

COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE UNA NOPALERA BAJO SITUACIONES CONTRASTANTES DE EXPOSICIÓN DE LADERA Y HERBIVORÍA

RAFAEL F. DEL CASTILLO

Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR, Oaxaca,
Calle Horno 1003 Xoxocotlán, Oaxaca 71230 México
e-mail: fsanchez@vmredipn.ipn.mx Tel. 7296000 ext. 52708

Resumen. La composición y estructura de una nopalera se comparó en cuatro sitios cercanos contrastantes en exposición (norte y sur) y herbivoría (conservado y sobrepastoreado). También se realizaron evaluaciones meteorológicas, edafológicas y de condición de superficie del suelo. La exposición norte tuvo menor insolación, temperaturas más bajas, y una humedad atmosférica y un potencial mátrico más elevados que la exposición sur. *Opuntia* dominó en todos los sitios, pero los orientados al norte presentaron también otras especies dominantes ausentes en los expuestos al sur y típicas de hábitats más fríos, como *Quercus grisea*. Las herbáceas fueron siempre las plantas más diversas y variables entre los sitios. En los sitios sobrepastoreados se detectaron especies tóxicas, o de baja o nula apetecibilidad para el ganado, principalmente compuestas arbustivas, ausentes en los conservados, y la reducción de leguminosas (excepto las espinosas), gramíneas y helechos. También disminuyó la proporción de superficie de suelo ocupada por vegetación, a expensas de suelo desnudo, y la cobertura vegetal. Las condiciones conservadas y orientadas al norte tuvieron la mayor diversidad y uniformidad.

Palabras clave: nopaleras, herbivoría, efecto de ladera, conservación, ecología.

Abstract. The composition and structure of a nopalera, a community dominated by prickly-pear plants (*Opuntia* spp.), were compared in four sites contrasting in slope aspect (north and south) and herbivory (overgrassed and conserved). Meteorological and soil evaluations were also performed. The northern slope had the shortest periods of direct sunlight exposure, the lowest temperature, and the highest levels of humidity and soil matric potential. Although, *Opuntia* dominated in all slopes, north slopes had dominant species typical of colder habitats, and absent in south slopes, such as *Quercus grisea*. The herbs were the most variable in composition and structure, and contributed to the highest number of species. Invader plants, toxic, or with low or null palatability, mainly compositae shrubs, were only found in the overgrassed sites. Ferns, grasses, legumes, except spiny legumes, were notoriously reduced in such sites. Also, plant cover and soil surface occupied by plants decreased, the latter at the expense of bare soil. Conserved and north exposed sites had the highest diversity and evenness. **Key words:** nopaleras, herbivory, slope aspect, conservation, ecology.

Dentro de la vasta variedad de tipos de vegetación de México, las nopaleras, matorrales dominados por *Opuntia* spp., subgénero *platyopuntia* (Miranda y Hernández X., 1963), destacan por su fisonomía, casi exclusiva de este país, y su riqueza de especies (González-Espinosa, 1999). A fin de fundamentar medidas y prácticas que permitan su conservación, restauración o aprovechamiento racional es imprescindible aumentar el conocimiento ecológico acerca de este tipo de vegetación. En particular, es necesario conocer

su composición y estructura, los factores que modifican a estos dos atributos y los patrones que resultan de la acción de tales factores. A este respecto, es posible que la exposición de ladera y el disturbio ocasionado por la introducción de animales domésticos sean importantes. Se ha encontrado, por ejemplo, que *Ferocactus histrix*, una especie de este tipo de vegetación, presenta acentuadas diferencias en su estructura poblacional en sitios cercanos con condiciones contrastantes de estos dos factores (del Castillo, 1987).

