ORDENACIÓN DE LAS POBLACIONES SILVESTRES DE PITAYO Y CARDÓN EN LA CUENCA DE SAYULA, JALISCO¹

FRANCISCO MARTÍN HUERTA-MARTÍNEZ¹, EDMUNDO GARCÍA-MOYA¹,
JOSÉ LUIS FLORES-FLORES¹ Y EULOGIO PIMIENTA-BARRIOS²

¹Programa de Botánica, Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados,
Montecillo, México C.P. 56230, México. Teléfono y FAX (595) 2 02 47.

²Departamento de Ecología, División de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de Guadalajara,
Guadalajara, Jalisco C.P. 45030, México.

Resumen: Se estudian las relaciones ecológicas existentes entre las poblaciones silvestres de "pitayo" y "cardón" en la Cuenca de Sayula, Jalisco. Se utilizó un enfoque multivariable considerando tres conjuntos de variables explicatorias: físico-geográficas (FG), edáficas (E) y bióticas (B). Se detectó la presencia de tres especies de cactáceas columnares, *Stenocereus dumortieri*, *Pachycereus grandis* y *Stenocereus queretaroensis*. De acuerdo a un análisis de correspondencia desprovisto de tendencia (DCA), la longitud del gradiente fue de 3.59 Unidades de Desviación Estándar (DE), con lo cual se justifica el uso del modelo unimodal de respuesta de las especies. Posteriormente, mediante un análisis de correspondencia (AC), se manifiesta que el arreglo de los sitios y las especies se relacionan con un supuesto gradiente de humedad. Debido a la presencia de valores aberrantes en algunas variables, fue necesario declarar pasivos algunos sitios en el análisis de correspondencia canónica (ACC). Las variables seleccionadas fueron: a) físico-geográficas (FG): latitud, longitud, altitud y exposición y; b) edáficas (E): potasio, capacidad de intercambio catiónico y porcentaje de arena. De estos componentes, los primeros explican el 28.94% y los segundos el 23.66% de la variación de los datos de especies, y la interacción de ambos el 8.23%. Los árboles y arbustos acompañantes se relacionaron con las poblaciones de pitayo y cardón de dos formas: a) en tres poblaciones separadas, o b) como complejo: los atributos seleccionados fueron cobertura total y promedio de altura de los individuos del complejo, o bien de *S. dumortieri* y *P. grandis*, respectivamente, para la opción de especies separadas. Sin embargo, existe relación débil para las especies (17.4%), con la variación de los árboles y arbustos acompañantes.

Palabras clave: pitayo, cardón, *Stenocereus*, *Pachycereus*, análisis multivariable, Jalisco.

Abstract: The ecological relationships of "pitayo" and "cardón" were studied in the Sayula, Jalisco Basin. A multivariate approach was used considering three sets of explanatory variables: geographical (FG), edaphic (E) and biotic (B). Three columnar cacti species *Stenocereus queretaroensis*, and *S. dumortieri* and *Pachycereus grandis* were found. According to a detrended correspondence analysis the length of the gradient was 3.59 S.D., which justifies the use of unimodal response model for the species data. Also the results of a correspondence analysis showed a sites and species pattern related to a supposed moisture gradient. Due to the presence of outliers in some variables, it was necessary to use certain passive sites in the canonical correspondence analysis. The selected variables were: a) geographical: latitude, longitude, elevation and exposure; b) edaphic: potassium content, cation exchange capacity and sand percentage. Of these components of species data variation, the first explains 28.94% and the second one 23.66%, while the interaction of both explains only 8.23%. At the biotic level, the accompanying shrubs and tree species data were related to "pitayo" and "cardón" attributes in two ways: a) as three separated populations, or b) as a complex. The better selected attributes were total cover and average height of individual in the complex, or else *S. dumortieri* and *P. grandis*, respectively, for the species strategy. However, there was a poor relation for the species (17.4%), with the variation of the associated shrub and tree species.

Key words: pitayo, cardón, *Stenocereus*, *Pachycereus*, multivariate analysis, Jalisco

¹ Este trabajo forma parte de la tesis presentada por el primer autor como requisito para obtener el grado de Maestro en Ciencias.

En la Cuenca de Sayula, Jalisco, se establece una dinámica socioeconómica en torno a una cactácea columnar llamada "pitaya", que produce frutos comestibles de varios colores, y que se desarrolla de manera espontánea en las laderas expuestas generalmente S, SO y O. Es, además, una fuente de ingresos para habitantes de esta zona. Las primeras poblaciones cultivadas de pitayo se establecieron en esta zona a finales del siglo XIX (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994). El género de pitayas más importante para la cosecha de fruto en México es *Stenocereus* (Tribu Pachycereeae); siete especies de este género se cultivan por sus frutos, y en 1993 comprendían cerca de 500 ha de *S. griseus* plantadas en Puebla, Oaxaca, Tamaulipas y Veracruz y 1000 ha de *S. queretaroensis* en Jalisco, Michoacán y Querétaro. Estas pitayas tienen un rendimiento de frutos de cinco a 10 toneladas por hectárea y la mayoría son cosechadas en mayo (Nobel, 1994).

La importancia de los estudios ecológicos de esta planta radican en: 1] la conveniencia de tener información de las poblaciones silvestres de pitayo en la zona, dada su relevancia como recurso vegetal espontáneo; y 2] la comprensión de sus relaciones, que sirva de base para un aprovechamiento sostenido. Debido a lo anterior, en el presente trabajo se planteó el siguiente objetivo: precisar las condiciones del medio físico (geológicas, climáticas y edáficas) y del medio biótico (agrupamientos vegetales) que determinan la distribución y abundancia regional de *Pachycereus grandis* Rose, *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Buxbaum y *S. queretaroensis* (Web.) Buxbaum

Antecedentes

Los estudios de las especies de cactáceas presentes en la zona, son escasos y se limitan al pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web.) Buxbaum). Así, podemos referirnos al de Salcedo y Arreola (1991), quienes documentaron los aspectos del cultivo de esta especie en el municipio de Techaluta, Jalisco. Otra contribución es la de Lomelí y Pimienta (1993), quienes abordaron el tema de la demografía reproductiva de esta especie en el municipio antes referido. Jiménez (1993), estudió la anatomía del pitayo en plantas provenientes de los cultivares de Techaluta, Jalisco. Robles-Murguía (1994) refiere la anatomía y la fisiología comparativa entre *Opuntia ficus-indica* y *Stenocereus queretaroensis*. Pimienta-Barrios y Nobel (1994), consideran al pitayo como un cultivo moderno en las zonas áridas o semiáridas de México y consignaron el establecimiento de los primeros cultivares de pitayo en el área a finales del siglo pasado. Domínguez de la Torre (1995), estudió el efecto del suministro

de agua en el esfuerzo reproductivo del pitayo. Los trabajos mencionados previamente se realizaron en huertos familiares ubicados en la región de la Cuenca de Sayula. Entre los escasos trabajos realizados con poblaciones silvestres de pitayo se encuentran el de Huerta-Martínez (1995), Valencia-Díaz (1995) y Uribe-Ramírez (1997), que versan sobre aspectos ecológicos de las cactáceas columnares presentes en la región.

