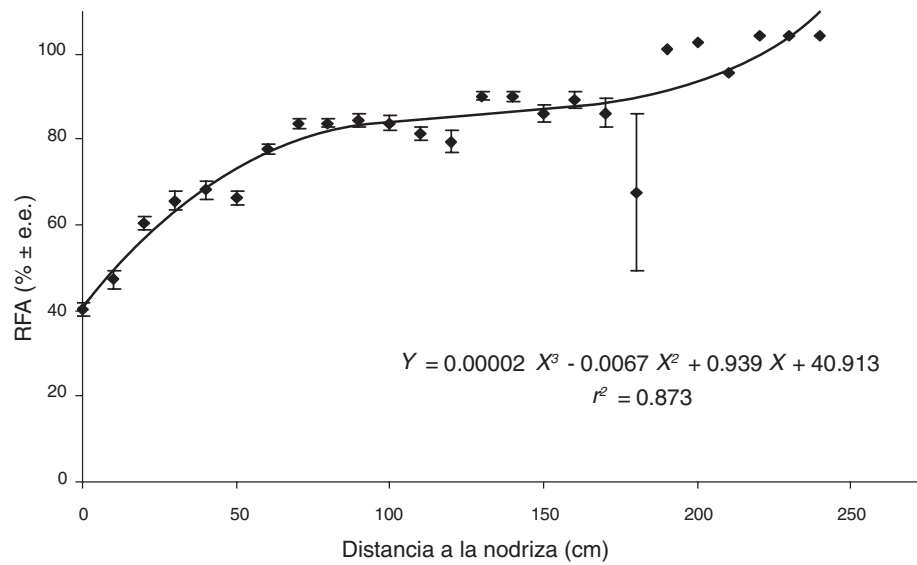


Fig. 5. Radiación fotosintéticamente activa (%) en función de la distancia al centro de *Mimosa luisana* en Zapotitlán Salinas, Puebla. Datos promedio de 40 puntos.

términos cúbicos y cuadráticos fueron significativos ( $X^2$ :  $r^2 = 0.535$ ,  $t = 5.15$ , g.l. = 23,  $P < 0.0001$ ;  $X^2$ :  $r^2 = 0.617$ ,  $t = 6.08$ , g.l. = 23,  $P < 0.0001$ ).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Con este estudio podemos predecir que un individuo juvenil de *N. tetetzo* de talla grande tendrá espinas apicales largas independientemente de su ubicación con respecto al arbusto nodriza y de la cantidad de radiación solar recibida. La longitud de las espinas apicales de esta especie columnar gigante guarda una relación polinomial de segundo orden con la altura de los individuos, indicando que el tamaño de las mismas puede estar determinado por una relación alométrica con respecto a la dimensión de la planta, esto es, son más largas conforme el tetecho crece hasta un límite (Fig. 1).

Por otro lado, se encontró una correlación positiva y significativa entre la distancia a la nodriza y la altura de *N. tetetzo* ( $r = 0.217$ , g.l. = 98,  $P < 0.05$ ). Se ha sugerido que los cactus que crecen alejados del centro del arbusto se exponen a mayores porcentajes de RFA con lo cual incrementan su talla y su supervivencia (Nobel, 1998). Este fenómeno, sin embargo, sucede hasta determinada distancia de la nodriza. Los individuos de *N. tetetzo* ubicados aproximadamente después de los 100 cm de *M. luisana* tienden a disminuir de tamaño (Fig. 3). Asimismo, la frecuencia de plantas alejadas a más de 120 cm decrece notoriamente, lo cual está relacionado con la incidencia de RFA mayor de 79.85% (Figs. 4 y 5). Tales datos sugieren que la incidencia de la RFA influye en la altura de *N. tetetzo* y en las probabilidades de su reclutamiento bajo la sombra de *M. luisana* (Figs. 3, 4 y 5). Esto último está relacionado con el hecho de que al crecer lejos del dosel de la nodriza, tres son los factores principales que disminuyen la supervivencia de las plántulas: la mayor probabilidad de consumo por algún herbívoro, el alto porcentaje de radiación incidente y una menor humedad (Steenbergh y Lowe, 1969; Franco y Nobel, 1989; Flores-Martínez, 1995; Valiente-Banuet y Arizmendi, 1997; Tewksbury y Lloyd, 2001). Una incidencia promedio de RFA cercana a 80%, en distancias intermedias al centro de la nodriza, favorece el crecimiento de los individuos jóvenes de *N. tetetzo* (Fig. 5).

La figura 6 es la representación gráfica de las variables que aquí hemos analizado e indica que a una distancia cercana a la nodriza se encuentra una mayor cantidad de individuos de *N. tetetzo*, pero una baja incidencia de RFA, lo cual determina que las alturas de los individuos juveniles sean pequeñas. No se descarta la posibilidad de que en esta zona también se presenten altos niveles de competencia