Los cambios en la incidencia de energía radiante del ambiente, al modificar factores como la disponibilidad de luz fotosintéticamente activa y la humedad, pueden afectar procesos metabólicos vitales para las plantas como la fotosíntesis, la respiración y la transpiración (c.f., Lambers *et al.*, 1998). La orientación de ladera, es uno de los factores topográficos que modifican dicha incidencia. Las laderas con orientación polar, al tener menor incidencia de energía radiante pueden ser más frías y húmedas que aquellas orientadas al ecuador. Con base en un modelo, Holland y Steyn (1975) propusieron que los efectos de exposición son más marcados en latitudes medias y en pendientes pronunciadas que cerca del ecuador, de los polos o en terrenos con poca pendiente. Estos autores también predijeron que, en latitudes medias, existen mayores afinidades con la flora de alta latitud, o altitud, en laderas con orientación polar que en aquellas con orientación ecuatorial. No son comunes las comparaciones del ambiente físico con relación a los efectos de exposición de ladera bajo una perspectiva ecológica (e.g., Ng y Miller, 1980), pero hay evidencia que sugiere que ésta afecta la composición y estructura de la vegetación (e.g., Whittaker y Niering, 1965; Castilla *et al.*, 1979). Es posible que estos atributos cambien de manera importante en las nopaleras, al desarrollarse en latitudes medias y, en algunos casos, en terrenos de pendiente elevada. Sin embargo, el efecto de exposición de ladera en nopaleras es desconocido y tampoco se cuenta con determinaciones meteorológicas y de humedad del suelo que ayuden a interpretar los posibles cambios en vegetación asociados con este factor.

El sobrepastoreo es otro factor cada vez más común que afecta a la vegetación. Aunque sus efectos no se han evaluado en muchas comunidades vegetales, se sabe que, en general, éste reduce la densidad, la cobertura, la biomasa y la productividad primaria del ecosistema (Tueller, 1973; Huntly, 1991). El sobrepastoreo también fomenta cambios en la composición florística al propiciar el establecimiento de especies poco apetecibles e indeseables a expensas de aquellas de alto valor forrajero (USDA, 1937; Buffington y Herbel, 1965; Schmutz *et al.*, 1968; Huntly, 1991; Bryant *et al.*, 1991; Milchunas y Lauenroth, 1993). Los herbívoros también pueden aumentar o disminuir la diversidad de especies en función de factores como la intensidad de herbivoría y las preferencias de los herbívoros por especies competitivamente dominantes o subordinadas (Whittaker, 1965; Lubchenco, 1978; Tilman, 1982; Milchunas y Lauenroth, 1993). Finalmente, uno de los efectos más notables del sobrepastoreo son los cambios que provoca en la superficie del suelo, en particular, un incremento

en áreas denudadas (e.g., Schlesinger *et al.*, 1990). En las nopaleras, el ganado doméstico parece ejercer una fuerte presión y es considerado como la principal causa de disturbio (Rzedowski, 1966, 1978; Roldán y Trueba, 1978), aunque Janzen (1986) cree que esta fauna podría ser un sustituto de la megafauna que existía en ellas y que, supuestamente, favorecía el establecimiento de *Opuntia*. Empero, existe poca evidencia empírica de los efectos del ganado y el sobrepastoreo en las nopaleras. Rivas (1984, 1988) y García (1988) en exclusiones de 3-6 años detectaron incrementos en *Bouteloua gracilis* con respecto a áreas adyacentes pastoreadas, pero la composición florística se mantuvo constante dentro y fuera de las exclusiones. Es claro, sin embargo, que se requieren observaciones a largo plazo para entender la dinámica de las nopaleras sometidas al pastoreo (González-Espinosa, 1999). Ante la ausencia de este tipo de estudios, la comparación de áreas cercanas con historiales de pastoreo contrastantes puede resultar útil.

El presente artículo reporta las diferencias observadas en composición y estructura en una nopalera del sur del estado de Zacatecas en cuatro sitios cercanos con condiciones contrastantes de exposición de ladera (norte y sur) y de uso del suelo (conservado y sobrepastoreo por ganado doméstico). Las diferencias observadas se interpretan con ayuda de evaluaciones meteorológicas, edafológicas y de condición de superficie del suelo.