Área de estudio

El estudio se realizó en la porción centro sur de Jalisco, región conocida como Cuenca de Sayula, ubicada entre los 19° 54' y 22° 30' Norte y los 103° 32' y 103° 39' Oeste. Abarca parte de los municipios de Zacoalco de Torres, Techaluta, Amacueca y Atoyac. Limita al norte y noreste con la Sierra de San Marcos, al este con la confluencia de la Sierra de San Marcos con la Sierra del Tigre, al sur y sureste con la Sierra del Tigre y con una serie de lomeríos que separan Sayula de Zacoalco y al oeste con la Sierra de Tapalpa. La geomorfología de la zona consiste básicamente en una cordillera montañosa situada en su periferia, con altitudes de hasta 2700 msnm en el parteaguas y un valle amplio y extenso con terrenos aluviales situado a 1350 msnm, con pequeños cerros aislados circundados por algunas lagunas estacionales de aguas salobres. Las rocas ígneas extrusivas en la zona de estudio se encuentran representadas, en su mayor parte, por basalto y, en menor proporción, por brechas volcánicas. Existen también afloramientos muy escasos de caliza, lutita-arenisca y arenisca-conglomerado, que en realidad no llegan a representar una superficie importante (SPP, 1981). La topografía de la zona define el tipo de drenaje como endorréico. No existen cauces importantes, aunque en ocasiones las corrientes fluyen hacia el centro del valle durante un período prolongado, sobre todo en la estación lluviosa.

El clima es semicálido BS₁h'(h) w (w) (i)' g, semiseco BS₁ (h')w"(w) (e) g, con una precipitación invernal menor a 5 mm. La precipitación media anual es menor de 700 mm; el mes de agosto es el de mayor precipitación, hasta 140-150 mm, mientras que febrero y marzo son los más secos, ambos con una precipitación menor a 10 mm. La temperatura media anual es superior a 18°C. El mes más cálido es junio, con una temperatura que oscila entre 22 y 23°C y la mínima se registra en enero con 12-13°C.

Los suelos del centro del valle son de origen aluvial; se les tipifica como Solonchak órtico y Solonchak gléyico, con un contenido alto de sales en una capa u horizonte sálico o en todo su perfil. En las laderas

de los cerros encontramos Vertisol crómico, Feozem háplico (fase lítica) y Cambisol crómico (SPP, 1981).

La vegetación presente en la zona de estudio según la clasificación de Rzedowski (1978), corresponde al bosque tropical caducifolio. Ocupa la mayor parte de la superficie, y se restringe a las laderas de las montañas o cerros con suelos someros con ubicación entre los 1450 y los 1850 msnm. En este tipo de vegetación es común encontrar elementos tales como *Coursetia glandulosa* Gray. (Leguminosae), *Croton adspersus* Benth. (Euphorbiaceae), *Bursera grandifolia* Engelm. (Burseraceae), *Euphorbia colletioides* Benth. (Euphorbiaceae), *E. macvaughii* S. Carbajal (Euphorbiaceae), *Agonandra racemosa* (DC) Stand. (Opiliaceae), *Bursera bipinnata* (DC) Engelm. (Burseraceae), *Bursera fagaroides* (H.B.K.) Engelm. (Burseraceae), *Stenocereus queretaroensis* (Web.) Buxbaum (Cactaceae), *S. dumortieri* (Schied.) Buxbaum (Cactaceae). La vegetación halófila, se restringe a la parte central del valle en altitudes de 1 350 a 1 400 msnm, con elementos tales como *Sessuvium portulacastrum* L. (Aizoaceae), *Suaeda torreyana* Watson (Chenopodiaceae), *Dystichlis spicata* (L.) Greene (Gramineae), *Eragrostis obtusiflora* (Fourn.) Scribn. (Gramineae), *Sporobolus pyramidatus* (Lam.) Hitchc. (Gramineae). En orden de importancia les sigue el bosque espinoso, distribuido de los 1400 a los 1500 msnm, los elementos más frecuentes son: *Prosopis laevigata* (Willd.) (Leguminosae), *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Leguminosae), *Acacia farnesiana* (L.) Willd. (Leguminosae), *Opuntia fuliginosa* Griffiths (Cactaceae), *Croton ciliato-glandulosus* Ort. (Euphorbiaceae), *Celtis pallida* Torr. (Ulmaceae), etc. El bosque de encino presente de los 1 900 a los 2 100 msnm está compuesto básicamente por *Quercus castanea* Née, *Q. resinosa* Liembm., *Q. rugosa* Née, todas éstas de la familia de las fagáceas; en ocasiones, a partir de los 2 100 msnm, se asocian con elementos del género *Pinus* para formar el bosque de encino-pino.

Materiales y métodos

Muestreos y su ubicación. Se seleccionaron al azar 19 parcelas con una superficie de 600 m² (30 x 20 m), las cuales se orientaron en sentido de la pendiente. En éstas se registraron como variables físico-geográficas (FG): geología, pendiente, exposición, altitud, latitud, longitud. De las especies de pitayo y cardón se anotaron: densidad, altura y cobertura de las poblaciones.

Se procedió a realizar el muestreo de las especies arbustivas y arbóreas acompañantes en tres subparcelas de 40 m² por sitio (20 x 2 m), insertas en la macroparcela de 600 m². Se realizó el muestreo de suelo tomando una muestra compuesta en tres puntos, ubicados en la parte alta, media y baja de la parcela a una profundidad de 0 a 40 cm. Se utilizó una pala plana para extraer las muestras libres de hojarasca y raíces. Las muestras obtenidas se colectaron en bolsas de polietileno y se etiquetaron para su transporte y posterior análisis en laboratorio. Se registró la profundidad promedio de los tres puntos con base en la metodología descrita por Cuanalo de la Cerda (1990).

La información climática disponible de algunas localidades en el área no fue suficiente para realizar un análisis implícito de ellas en el esquema canónico, por lo cual se obtuvo de García (1987), para derivar únicamente los promedios mensuales y anuales de temperaturas y de precipitación. Con esta información se construyeron los climogramas de dos localidades, ubicadas una al norte, y la otra al sur de la zona.

La información obtenida en campo se procesó mediante el uso de técnicas multivariantes complementarias: ordenación. Se subdividió en tres etapas, para lo cual se usó el paquete de cálculo electrónico CANOCO (versión 3.1, ter Braak, 1989; Jongman *et al.*, 1987), las cuales se enumeran a continuación:

a) Análisis de correspondencia desprovisto de tenden-

Cuadro 1. Comparación de resultados entre el Análisis de Correspondencia Desprovisto de Tendencia (DCA) y Análisis de Correspondencia (AC).

Análisis		Eje				Inercia total
		1	2	3	4	
DCA	Valores propios	0.523	0.250	0.136	0.080	2.694
	Longitud del gradiente	3.589	2.254	3.008	1.595	
	% Varianza acumulada de las especies	19.400	28.700	33.700	36.700	
AC	Valores propios	0.523	0.402	0.359	0.243	
	% Varianza acumulada de las especies	19.400	34.300	47.700	56.700	

cia (DCA), para explorar la racionalidad del modelo de respuesta unimodal *vs* lineal.