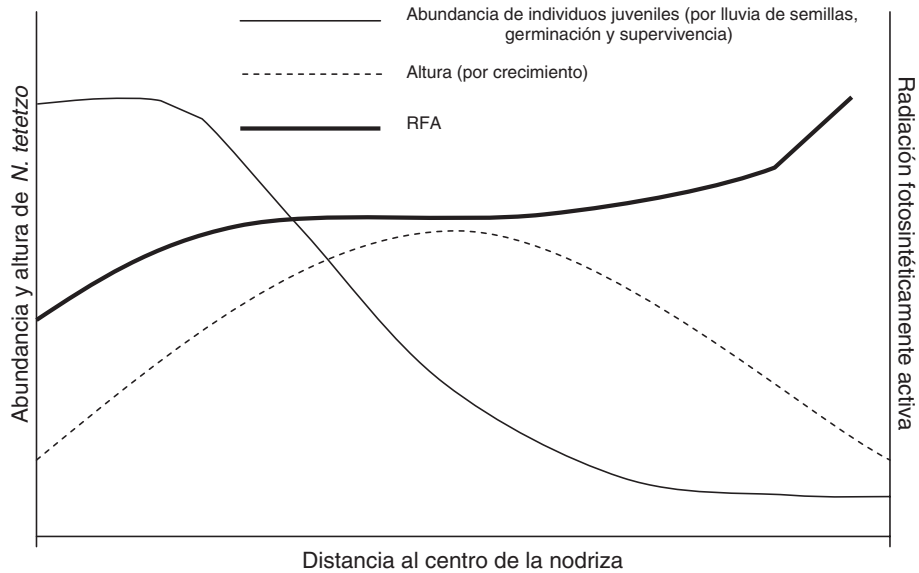


Fig. 6. Modelo de variación de altura y abundancia de individuos  $< 1$  m de *Neobuxbaumia tetetzo* en función de la RFA y su distancia al centro de *Mimoso luisana* en Zapotitlán Salinas, Puebla. Se sugiere que la altura de los individuos está determinada por efecto de la incidencia diferencial de RFA sobre el crecimiento de los cactus, en tanto que la abundancia está determinada por lluvia de semillas, germinación y supervivencia de los tetechos.

por luz, agua y nutrientes, asociados al apiñamiento de cactus. Sin embargo, cuando *N. tetetzo* se establece cerca de la periferia de *M. luisana* existe una baja probabilidad de reclutamiento. Lo anterior puede deberse a varios factores, entre los que se encuentran una reducida lluvia de semillas, una baja capacidad germinativa y una baja probabilidad de supervivencia. La última puede estar determinada en la periferia por la incidencia de altos niveles de radiación, los cuales, también deben afectar negativamente el crecimiento de estas plantas, debido a que las altas temperaturas y bajos niveles de humedad, a su vez, afectan negativamente las tasas fotosintéticas. Otra posibilidad, es que en la periferia de los arbustos nodriza, el reclutamiento de las semillas puede verse afectado negativamente por el impacto de especies granívoras, tal como han encontrado Steenbergh y Lowe (1969) para el caso de la cactácea columnar *Carnegiea gigantea*. El resultado de estos procesos es que a cierta distancia del centro del arbusto nodriza existe un balance óptimo entre supervivencia y crecimiento. Falta corroborar este modelo llevando a cabo trabajos experimentales.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a las siguientes personas por sus contribuciones: al Dr. Víctor Barradas el préstamo del radiofotómetro, al Biól. Marco A. Romero por su asistencia técnica, a la Biól. Yuriana Martínez Orea por la revisión del resumen en inglés, a los Bióls. Eliud Rodríguez Becerril y León Hernández Herrerías por su ayuda en el trabajo de campo y a tres revisores anónimos cuyos comentarios y observaciones ayudaron a mejorar significativamente este manuscrito. Esta investigación fue parcialmente patrocinada por la Unidad de Enseñanza de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

## LITERATURA CITADA

- Arias-Toledo, A., T. Valverde-Valdés y J. Reyes-Santiago. 2001. Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. Instituto Nacional de Ecología-Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. 79 pp.
- Arreola, H. 1997. Formas de vida y características morfológicas. In: Zavala-Hurtado, J. A. (ed.). Cactáceas: Suculentas mexicanas. CVS Publicaciones, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Universidad Nacional Autónoma de México y Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F. pp. 27-31.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 743 pp.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las cactáceas de México. Vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 643 pp.
- Flores-Martínez, A. 1995. Patrones de supervivencia de plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg bajo la sombra de tres especies de arbustos nodriza en una zona semiárida de Puebla (México). Tesis de maestría en ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 39 pp.
- Flores-Martínez, A., E. Ezcurra y S. Sánchez-Colón. 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. J. Ecol. 82: 325-330.
- Franco, A. y P. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cactus. J. Ecol. 77: 870-886.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Báez. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. Bot. Rev. 69: 173-203.
- Jacques, J. A. y M. Norusis. 1973. Sampling requirements on the estimation of parameters in heteroscedastic linear regression. Biometrics 29: 771-780.
- Nobel, P. 1998. Los incomparables agaves y cactus. Trillas. México, D.F. 211 pp.
- Núñez-Cosío, H. 1993. Determinación de edades de una cactácea columnar gigante *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg, en Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

- (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 23 pp.
- Raven, P., R. Evert y S. Eichhorn. 1992. *Biología de las plantas*. Reverté. México, D.F. 791 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Smith, T. y M. Huston. 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 83: 49-69.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman. 3a. ed. Nueva York. 887 pp.
- Steenbergh, W. y C. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825-834.
- Tewksbury, J. y J. Lloyd. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127: 425-434.
- Turner, R., S. Alconn, G. Olin y J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Bot. Gaz.* 127: 95-102.
- Valiente-Banuet, A. 1991. Dinámica del establecimiento de cactáceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodriza en desiertos. Tesis de doctorado. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 250 pp.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevena, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard y E. Vázquez. 1991. Spatial relationship between cacti and nurse shrubs in a semiarid environment in Central Mexico. *J. Veg. Sci.* 2: 15-20.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *J. Ecol.* 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A. y M. del C. Arizmendi. 1997. Interacciones entre cactáceas y animales: polinizadores, dispersión de semillas y nuevos individuos. In: Zavala-Hurtado, J. A. (ed.). *Cactáceas: Suculentas mexicanas*. CVS Publicaciones, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca, Universidad Nacional Autónoma de México y Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F. pp. 61.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. Upper Saddle River, Nueva Jersey. 663 pp.

Recibido en marzo de 2005.

Aceptado en noviembre de 2006.