Materiales y métodos

Los sitios de estudio. El trabajo de campo se realizó en el Municipio de Cuauhtémoc (San Pedro Piedra Gorda) en el Estado de Zacatecas. El área pertenece a los declives inferiores de la Sierra Fría de Zacatecas. El clima es estepario templado húmedo con fórmula climática BS_1w'' (e) g, con 17 °C de temperatura y 433 mm de precipitación media anuales (García, 1973). Las laderas son basálticas (escombros de talud *sensu* Soto Mora, 1965) de 27° de pendiente y 2 350 m de altitud media. Los detritus basálticos son comunes: destacan fragmentos de roca de tamaño medio (10 - 20 cm de diámetro) o grande (> 20 cm), clasificados como piedra bola y canto rodado, según Ortíz (1977). Los suelos son azonales, someros (19 + 11 cm, media y error estándar $n = 58$), moderadamente ácidos (pH = 5.9), ricos en materia orgánica ($\geq 3\%$) y cubiertos por una delgada capa de mantillo (del Castillo, datos no publicados). El tipo de vegetación corresponde a un matorral crasicale dominado por *Opuntia*, subgénero *platyopuntia*, conocido comúnmente como nopalera (Miranda y Hernández X., 1963).

Se escogieron cuatro sitios con condiciones contrastantes de exposición y herbivoría por ganado doméstico: norte conservado (NC), sur conservado (SC), norte perturbado (NP) y sur perturbado (SP). Los sitios conservados, denominados así por el poco disturbio de origen humano detectado en ellos, están ubicados en el Rancho Presillas (22° 32' N, 102° 24' W). Esta localidad contaba con unas 200 cabezas de ganado vacuno diseminadas en 5 000 ha. El ganado se concentraba en terrenos planos ocupados por pastizales naturales. Por ello, las nopaleras de los terrenos cerriles y montañosos estaban prácticamente intactas. Este patrón de uso del suelo se ha mantenido así en los últimos 50 años, de acuerdo con los campesinos de la región. A unos 5 km de dicha localidad, en el Rancho Bonilla (22° 29' N, 102° 25' W), se ubican los sitios perturbados, denominados así por presentar obvias evidencias de deterioro por sobrepastoreo de ganado, principalmente vacuno y caprino. Estos sitios han sido usados para fines pecuarios desde hace más de 50 años según los campesinos de la región. Los escurrimientos de estos sitios alimentan, cada uno, a un aguaje destinado a proporcionar agua al ganado. Las distancias de los sitios de muestreo a los agujajes eran menores de 500 m, de manera que el pastoreo era muy intenso en ellos, aunque no se pudo precisar el número de cabezas de ganado.

Para detectar diferencias asociadas con el efecto de exposición, se registró simultáneamente en los sitios conservados a 360° (NC) y 180° (SC) de azimut, 27° de pendiente, y sin obstáculos que causaran sombra adicional a la provocada por la orientación de la ladera los siguientes atributos: (a) duración de luz solar directa, con heliógrafos Campbell-Stokes Rossbach 2119 TR; (b) humedad y temperatura atmosféricas, con higrotermógrafos Rossbach HTR-100-se; y (c) potencial mátrico del suelo a 15 cm de profundidad, con tensiómetros Terada 20-R. Se usó un instrumento de cada tipo por orientación. Estas determinaciones no se efectuaron en los sitios perturbados debido a la presencia de ganado doméstico que ponía en riesgo la integridad de los instrumentos. Las determinaciones meteorológicas se realizaron del 27 de septiembre al 3 de octubre de 1980 y las del potencial mátrico, entre 7:00 y 9:30 AM (hora solar) del 27 de septiembre al 4 de octubre de ese año. La proporción de suelo ocupado por piedras, suelo desnudo, materia orgánica (mantillo y heces) y vegetación (condición de superficie del suelo) se estimó con el método de intercepción de línea de Canfield (1941) con 9 líneas de 1 m de largo por sitio.

El muestreo de vegetación también se hizo con el método de Canfield (1941), con las siguientes modificaciones: cada individuo que interceptara el plano

formado por la vertical y la línea fue incluido en el muestreo y se le determinó el diámetro basal del tallo, la cobertura interceptada y su altura. Se usaron tres líneas de 20 m por sitio, colocadas aproximadamente paralelas a las curvas de nivel. En especies amacolladas, se consideró a cada macollo como un solo individuo. En arbustos, el diámetro basal se obtuvo con la suma del diámetro de cada tallo a nivel del suelo. Cuando los tallos eran irregulares, se obtuvo el diámetro promedio de dos mediciones perpendiculares (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Los especímenes de respaldo se depositaron en el herbario del Colegio de Postgraduados. Las identificaciones se cotejaron con ejemplares de dicho herbario y de los herbarios de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional y del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