- b) Análisis de correspondencia (AC), como esquema de ordenación, para mostrar la relación que guardan los sitios y las especies intrínsecamente, es decir, sin considerar, de manera explícita, factores causales bióticos o abióticos.
- c) Análisis de gradiente directo para incorporar de manera implícita variables restrictivas en la ordenación; en este caso se utilizó análisis de correspondencia canónica (ACC) una vez revisada la racionalidad del modelo de respuesta unimodal de los datos

El procedimiento de selección de variables, para todos los casos del ACC, fue que las variables incorporadas en el modelo tuvieran significancia de al menos 10%, de acuerdo a la Prueba de Permutación de Monte Carlo (PPMC). Se realizaron dos variantes de ACC, con la primera se buscó descubrir qué factores ecológicos están más relacionados con la variación de la comunidad vegetal y el segundo se intentó dilucidar la asociación entre especies leñosas con los atributos poblacionales del pitayo y cardón en las localidades donde concurren:

- 1] *Relaciones de factores abióticos con la comunidad.* Se propuso una subdivisión operativa de las variables relacionadas con el medio físico, como posibilidad explicativa de la variación de los datos de cobertura de las poblaciones de pitayo y cardón, así como de las especies acompañantes. Por una parte las denominadas como físico-geográficas (FG), que incluyen: geología, exposición, pendiente, altitud, latitud y longitud; por otro las edáficas (E) evaluadas en las muestras mediante análisis de laboratorio o bien en el sitio, las que se enumeran a continuación:
- (i) Profundidad promedio del suelo (PROF) de los tres puntos muestreados por sitio; (ii) pH (PH); (iii) porcentaje de nitrógeno (PORN); (iv) amonio (AMON); (v) nitrato (NITR); (vi) fósforo (FOSF); (vii) potasio (POTA); (viii) sodio (SODI); (ix) magnesio (MAGN); (x) calcio (CALC); (xi) bases totales (SBAS); (xii) materia orgánica (MAOR); porcentajes de: (xiii) limo (LIMO), (xiv) arena (AREN), (xv) arcilla (ARCI) y (xvi) capacidad de intercambio catiónico (CICA). El criterio de selección de estas variables, consistió en omitir del análisis aquellas que presentaron correlación fuerte entre sí, seleccionando las variables con mayor número de correlaciones altas y significativas con otras y eliminando las que tuvieran menores relaciones. En virtud de que CANOCO detectó valores extremos en ciertas variables al realizar la primer rutina (con todas las variables E), se procedió a declarar pasivos los sitios en que las variables presentaron dicha particularidad.

Figura 1. Ordenación de sitios (■) y especies (▲) en los dos primeros ejes de un AC sin restringir. Las equivalencias se refieren a las especies: ACCO = *Acacia cochliacantha*, ACFA = *Acacia farnesiana*, AMAD = *Amphipterigium adstringens*, BUPE = *Bursera bipinnata*, BUFA = *Bursera fagaroides*, BUPE = *Bursera penicillata*, CNSP = *Cnidoscolus spinosus*, EUMA = *Euphorbia macvaughii*, HETE = *Heliocarpus terebinthaceus*, IPIN = *Ipomoea intrapilosa*, LACA = *Lantana camara*, LEES = *Leucaena esculenta* LYAC = *Lysiloma acapulcensis* OPS2 = *Opuntia atropes*, OPS1 = *Opuntia jaliscana*, PLPU = *Plumbago pulchella* PRLA = *Prosopis laevigata*, STDU = *Stenocereus dumortieri*, STQU = *Stenocereus queretaroensis*, TEST = *Tecoma stans*.

- 2] *Relaciones estructurales de la vegetación.* Los atributos del pitayo y cardón, por especie, fueron considerados como variables restrictivas de la ordenación de las especies acompañantes (árboles y arbustos) en los sitios donde concurren. Los atributos considerados fueron: número de individuos (DNUM), altura promedio (DPRA), cobertura promedio (DPRC) y cobertura total de *S. dumortieri* (DTCO); número de individuos (PNUM), altura promedio (PPRA), cobertura promedio (PPRC) y cobertura total de *P. grandis* (PTCO); número de individuos (QNUM), promedio de altura (QPRA), promedio de cobertura (QPRC) y cobertura total de *S. queretaroensis* (QTCO). De la misma manera, el programa detectó valores extremos, por lo que se procedió a realizar otro análisis declarando estos sitios como pasivos.
- 3] *Fraccionamiento de la variación.* Este esquema de fraccionamiento canónico de la variación se hizo de acuerdo con lo propuesto por Borcard *et al.*

Figura 2. Climograma de Atoyac(a) y Acatlán de Juárez, Jalisco (b).

(1992). Se reconocieron en este trabajo, de manera operativa, tres fuentes principales de la variación de las especies: medio físico-geográfico, edáfico y biótico. Esta etapa se realizó para considerar las variables geográficas *versus* edáficas como fuentes de variación de la matriz de sitios-especies, incluyendo a las de pitayo y cardón.

Resultados

Ordenación de la comunidad. El análisis de correspondencia desprovisto de tendencia (DCA) permitió estimar la longitud del gradiente asociada al Eje 1, la cual fue de 3.59 Unidades de Desviación Estándar (DE). En este análisis, el porcentaje acumulado de la varianza explicada (PAVE), de las especies hasta el eje 4 fue de 36.7% (cuadro 1).

El diagrama de ordenación (figura 1), muestra el arreglo de las especies y los sitios en torno a los ejes 1 y 2 de AC; en relación al primer eje el acomodo de sitios y especies en el diagrama se puede atribuir a un gradiente de humedad, de mayor a menor, que va de izquierda a derecha. Dicho gradiente se corrobora posteriormente con los climogramas (figura 2). Pueden señalarse tres conglomerados, aunque por limitaciones de espacio en el diagrama no se muestran todas las especies que se mencionan a continuación:

1] Sobre el eje 1 (con valores máximos sobre él) *Opuntia atropes* ocurre con valores de cobertura máxi-

mos en los sitios 14 y 08. Otras especies que presentan cierta preferencia por estos sitios son *Stenocereus dumortieri* y *Leucaena esculenta*; en este estudio son las especies de condiciones xéricas.

2] Sobre el eje 2 (con valores negativos) *Euphorbia macvaughii* y *Bursera grandifolia* alcanzan sus valores óptimos de cobertura en el sitio 04 (y otros cuyos centroides están próximos a éste); otras especies relacionadas son *Lysiloma acapulcensis*, *Agonandra racemosa* y *Acacia cochliacantha*.

3] Sobre el eje 2 (con valores positivos) *Prosopis laevigata*, *Tecoma stans* y *Bursera bipinnata* presentan sus valores óptimos de cobertura en los sitios 06 y 09.

En el diagrama se distingue una zona en la que sólo existen centroides de especies, la cual se asocia con especies ubicuas como *Bursera penicillata*, *Thevetia ovata*, *Cnidoculus spinosus*, *Amphypterigium adstringens*, *Bursera fagaroides*, *Stenocereus dumortieri* y *Leucaena esculenta*, las cuales presentan su separación máxima sobre el eje 1, no así sobre el 2, es decir, que difieren en sus óptimos en cuanto al supuesto gradiente de humedad.

Por otra parte, sobre el eje 2 (el extremo positivo), el sitio 12 aparece como aberrante debido a que es un sitio pobre florísticamente; sin embargo, una de las especies con valores de cobertura más altos en este sitio es *Prosopis laevigata*, cuyo centroide es el más próximo al del sitio en el diagrama. En este análisis el 56.7% de la variación total de los datos de las especies se explica con los cuatro primeros ejes del AC (cuadro 1).