El volumen se usó como un estimador de biomasa pues integra las estimaciones de cobertura, altura y diámetro basal. Para ello, se consideró que la forma de cada individuo se aproxima a la de un cono truncado invertido cuyo diámetro menor corresponde al diámetro de la base del tallo y el diámetro mayor, al de su cobertura. Esta estimación de biomasa ha resultado adecuada en especies del Desierto Chihuahuense (Ludwig *et al*, 1975). Así, el volumen (V_i) de la especie i por línea se obtuvo como:

$$V_i = \sum_j \frac{\pi}{3} [h_j(d_j^2 + d_j c_j + c_j^2)] \quad (1)$$

donde la sumatoria se aplica a todos los individuos de la especie i en esa línea, h , d , y c son la altura, el diámetro basal y el diámetro de cobertura del individuo j de la especie i . La estructura vertical de la vegetación se estudió de dos maneras. Primero, para investigar la estratificación de cobertura, se analizó la distribución del follaje con diagramas que relacionan la altura de los individuos con su cobertura (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Para ello, los individuos se agruparon en categorías de altura a intervalos de 30 cm desde la base del suelo hasta la parte superior del dosel y se calculó la cobertura total por sitio en cada intervalo. Segundo, la estratificación de los individuos se examinó con las distribuciones de frecuencia de altura de las plantas, agrupados también con esas categorías de altura (ver Meave *et al*, 1992). El número de especies muestreado por sitio se tomó como una estimación de la riqueza florística (Whittaker, 1975). La diversidad ecológica de los muestreos se determinó con el índice de Brillouin:

$$H = (1/N) \log_2 [N! / (N_1! N_2! \dots N_s!)], \quad (2)$$

donde N = número de individuos de todas las especies; y N_1, N_2, \dots, N_s , el número de individuos de las especies 1, 2, ..., s (Pielou, 1975; Krebs, 1999). Este índice es preferible al de Shannon y Wiener, pues a diferencia de éste último, no requiere que se conozca el número total de especies en la comunidad, aunque ambos índices generalmente dan valores similares (Krebs, 1999). La uniformidad con que los individuos están distribuidos dentro de las especies de los muestreos se determinó con el índice de Hurlbert (1971):

$$U = (H - H_{min}) / (H_{max} - H_{min}), \quad (3)$$

donde H_{min} es la diversidad mínima que tendría una muestra si todas las especies, excepto una, tienen un único individuo. H_{max} es la diversidad que existiría si todas las especies fueran equifrecuentes (Pielou, 1975; Krebs, 1999).

Se usó la prueba no paramétrica del signo para comparar las determinaciones de potencial mátrico del suelo efectuadas en NC y SC, por tratarse de muestras pareadas no independientes. Estas determinaciones se correlacionaron con la humedad atmosférica concomitante con el método de Spearman (Conover, 1980). Los atributos de la vegetación se compararon entre los sitios de muestreo por medio de análisis de varianza factoriales no paramétricos con dos criterios de clasificación (exposición, herbivoría y su interacción) basados en la transformación de los datos a la escala ordinal (Montgomery, 1985). Este procedimiento es más robusto que los convencionales al ser poco sensible a la falta de normalidad de los datos y a valores extremos que pueden distorsionar los análisis de tamaño de muestra pequeño (Conover, 1980; Montgomery, 1985). Con este procedimiento también se analizaron las especies de los muestreos de vegetación agrupadas en las categorías de hierbas,

arbustos bajos y plantas de porte arborescente siguiendo la clasificación usada por Rzedowski (1966) en las nopaleras. Con este modelo factorial, pero con un análisis multivariado de varianza, se analizaron las variables que definen la condición de superficie del suelo. Los análisis se realizaron con el paquete de cómputo estadístico SAS (SAS Institute, 1990).