Influencia de las variables físico-geográficas. CANOCO eligió cuatro de las seis variables FG: latitud (LATI), longitud (LONG), altitud (ALTI) y exposición (EXPO). En el cuadro 2 se consignan los coeficientes de correlación entre las variables geográficas y los ejes de ordenación para este análisis.

Los resultados del Análisis de Correspondencia Canónica mostraron que las cuatro variables explican el 37.89% de la variación total de los datos de las especies (comunidad), y su porcentaje de variación explicada acumulado hasta el eje 4 es igual, ya que son cuatro las variables relevantes a la variación de los datos. De acuerdo con la Prueba de Permutaciones de Monte Carlo, hay fundamento para confiar en que la relación para el eje 1 ($p = 0.02$) o la traza ($p = 0.01$), no se deban a efectos aleatorios, sino a las variables incorporadas en el modelo. Con las cuatro variables FG relevantes se detectó como aberrante a la longitud, con siete veces el promedio en el sitio 06 y con él las especies *Tecoma stans* y *Bursera bipinnata*. La altitud y la latitud presentaron correlación positiva, pero la más importante es la segunda. La parte occidente se aleja del cuerpo de agua estacional situado al centro del área, factor que puede estar influyendo de manera considerable en la humedad de los sitios ubicados en esta porción. Sin embargo, el gradiente más importante es el de latitud, ubicándose al S ambientes secos y al N los húmedos en el gradiente considerado. Las especies preferentes respectivas de ambas condiciones son *Leucaena esculenta*, *Stenocereus dumortieri*, *Bursera fagaroides* y *Opuntia atropes* (ambientes secos) y *Plumbago pulchella*, *Lantana* sp., *Acacia cochliacantha* y *Pereskopsis diguettii* (figura 3).

Relación suelo-comunidad. Los resultados obtenidos del ACC con las variables edáficas no correlacionadas (sodio, porcentaje de nitrógeno, arcilla, amonio, fósforo y potasio), reflejan que las variables seleccionadas

explican el 27.65% de la variación total de las especies ($100 \times 0.745/2.694$). El porcentaje de la variación explicada de los datos de la comunidad acumulado hasta el eje 4, es de 41.5% y la correlación entre especies y ambiente en el primer eje es de $R = 0.888$. De éstas, el potasio correlacionó con el eje 2 de especies con 0.68 y el fósforo con el eje 1 de especies con 0.61 (cuadro 3).

Las especies que presentaron sus valores de cobertura mayores a contenidos altos de potasio son *Opuntia atropes*, *Thevetia ovata*, *Prosopis laevigata* y *Cnidioscolus spinosus*; en el mismo sentido, respecto a fósforo, se pueden citar *Stenocereus dumortieri*, *Leucaena esculenta* y *Bursera penicillata*. Como especies preferentes de valores medios a bajos de ambos nutrientes se pueden citar a *Acacia cochliacantha*, *Stenocereus queretaroensis*, *Lysiloma acapulcensis* y *Agonandra racemosa*.

Cancelación del efecto de puntos de influencia de las variables edáficas, ACC con sitios aberrantes pasivos. Los resultados de este análisis se pueden apreciar en el cuadro 4, de los que puede destacarse que las variables consideradas (potasio, capacidad de intercambio catiónico y arena), explican el 31.9% de la variación total ($100 \times 0.663/2.079$), que, por ser tres las variables seleccionadas, la suma de los tres primeros valores propios coincide con la de los valores propios restringidos o canónicos ($0.381+0.192+0.09=0.663$). El porcentaje acumulado de variación explicada de los datos de especies hasta el eje 4 es de 47.5% ($100 \times 0.987/2.079$). Cabe destacar que con esta opción de análisis no hubo problemas de puntos de influencia. El potasio correlaciona con el eje 1 ($r = 0.72$), capacidad de intercambio catiónico lo hizo con el eje 2 ($r = 0.79$) y el contenido de arena con una correlación débil y negativa con el eje 1 ($r = -0.47$).

En el diagrama de ordenación (figura 4), se observan tres conglomerados principales, aunque men-

Cuadro 2. Matriz de correlación ponderada (con base en el total de la muestra) para el eje ambiental (EA) 1 y 2, eje de especies (EE) 1 y 2 con las variables geográficas significativas.

EE 1	1.0000			
EE 2	-.0284	1.0000		
EA 1	.9316	.0000	1.0000	
EA 2	.0000	.8872	.0000	1.0000
LATI	-.8178	.1827	-.8778	.2060
LONG	.4651	.6443	.4992	.7261
ALTI	-.2252	.0660	-.2417	.0743
EXPO	.0712	-.1936	.0764	-.2182
	EE1	EE2	EA1	EA2

Cuadro 3. Matriz de correlación ponderada (con base en el total de la muestra) para el eje ambiental (EA) 1 y 2, eje de especies (EE) 1 y 2 con las variables edáficas significativas.

EE 1	1.0000			
EE 2	-.0886	1.0000		
EA 1	.8880	.0000	1.0000	
EA 2	.0000	.8778	.0000	1.0000
AMON	.2319	-.5118	.2409	-.5830
FOSF	.6137	-.5999	.6911	-.6833
POTA	.5545	.6854	.6245	.7807
	EE1	EE2	EA1	EA2

Figura 3. Diagrama de dispersión del ACC con selección sobre las variables geográficas como restrictivas (sin declarar sitios pasivos); los números corresponden a los sitios (■) y las letras a los acrónimos de las especies (▲): ACCO = *Acacia cochliacantha*, ACFA = *Acacia farnesiana*, AMAD = *Amphypterigium adstringens*, BUBI = *Bursera bipinnata*, BUFA = *Bursera fagaroides*, BUPE = *Bursera penicillata*, CNSP = *Cnidoscolus spinosus*, EUMA = *Euphorbia macvaughii*, HETE = *Heliocarpus terebinthaceus*, IPIN = *Ipomoea intrapilosa*, LACA = *Lantana camara*, LYAC = *Lysiloma acapulcensis*, LEES = *Leucaena esculenta*, OPS2 = *Opuntia atropes*, OPS1 = *Opuntia jaliscana*, PLPU = *Plumbago pulchella*, PRLA = *Prosopis laevigata*, STDU = *Stenocereus dumortieri*, STQU = *Stenocereus queretaroensis*, TEST = *Tecoma stans*.

ción aparte se dará a los sitios pasivos. 1] Sobre el eje uno, con valores altos para éste, destacan los sitios 06, 12 y 18 como aquellos en que el potasio alcanza sus máximos valores (al no considerar los extremos de los sitios 08 y 09). En ellos *Tecoma stans*, *Prosopis laevigata*, *Celtis pallida* y *Opuntia jaliscana*, logran sus coberturas óptimas. 2] En el cuadrante II, con valores positivos y máximos para este eje y negativos sobre el eje 1, se encuentran los sitios 03, 04, 05 y 19; son aquellos en los que la capacidad de intercambio catiónico es mayor, y en ellos *Ficus cotinifolia* y *Stenocereus dumortieri* tienen su cobertura mayor. Se trata de sitios con contenido bajo de arena y potencialmente fértiles, porque aunque con superficie de adsorción alta, ésta puede estar saturada de cationes indeseables como el sodio; es el caso por ejemplo de los sitios 08 y 14 que presentan valores altos de sodio intercambiable, aunque recuérdese que de acuer-

Figura 4. Diagrama de ordenación correspondiente al ACC respecto a las variables edáficas relevantes al declarar pasivos en el análisis a los sitios 07, 08, 09 y 14, que muestra el arreglo de sitios (■) y especies (▲): ACCO = *Acacia cochliacantha*, ACFA = *Acacia farnesiana*, AMAD = *Amphypterigium adstringens*, BUBI = *Bursera bipinnata*, BUFA = *Bursera fagaroides*, BUPE = *Bursera penicillata*, CEPA = *Celtis pallida*, CNSP = *Cnidoscolus spinosus*, COGL = *Coursetia glandulosa*, CRAD = *Croton adspersus*, EUMA = *Euphorbia macvaughii*, FICO = *Ficus cotinifolia*, HETE = *Heliocarpus terebinthaceus*, HIPH = *Hibiscus phoeniceus*, IPIN = *Ipomoea intrapilosa*, LACA = *Lantana camara*, LEES = *Leucaena esculenta*, LYAC = *Lysiloma acapulcensis*, OPS2 = *Opuntia atropes*, OPFU = *Opuntia fuliginosa*, OPS1 = *Opuntia jaliscana*, PAGR = *Pachycereus grandis*, PEDI = *Pereskiosis diguetii*, PLPU = *Plumbago pulchella*, PRLA = *Prosopis laevigata*, STDU = *Stenocereus dumortieri*, STQU = *Stenocereus queretaroensis*, TEST = *Tecoma stans*.

do con los datos de laboratorio el sitio 08 presentó el valor más alto (21.4 meq/100 g). 3] En el cuadrante III se encuentran sitios con alguna o varias de las siguientes condiciones: suelos arenosos y/o valores bajos de capacidad de intercambio catiónico y potasio; son suelos poco fértiles de los sitios 01, 02, 15, 16 y 17, aunque este último, junto con el 11, está más relacionado con valores bajos de capacidad de intercambio catiónico. En estas circunstancias *Opuntia fuliginosa*, *Ipomoea intrapilosa*, *Plumbago pulchella*, *Bursera fagaroides*, *B. penicillata* y *Amphypterigium adstringens* alcanzan sus coberturas mayores. Los sitios pasivos se encuentran ubicados en el diagrama solamente referidos a los ejes y no a los vectores, en este caso tie-

nen que ver con el contenido de arena, presentándose valores bajos en el 08 y 14 y altos en el 07 y 09.

Relaciones estructurales de la vegetación. En este apartado se relaciona la variación de los datos de cobertura de árboles y arbustos acompañantes del pitayo y cardón, con algunos atributos de las poblaciones de interés central en este trabajo (para mayor detalle, consúltese a Huerta-Martínez, 1995). Al considerar los diferentes atributos de las poblaciones de pitayo y cardón como variables restrictivas de la ordenación mediante un ACC, se encontró que fue la cobertura total de *S. dumortieri* la variable con mayor peso. Dicha variable explicó el 16.70% de la variación total de las especies arbustivas y arbóreas acompañantes (cuadro 5), dado que esta variable se asoció con el primer eje de ordenación ($r = 0.946$), y el porcentaje acumulado de variación explicada de los datos de las especies, acumulado hasta el eje 4, fue de 51.1%. En el diagrama de ordenación (figura 5), se observa que en los sitios 08 y 14 (con valores máximos sobre el eje 1), fue donde se registraron los valores máximos de cobertura total para dicha especie. Los sitios 01, 02 y 03 presentaron valores negativos sobre el segundo eje. En ellos, la altura promedio de *Pachycreus grandis* fue menor (llegando incluso a estar ausente); este atributo de la población se correlacionó ($r = 0.771$) con el eje 2, pero con menor peso que la variable anterior. Las especies con tendencia a asociarse con valores altos de cobertura de *S. dumortieri* fueron *Opuntia atropes*, *Cnidoscolus spinosus*, *Leucaena esculenta* y *Bursera fagaroides*. En relación con la variable promedio de altura de *P. grandis*, se distinguen dos conglomerados; el asociado a valores altos (sitios 15, 16 y 18, especies *Ficus cotinifolia*, *Euphorbia macvaughii*, *Thevetia ovata*, *Bursera penicillata* y *Plumbago pulchella*), y a valores bajos (sitios 01 y 02, especies *Ipomoea intrapilosa*, *Prosopis laevigata*, *Amphypterigium adstringens*,

Bursera bipinnata, y *Lysiloma acapulcensis*). En lo que respecta al sitio 08, el análisis de puntos de influencia consignó valores extremos para los atributos relacionados con *Stenocereus dumortieri*, tal como el número de individuos y la cobertura total, con valores respectivos de 6.4 y 17.4 veces la influencia promedio de estas variables; también en el sitio 14 se presentó uno de 9.2 para número de individuos de *S. dumortieri*. Otro con valor alto fue el de 10.1 para cobertura total de *S. queretaroensis* en el sitio 06; uno más para la otra especie (*P. grandis*), se da en el sitio 16 para el promedio de su cobertura, con una influencia de 13.6.

Fraccionamiento de la varianza de especies. A. Variables físico-geográficas vs edáficas. Se tienen dos variantes de este análisis, sea que se declare o no sitios pasivos. Cuando se declararon los sitios pasivos (07, 08, 09 y 14), las variables seleccionadas fueron potasio, capacidad de intercambio catiónico y arena (%), mientras que sin sitios pasivos las que mejor explicaron la variación de los datos de especies fueron amonio, fósforo y potasio. De esta manera resulta conveniente realizar las dos alternativas de fraccionamiento de la variación. Las variables denominadas globalmente geográficas son: latitud, longitud, altitud y exposición. A continuación se exponen los resultados de cada una de estas variantes de análisis.

a.1] *Con sitios pasivos, geográficas vs. (potasio, capacidad de intercambio catiónico y arena).* Los resultados de cada una de las etapas se presentan en el cuadro 6. La varianza de las especies explicada por cada uno de los componentes es como sigue:

i] Varianza debida sólo a edáficas: la obtenida en la etapa (3) o sea 23.66%.

ii] Varianza debida a la interacción (geográficas x edáficas): el porcentaje obtenido en (1) restado de la (3), es decir 8.23%.

Cuadro 4. Resumen de los resultados del Análisis de Correspondencia Canónico (ACC) con todas las especies y las variables edáficas declarando como pasivos los sitios 7, 8, 9 y 14.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Valores propios (VP)	0.381	0.192	0.090	0.324	2.694
Correlación especies ambiente:	0.958	0.804	0.897	0.000	
Porcentaje acumulado de varianza:					
de los datos de especies	18.3	27.5	31.9	47.5	
de la relación especies-ambiente	57.4	86.4	100.0	100.0	
Suma de VP sin restringir					2.079
Suma de VP canónicos					0.663
Significancia del primer eje canónico					0.01
Significancia de la traza					0.01