Para examinar los patrones de variación en la composición de las nopaleras bajo situaciones contrastantes de exposición y pastoreo, se realizó un análisis canónico de correspondencia con el programa PC-ORD (McCune y Mefford, 1995). Este análisis combina técnicas de ordenación (por promediado recíproco de la matriz de abundancia de especies) con análisis de gradiente, en el que los ejes de ordenación se expresan como una transformación lineal de las variables ambientales, en este caso exposición y disturbio. Así, la variación detectada puede ser directamente relacionada con atributos del ambiente (Ter Braak, 1986).

Resultados

Habitat físico. Los tres primeros días de registro (27 - 29 de septiembre) tuvieron lluvias aisladas y estuvieron nublados, como lo indica la escasa duración de luz solar directa. A partir del 30 de septiembre, los días estuvieron despejados y la ladera sur recibió aproximadamente 44 minutos más de luz solar directa por día que la orientada al norte (figura 1). Las marchas diurnas de temperatura y humedad relativa mostraron mayor variación durante los días despejados que durante los nublados (figuras 1 y 2). Los registros más bajos de temperatura se obtuvieron en el sitio expuesto al norte. En general, el sitio orientado al sur presentó temperaturas más altas que el orientado al norte, aunque las diferencias entre sitios fueron más marcadas durante los días soleados.

Cuadro 1. Condición de superficie del suelo, media ± 1 error estándar (), de los sitios muestreados expresados en por ciento de suelo ocupado por piedras, suelo desnudo, materia orgánica y vegetación. NC = norte conservado, SC = sur conservado, NP = sur perturbado, SP = sur perturbado

| | Sitio | | | |
|-------------------|------------|------------|-------------|------------|
| | NC | SC | NP | SP |
| Piedras | 31.3 (5.8) | 45.4 (8.3) | 24.5 (9.3) | 39.4(7.4) |
| suelo desnudo | 6.8(3.6) | 4.3(3.1) | 39.4 (13.4) | 24.2 (7.7) |
| materia orgánica* | 45.2 (7.8) | 33.5 (7.8) | 33.3 (12.3) | 32.8 (8.9) |
| Vegetación | 16.7 (5.0) | 16.7 (5.4) | 2.9 (1.4) | 3.6(2.0) |

* Materia vegetal muerta, principalmente hojarasca, y heces

Las noches fueron húmedas y en ambos sitios se alcanzó el punto de rocío, pero su duración fue generalmente más prolongada en el expuesto al norte (figura 2). El potencial mátrico del suelo en ambos sitios fue más elevado en los primeros días, seguramente por las precipitaciones que ocurrieron. Dicho potencial fue significativamente más negativo en la ladera sur que en la norte ($P = 0.018$, prueba del signo para muestras pareadas), y se encuentra positivamente correlacionado con los registros concomitantes de humedad atmosférica relativa ($r = 0.619$, correlación de Spearman, $P < 0.05$).

La condición de superficie del suelo fue significativamente diferente entre los sitios perturbados y los conservados según el análisis multivariado de varianza practicado a las variables que la definen (cuadro 1, lambda de Wilkis: $\lambda X = 0.62$, $F_{4,19} = 4.45$, $P = 0.006$). Dicho análisis no reveló diferencias significativas asociadas con la exposición ni con la interacción ($P > 0.26$). Análisis de varianza aplicados a cada variable por separado revelaron que la proporción de suelo ocupado por materia orgánica (mantillo y heces, $F_{3,32} = 0.62$, $P = 0.60$) y por piedras ($F_{3,32} = 1.72$, $P = 0.18$) no variaba significativamente entre los sitios. Este último análisis, confirma, por lo tanto, la similitud geomor-

fológica de los cuatro sitios. En cambio, se detectaron diferencias significativas entre sitios conservados y perturbados en el porcentaje de suelo desnudo ($F_{1,32} = 9.07$, $P < 0.005$) y de suelo ocupado por vegetación ($F_{1,32} = 11.23$, $P = 0.002$). Estos dos atributos no presentaron diferencias significativas asociadas con el efecto de exposición o con la interacción ($P > 0.74$). El área ocupada por suelo desnudo fue cerca de seis veces mayor en los sitios perturbados; mientras que la cantidad de suelo ocupado por vegetación fue aproximadamente cinco veces más elevada en los conservados. El incremento de suelo desnudo en los sitios perturbados parece hacerse a expensas de la pérdida de cubierta vegetal pues ambos atributos estuvieron negativamente correlacionados ($r = 0.46$, $P = 0.005$).