Figura 5. Diagrama de ordenación correspondiente al ACC de la relación del pitayo y cardón con las especies (■) arbóreas y arbustivas acompañantes y de los sitios muestreados (▲). Los vectores representan las variables (especie y atributo de pitayo y cardón) relacionados significativamente con el resto de las especies; en este caso la cobertura total de *S. dumortieri* (DTOC) se relaciona con el Eje 1 y el promedio de altura de *P. grandis* (PPRA) con el segundo eje. Las equivalencias de las especies son: ACCO=*Acacia cochliacantha*, ACFA=*Acacia farnesiana*, AMAD=*Amphypterygium adstringens*, BUBI=*Bursera bipinnata*, BUFA=*Bursera fagaroides*, BUGR=*Bursera grandifolia*, BUPE=*Bursera penicillata*, CEPA=*Celtis pallida*, CNSP=*Cnidoscolus spinosus*, COGL=*Coursetia glandulosa*, CRAD=*Croton adpersus*, EUMA=*Euphorbia macvaughii*, FICO=*Ficus cotinifolia*, HETE=*Heliocharis terebinthaceus*, HIPH=*Hibiscus phoeniceus*, IPIN=*Ipomoea intrapilosa*, LACA=*Lantana camara*, LEES=*Leucaena esculenta*, LYAC=*Lysiloma acapulcensis*, OPS2=*Opuntia atropes*, OPFU=*Opuntia fuliginosa*, OPS1=*Opuntia jaliscana*, PAGR=*Pachycereus grandis*, PEDI=*Pereskiaopsis diguetii*, PLPU=*Plumbago pulchella*, PRLA=*Prosopis laevigata*, STDU=*Stenocereus dumortieri*, STQU=*Stenocereus queretaroensis*, TEST=*Tecoma stans*.

iii] Varianza explicada por las geográficas: corresponde a la obtenida en la etapa (4), o sea 28.90%.

iv] La varianza total explicada, que se obtiene con la suma de los tres componentes previos o bien (1)+(4) ó (2)+(3), es de 60.79%.

v] Variación aleatoria y no explicada: $100-60.79\% = 39.21\%$.

De estos resultados deben destacarse los valores de probabilidad del eje 1 y la traza, en particular, los

residuales de la variación de los datos de las especies, una vez separada la atribuible a las variables edáficas (hileras 4, cuadro 6), presenta valores de probabilidad relativamente altos. Estos valores implican la posibilidad de que los efectos sean debidos al azar y no a las variables involucradas en su explicación. De aquí se desprende que alrededor del 29% de la variación, atribuible a las variables físico-geográficas, puede deberse más bien al azar, mientras que la imputable a suelo presenta mayor confiabilidad.

a.2] Con participación de todos los sitios (sin sitios pasivos), geográficas vs. (potasio, fósforo y amonio). Los resultados de este procedimiento se presentan en el cuadro 7. El desglose de la variación para cada uno de los componentes es como sigue:

i] Debida sólo a edáficas: 13.25%.

ii] Debida a la interacción de los componentes: 14.5%.

iii] Debida a las variables geográficas: 23.46%.

iv] Varianza total explicada: 51.11%.

v] Variación aleatoria y no explicada: 48.89%.

En este caso se puede decir que, por los valores de significancia del eje 1 y de la traza, son mejores las variables físico-geográficas, ya que cuando se usan como covariables, los residuales tienen relación poco confiable con las variables edáficas (potasio, fósforo y amonio). Por otro lado, las significancias asociadas sólo con las variables físico-geográficas, que explican alrededor del 23.6%, son relativamente buenas (hileras 4, cuadro 7).

En la figura 6 se presenta una comparación gráfica de estos dos fraccionamientos de la variación. Se observa que la variación aleatoria y no explicada de los datos de las especies es mayor sin declarar sitios pasivos, es decir, que la variación total explicada es menor. Sin embargo, la mejoría en los resultados al declarar sitios pasivos, se hace a costa de la información que brindan cuatro sitios con "ruido" para las variables edáficas importantes. Además al no declarar sitios pasivos, la variación de las especies presenta relación más confiable con las variables físico-geográficas, mientras que las edáficas (potasio, capacidad de intercambio catiónico y contenido de arena), lo hacen si se declaran pasivos los sitios con valores aberrantes para potasio y fósforo.

Discusión

Patrones en la comunidad vegetal. Al realizar el análisis de correspondencia sin tendencia (DCA), se obtuvo que la longitud del gradiente es cercano a cuatro (3.59). Este resultado corrobora la racionalidad del modelo unimodal de respuesta de las especies en el

gradiente ambiental estudiado (ter Braak, 1988). La ordenación mediante un análisis de correspondencia sobre los datos de cobertura de las especies, presentó dos patrones principales: de manera indirecta se infirió un gradiente de humedad y otro de disturbio. *Opuntia atropes* fue la indicadora más fiel de las condiciones xéricas, donde estuvieron ausentes dos de las especies más constantes en el área: *Coursetia glandulosa* y *Croton adspersus*. Lo anterior concuerda con lo descrito por Valencia-Díaz (1995), quien puntualiza que de las especies con valores de importancia mayores en las porciones más secas del área de estudio se encuentran principalmente *O. atropes*, *Cnidoscolus spinosus*, *Fouquiera formosa* y *Agave angustifolia* entre otras. No obstante debe señalarse que estas condiciones en el ambiente estudiado estuvieron mal representadas en el muestreo, que en el resultado de la ordenación con restricciones redundó en su detección como puntos de influencia. Uribe-Ramírez (1997), enfatiza la presencia de un gradiente climático en la zona de estudio en el mismo sentido que el inferido en este trabajo.

En relación con el gradiente manifiesto sobre el eje 2 de AC, las especies que señalan los extremos son *Prosopis laevigata* y *Heliocarpus terebinthaceus*. La primera señala condiciones de disturbio intenso en la comunidad y la segunda menor intervención antropógena. El mezquite es una especie que entra en comunidades con disturbio, pero aquí parece coexistir sin problema con las especies dominantes de los planteles vegetales estudiados como son: *Coursetia glandulosa* y *Croton adspersus*, no así con *Bursera fagaroides* que estuvo ausente cuando se presentó *P. laevigata*. Esta última es parte del bosque espinoso junto con *Acacia cochliacanta* y *A. farnesiana*, pero en el presente trabajo, éstas presentaron una distribución más amplia. El bosque espinoso puede considerarse aquí como una comunidad disclimax del bosque tropical cadu-

cifolio que predomina en la zona. Valencia-Díaz (1995), puntualiza que la presencia de *P. laevigata* en algunas de las localidades se debe a que forma parte de etapas sucesionales maduras, por tanto puede coexistir con especies climáticas del bosque tropical caducifolio; cabe mencionar que el mismo autor considera al bosque espinoso como una comunidad climax, que se establece en suelos más profundos y menos pedregosos que el bosque tropical caducifolio.

Las poblaciones de pitayo y cardón. En el planteamiento inicial del estudio se consideraba solamente la presencia de *Stenocereus queretaroensis* en las comunidades vegetales del área. En el transcurso de los muestreos se registraron dos especies más de cactus columnares: *S. dumortieri* y *Pachycereus grandis*, aunque con valor económico escaso o nulo; coexisten o pueden estar compitiendo con *S. queretaroensis*.

La idea de una posible relación de competencia se deriva del hecho de que con el aumento en densidad poblacional tanto de *P. grandis* como de *S. dumortieri* se presenta una disminución en las poblaciones de *S. queretaroensis*. Pimienta-Barrios y Nobel (1994), consideran que *S. queretaroensis* es una especie que se distribuye en zonas áridas y semiáridas, por lo cual, se esperaría su dominancia en las porciones más secas de la zona. Sin embargo, esta especie junto con *P. grandis* se pueden considerar de amplia distribución en la zona, sobre todo en sitios con clima semicálido, no así en los sitios con clima semiseco, en los que *S. dumortieri* mostró preferencia lo anterior concuerda con lo observado por Uribe-Ramírez (1997). Los valores más altos de altura y cobertura para *S. queretaroensis* se presentaron en sitios de menor disturbio, lo que en cierta medida contraviene la hipótesis de que es una especie tolerada en los campos abiertos para los coamiles; la especie afín en distribución a esta especie fue *Acacia farnesiana*.

Cuadro 5. Resumen de los resultados del ACC con todas las especies y los atributos por especie de pitayo y cardón

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Valores propios (VP)	0.454	0.184	0.381	0.364	2.708
Correlación especies-ambiente	0.969	0.810	0.000	0.000	
Porcentaje acumulado de varianza:					
De los datos de especies	16.7	23.5	37.6	51.1	
De la relación especie-ambiente	71.2	100.0	0.000	0.000	
Suma de VP sin restringir					2.708
Suma de VP canónico					0.637
Significancia del primer eje canónico					0.01
Significancia de la traza					0.01

Figura 6. Comparación de los dos esquemas de fraccionamiento de la variación: (1) **con** declaración de sitios pasivos y (2) **sin** hacerlo. Se presentan los componentes (A) edáfico (no las mismas variables), (B) la interacción geográficas x edáficas, (C) geográfico y (D) variación aleatoria y no explicada.

Las variables de las poblaciones que fueron importantes a la variación de los árboles y arbustos acompañantes fueron, en orden de importancia, la cobertura total de *Stenocereus dumortieri* y el promedio de altura de *Pachycereus grandis*, evidenciando además independencia en su efecto sobre aquéllas. La cobertura total de *S. dumortieri* fue indicadora de condiciones xéricas y las especies relacionadas con estas circunstancias fueron: *Opuntia atropes*, *Cnidoscolus spinosus*, *Leucaena esculenta* y *Bursera fagaroides*. Respecto al

gradiente relativo a promedio de altura de *P. grandis*, el arreglo de especies en él presentó evidencias contradictorias en cuanto al grado de disturbio como causa subyacente. Sin embargo, en general, la ausencia de *P. grandis* o sus coberturas bajas se relacionaron con mayor disturbio con coberturas grandes de *Prosopis laevigata*, *Amphypterigium adstringens*, *B. bipinnata*, *Lysiloma acapulcensis* e *Ipomoea intrapilosa*; en el otro extremo, los sitios más conservados coinciden con coberturas mayores de *P. grandis* y las especies relati-

Cuadro 6. Resultados del fraccionamiento de la variación de las especies con sitios pasivos; se presentan las sumas de los valores propios sin restringir (SVPSR) y los canónicos (SVPC), éstos acompañados por el porcentaje explicado de la varianza, las significancias del eje 1 y de la traza (valores altos implican el riesgo de que se trate de "ruido blanco" y no asociado a las variables explicativas).

ACC	Covariables	Variables	SVPSR	SVPC	Significancia	
					Eje 1	Traza
1	Sin	K, CIC y Aren.	2.079	0.663 31.89%	0.01	0.01
2	Sin	Geográficas.	2.079	0.772 37.13%	0.08	0.03
3	Geográficas.	K, CIC y Aren.	1.306	0.492 23.66%	0.07	0.07
4	K, CIC y Aren.	Geográficas.	1.416	0.601 28.90%	0.13	0.21

vas a esta condición son: *Ficus cotinifolia*, *Euphorbia macvaughii*, *Thevetia ovata*, *B. penicillata* y *Plumbago pulchella*. Valencia-Díaz (1995), refiere la posibilidad de que estas especies asociadas con mayores coberturas de *P. grandis* jueguen el papel de plantas nodrizas, proporcionándole las condiciones para su germinación y establecimiento. González *et al.* (1996), realizan un estudio en que demuestran que los requerimientos de luz para la germinación de semillas de *S. queretaroensis* (60 μ moles), es comparable a la condición bajo doseles de *F. cotinifolia*, *E. macvaughii*, *Coursetia glandulosa* y *Celtis pallida*.

Relaciones vegetación ambiente. La división operativa de las variables ambientales se hizo para comparar su importancia como fuentes de variación de los datos de cobertura de las especies perennes en la comunidad. En los análisis con ambos conjuntos por separado, se presentaron también puntos de influencia para las variables que tuvieron mejor relación con la variación florística. Del conjunto de variables físico-geográficas, uno de los sitios presentó valores altos de longitud y ahí ocurrieron dos especies exclusivas: *Tecoma stans* y *Zanthoxylum fagara*. Contrario a lo esperado, las variables de posición geográfica fueron las que mejor relación tuvieron con la variación de los datos de cobertura de las especies perennes. La latitud se supone relacionada con un gradiente macro de humedad y la longitud con proximidad al cuerpo de agua estacional. Evidentemente, los sitios no se encuentran muy distantes unos de otros, por lo que es factible pensar que estas variables estén disfrazando o encubriendo a otra variable o grupo de variables, que puede ser un gradiente de perturbación, climático, etc. Tal y como apunta Ricklefs (1973), el patron general latitudinal en número de especies

debe estar relacionado con algunos factores climáticos, o con una combinación de factores, que cambian en una forma consistente con la latitud. Varios factores pueden servir como posibles explicaciones: temperatura promedio, precipitación anual y estacionalidad por nombrar sólo algunas. La pendiente adquirió importancia con el eje 2 de ACC al quitar el efecto del valor extremo en longitud; la altitud y exposición fueron variables secundarias y el tipo de sustrato geológico no tuvo ninguna relevancia.

Los patrones de ocurrencia de las especies de acuerdo con las variables físico-geográficas se indican a continuación: a) *Opuntia fuliginosa*, *Ipomoea intrapilosa*, *Amphyterigium adstringens* y *Acacia farnesiana* son preferentes de sitios alejados de la laguna, pendientes bajas y exposiciones S (ubicuas en el gradiente latitudinal); b) *Cnidioscolus spinosus*, *Bursera fagaroides*, *O. atropes*, *Stenocereus dumortieri* y *Leucaena esculenta* ocuparon sitios meridionales (secos), exposiciones N-NW e inclinaciones de medias a altas; c) *Lantana* sp. y *Plumbago pulchella* en localidades septentrionales (húmedas), pendiente mayor y exposiciones N-NE; d) especies ubicuas *Croton adpersus*, *Ceiba aesculifolia*, *Pereskiaopsis diguettii*, *S. queretaroensis* y *Pachycereus grandis*.

La presencia de puntos de influencia fue determinante en las variables edáficas seleccionadas. Sin declaración de sitios pasivos las variables relevantes fueron fósforo, potasio y amonio. Los resultados fueron mejores al declarar pasivas cuatro localidades, debido a su influencia en las variables fósforo y potasio. De acuerdo con la información de los 15 sitios bajo la otra alternativa, las variables relevantes en orden de importancia fueron potasio, capacidad de intercambio catiónico y contenido de arena. A mayor contenido de arena, el suelo presentó menor contenido de potasio y baja capacidad de intercamb-

Cuadro 7. Resultados del fraccionamiento de la variación de las especies sin sitios pasivos; se presentan las sumas de los valores propios sin restringir (SVPSR) y los canónicos (SVPC), éstos acompañados por el porcentaje explicado de la varianza, las significancias del eje 1 y de la traza (valores altos implican el riesgo de que se trate de "ruido blanco" y no asociado a las variables explicativas).