Estructura de la vegetación. En su conjunto, los muestreos de vegetación registraron un total de 694 individuos distribuidos en 81 especies. El volumen total, estimador de biomasa que integra a la cobertura, la altura y el diámetro basal, no mostró diferencias significativas en ninguno de los sitios ($F_{3,8} = 0.3$, $P = 0.8$). Sin embargo, cuando estas tres últimas variables se analizaron simultáneamente con un análisis multiva-

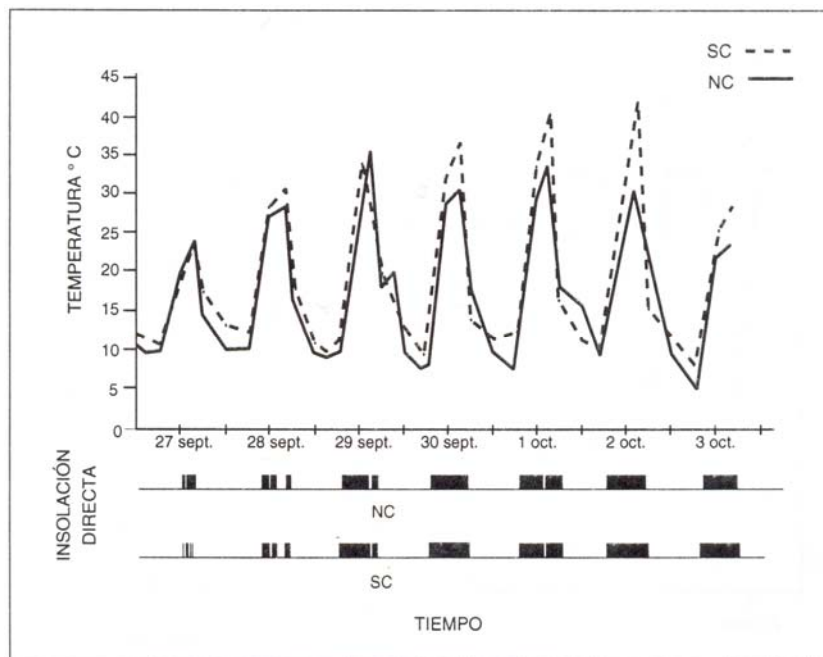


Figura 1. Fluctuaciones de temperatura atmosférica y duración de exposición de luz solar directa en los sitios sur y norte conservados en el rancho Presillas (Municipio de Cuauhtémoc, Zacatecas). Las áreas sombreadas de la porción inferior representan el tiempo de incidencia de luz solar directa de cada ladera en los días correspondientes.

riado de varianza de dos criterios de clasificación, los sitios conservados resultaron significativamente diferentes a los perturbados ($\lambda = 0.068$, $F_{3,6} = 27.2$, $P = 0.0007$). (No se detectaron diferencias asociadas con la exposición ni con la interacción, $P > 0.08$.) Las diferencias detectadas pueden atribuirse principalmente a una reducción significativa del orden del 40% tanto en cobertura ($F_{1,8} = 65.38$, $P < 0.0001$) como en diámetro basal ($F_{1,8} = 16.8$, $P = 0.003$) en las sitios perturbados con respecto a los conservados, pues la altura no varió significativamente entre los sitios ($P = 0.18$). La porción más elevada del dosel lo forman arbustos altos y plantas arborescentes como *Salvia keerli*, nopales grandes, como *Opuntia chavería* y *O. streptacantha*, y árboles, como *Quercus grísea*, estos últimos sólo en los sitios expuestos al norte (cuadro 2 y apéndice). Aunque la altura media de este grupo de plantas fue de 1.55 m (NP y SP) a 1.70 (NC y SC), fueron individuos con alturas de 1.80 a 3.5 m (hasta 5 m en NC) los que constituyeron las capas superiores del dosel (figura 3). Esto indica que dichas capas están formadas por un número reducido de plantas de copas muy amplias. La regeneración natural de este grupo de plantas fue evidente particularmente en los sitios conservados que mostraban individuos juveniles en las capas inferiores de la vegetación (figura 3). Estas plantas fueron las de mayor contribución al volumen