ACC	Covariables	Variables	SVPSR	SVPC	Significancia	
					Eje 1	Traza
1	Sin	K, P y Amon.	2.694	0.745 27.65%	0.03	0.01
2	Sin	Geográficas.	2.694	1.020 37.86%	0.02	0.01
3	Geográficas.	K, P y Amon.	1.673	0.357 13.25%	0.48	0.57
4	K, P y Amon.	Geográficas.	1.949	0.632 23.46%	0.14	0.13

bio catiónico, pero no necesariamente una capacidad de intercambio catiónico elevada implica mayor contenido de potasio; son independientes. Los patrones de preferencia de las especies de acuerdo con estas variables edáficas fue como sigue: a] con valores altos de potasio se asociaron las especies *Celtis pallida*, *Prosopis laevigata*, *O. jaliscana* y *Tecoma stans*; b] valores altos de capacidad de intercambio catiónico (suelos arcillosos y/o ricos en materia orgánica), y de medios a bajos en potasio, son preferidos por las especies *Ficus cotinifolia*, *S. dumortieri*, *Agonandra racemosa*, *Lysiloma acapulcensis*, *Heliocarpus terebinthaceus* y *L. esculenta*; c] en condiciones similares al anterior pero con valores medios de capacidad de intercambio catiónico se encuentran las especies *Hibiscus phoeniceus*, *C. spinosus*, *Coursetia glandulosa* y *Bursera grandifolia*; d] los suelos arenosos, con su fertilidad baja implícita, son preferidos por *C. aesculifolia*, *Euphorbia macvaughii*, *Acacia cochliacantha*, *P. diguettii*, *Lantana* sp., *B. penicillata*, *B. fagaroides* y *A. adstringens*; y en extremo de menor fertilidad se encuentran *Plumbago pulchella*, *Ipomoea intrapilosa* y *Opuntia fuliginosa*. Como un conglomerado aparte se deben señalar las especies: *Acacia farnesiana*, *Croton adspersus*, *Stenocereus queretaroensis*, *Lantana camara* y *Bursera bipinnata*, que prefieren suelos arenosos con contenido medio de potasio. En relación con estas variables edáficas *Pachycereus grandis* se comportó como ubicua. El hecho de que tanto fósforo como potasio hayan resaltado como variables importantes para explicar la variación de las especies en la comunidad puede deberse a una fuerte actividad microbiológica en el suelo, particularmente a asociaciones micorrízicas. A este respecto, Arceta-Gonzalez (1997), puntualiza la presencia de micorrizas en individuos silvestres de *S. queretaroensis* provenientes de esta zona de estudio.

Del análisis de fraccionamiento de la variación de las especies en los componentes físico-geográficos y edáficos se desprende la pertinencia del análisis con cuatro de los 19 sitios como pasivos, lo cual da preponderancia a las variables edáficas: potasio, capacidad de intercambio catiónico y contenido de arena. También aunque es mayor el porcentaje explicado de la variación de las especies por las variables físico-geográficas (29%), es más confiable el 23.6% explicado por las edáficas al no considerar los sitios con valores aberrantes.

Finalmente, consideramos que el método de fraccionamiento de la varianza de acuerdo con Borcard *et al.* (1992), da buenos resultados, sobre todo cuando se tienen muchas variables explicativas. Si no se quiere proceder de manera arbitraria para integrar los conjuntos de variables, se puede usar el procedimiento de análisis de correlación para formar subgrupos con bases más objetivas.

Conclusiones

- 1] El pitayo (*Stenocereus dumortieri*) se restringe a sitios con condiciones xéricas, mientras que *S. queretaroensis* y *Pachycereus grandis* están ampliamente distribuidas en la zona.
- 2] La latitud y la longitud son las variables físico-geográficas que contribuyen, en mayor grado, a explicar la variación de los datos de las especies.
- 3] El contenido de fósforo, potasio, proporción de arena y capacidad de intercambio catiónico son las variables edáficas que explicaron mejor la variación de la comunidad de acuerdo con los porcentajes de variación.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer a los revisores anónimos por sus valiosos comentarios para mejorar el presente trabajo. A la Bióloga Verónica Escobar por su ayuda en la mecanografía de la versión final del trabajo.

Literatura citada

- Arceta-González I.E. 1997. Caracterización fenológica y fisiológica de una población silvestre de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum) asociado con micorrizas vesículo arbusculares. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. 61p.
- Borcard D., Legendre P. y Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73(3):1045-1055.
- Cuanalo de la Cerda H. 1990. Manual para la descripción de perfiles de suelo en el campo. 3a edn. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 40 p.
- Domínguez de la Torre A. 1995. Efecto del suministro de agua en el esfuerzo reproductivo del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web.) Buxb.) en Techaluta, Jal. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. 67 p.
- García E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). México, D.F. 217 p.
- González D.G., Ramos J.J., Muñoz A. y Huerta F.M. 1996. Influencia de la luz en la germinación de semillas de *Stenocereus queretaroensis*. In: Memorias de las Terceras Jornadas de Biología. Universidad de Guadalajara. División de Ciencias Biológicas y Ambientales. 19 pp.
- Huerta-Martínez F.M. 1995. Aspectos ecológicos del pitayo y cardón en la cuenca de Sayula, Jalisco, México. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 77p.
- Jiménez L. G.M. 1993. Estudio anatómico preliminar del

- tallos en pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) (Web.) Buxb. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. 59 p.
- Jongman R.H.G., ter Braak C.J.F. y Van Tongeren O.F.R. (eds.) 1978. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc. Wageningen, The Netherlands. 299 p.
- Lomelí M.E. y Pimienta B.E. 1993. Demografía reproductiva en pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) (Web.) Buxbaum). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 38(1):13-20.
- Nobel P.S. 1994. *Remarkable Agaves and Cacti*. Oxford University Press. New York, N.Y. 166 p.
- Pimienta-Barrios, E. y Nobel P.S. 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp., Cactaceae): an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany* 48 (1):73-86.
- Ricklefs R.E.I. 1973. Ecology. Clarion Press. Portland, Oregon. 861p.
- Robles-Murguía C. 1994. Estudio anatómico comparativo entre nopal (*Opuntia ficus-indica*) y pitayo (*Stenocereus queretaroensis*). Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. 44 p.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F. 432 p.
- Salcedo P. E. y Arreola NH. 1991. El cultivo del pitayo en Techaluta, Jalisco. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 36(4):84-91.
- SPP 1981. Síntesis geográfica del estado de Jalisco. México, D. F. 306 p.
- ter Braak C.J.F. 1988. CANOCO-a FORTRAN program for Canonical Community Ordination by [Partial] [Detrended] [Canonical] Correspondence Analysis. Principal Component Analysis and Redundancy Analysis (version 2.1). Agricultural Mathematics Group. Wageningen, The Netherlands. 95 p.
- ter Braak C.J.F. 1989. CANOCO-an extension of DECORANA to analyze species-environment relationships. *Hydrobiology*. 184:169-170.
- Uribe-Ramírez M.J. 1997. Algunos aspectos de la autoecología del pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) (Web.) Buxbaum) en la Cuenca de Sayula, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. 69 p.
- Valencia-Díaz S. 1995. Estudio cuantitativo de la vegetación perenne asociada al pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) (Web.) Buxbaum) en la cuenca de Sayula, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco 72 p.