total, que fue ligeramente menor en los sitios orientados al norte (86% en NC y 88% en NP) que en los orientados al sur (96%, en SC y 95% en SP). No se detectaron diferencias significativas en el volumen absoluto en los cuatro sitios muestreados ($P = 0.9$). Sin embargo, los sitios expuestos al sur tuvieron una cobertura significativamente mayor de estas plantas que los orientados al norte ($F_{1,8} = 10.2$, $P = 0.01$, cuadro 2). Esto se debe en gran parte a la mayor abundancia de nopales grandes detectados en dichos sitios (apéndice). (No hubo diferencias significativas asociadas con el efecto de herbivoría ni con la interacción, $P > 0.11$).

En NP se detectó una discontinuidad en cobertura y en el número de individuos entre 1.20 y 2.10 m de altura que separa a los arbustos bajos de los arbustos altos y las plantas arborescentes. Una discontinuidad menos acentuada, entre 1.50 y 1.80 m, se encontró en NC (figura 3). Sin embargo, en los sitios orientados al sur, tanto la cobertura como el número de individuos se distribuyeron de manera más homogénea y no parece existir una estratificación bien definida a esa altura. En todos los sitios, la mayor parte de los individuos son arbustos bajos y hierbas de altura menor a 60 cm.

Los arbustos bajos se ubicaron debajo de 160 cm de altura, tienen 50 - 60 cm de altura media y están

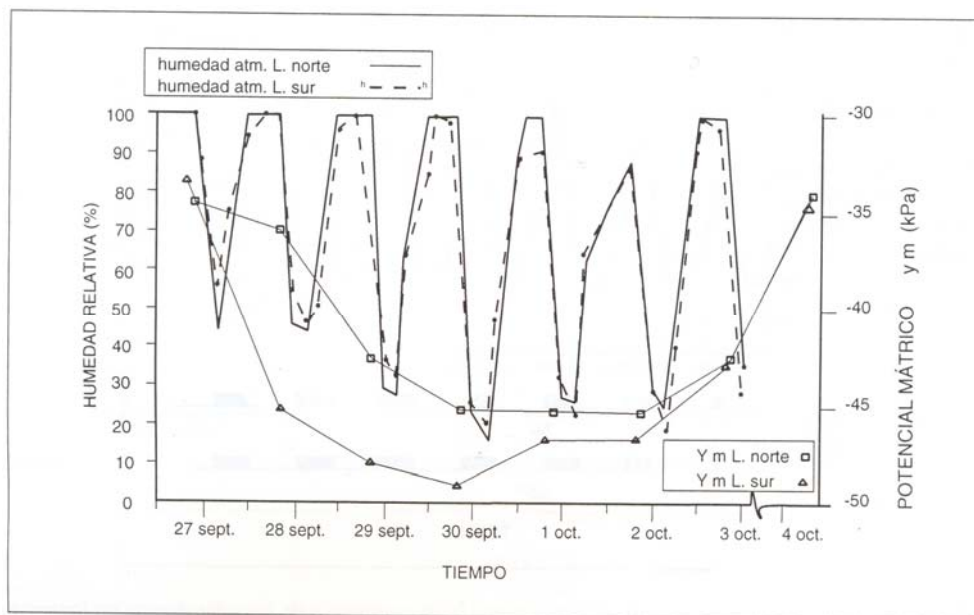


Figura 2. Humedad atmosférica y potencial de matriz de suelo en los sitios sur y norte conservadas del Rancho Presillas.

constituidos principalmente por compuestas y leguminosas (apéndice, cuadro 2, figura 3). En los sitios expuestos al norte, la mayor parte de la cobertura de estas plantas corresponde a individuos de 90-120 cm de alto; en los sitios expuestos al sur, en cambio, la mayor cobertura corresponde a individuos de 30 - 60 cm (figura 3). Los arbustos bajos ocuparon el 5% del volumen total, en los sitios orientados al sur (SC y SP), mientras que, en los orientados al norte, tuvieron valores ligeramente más altos: 12%, en NP y 7% en NC (cuadro 2). No se detectaron variaciones de arbustos bajos entre los sitios en ninguno de los atributos estudiados relacionados con su volumen total ($P = 0.2$).

Las herbáceas son principalmente gramíneas, de 30 cm de altura media, y se ubican principalmente por debajo de los 50 cm de altura. En los sitios conservados, estas plantas presentaron su mayor cober-

tura entre los 30 y 60 cm de altura, pero las hierbas de 90 a 120 cm contribuyeron con una cobertura cercana al 10% en NC. En los sitios perturbados, en cambio, no hubo hierbas mayores de 50 cm de altura; de hecho, la mayoría de ellas no pasó de 30 cm (figura 3). Las herbáceas fueron las plantas de menor volumen total y las que presentaron las diferencias más amplias entre sitios. Por ejemplo, la proporción del volumen total ocupado por estas plantas fue el más variable: 6.42 % (NC), 2.67 % (SC), 0.23 % (NP) y 0.01 % (SP) (cuadro 2, figura 3). La orientación al norte y la ausencia de ganado doméstico fueron las condiciones donde se presentó la mayor abundancia de herbáceas. Esto fue evidenciado estadísticamente tanto en el análisis de varianza de dos criterios de clasificación con el volumen absoluto de herbáceas como variable de respuesta ($F_{1,8} = 7.5$, $P = 0.02$, exposición; $F_{1,8} = 48.8$, $P = 0.0001$, herbivoría) como en

Cuadro 2. Datos sinicológicos estructurales obtenidos en los muestreos de vegetación por sitio. Símbolos como en el cuadro 1.

| | Sitio | | | |
|---|-------|-------|-------|-------|
| | NC | SC | NP | SP |
| Valores totales | | | | |
| volumen (m ³) | 43.26 | 34.96 | 33.62 | 23.86 |
| cobertura (%) | 96.9 | 110.8 | 61.6 | 62.0 |
| diámetro basal (m) | 16.4 | 16.93 | 8.48 | 10.07 |
| número de especies | 46 | 32 | 35 | 18 |
| Herbáceas | | | | |
| volumen (m ³) | 2.78 | 0.93 | 0.08 | 0.02 |
| cobertura (%) | 43.6 | 25.4 | 9.6 | 2.5 |
| diámetro basal (m) | 7.52 | 7.77 | 1.40 | 0.97 |
| altura media (cm) | 42.9 | 32.9 | 8.5 | 20.2 |
| número de especies | 32 | 22 | 19 | 8 |
| Arbustos bajos | | | | |
| volumen (m ³) | 3.13 | 1.62 | 4.07 | 1.18 |
| cobertura (%) | 20.5 | 16.4 | 30.6 | 19.6 |
| diámetro basal (m) | 3.12 | 3.96 | 3.96 | 1.54 |
| altura media (cm) | 49.9 | 58.7 | 59.3 | 50.1 |
| número de especies | 7 | 4 | 10 | 4 |
| Arbustos altos y plantas arborescentes | | | | |
| volumen (m ³) | 37.35 | 32.42 | 29.48 | 22.65 |
| cobertura (%) | 32.7 | 69.01 | 21.5 | 39.9 |
| diámetro basal (m) | 5.40 | 5.20 | 3.12 | 7.56 |
| altura media (cm) | 169.9 | 149.0 | 167.0 | 161.2 |
| número de especies | 7 | 6 | 6 | 6 |

el multivariado con cobertura, diámetro basal y altura ($\lambda = 0.13$, $F_{3,6} = 13.05$, $P = 0.005$, exposición; $\lambda = 0.01$, $F_{3,6} = 136.98$, $P = 0.0001$, herbivoría). El diagrama de alturas y coberturas también muestra esta tendencia (cuadro 3).

La riqueza florística fue significativamente diferente entre sitios de diferente exposición ($F_{1,8} = 15.3$, $P = 0.004$) y herbivoría ($F_{1,8} = 51.3$, $P < 0.0001$). La exposición norte y la ausencia de ganado doméstico dieron los valores más altos de diversidad (cuadro 3). Este patrón también se observó en las herbáceas que tuvieron diferencias significativas entre sitios de diferente exposición ($F_{1,8} = 16.1$, $P = 0.004$) y herbivoría ($F_{1,8} = 52.7$, $P < 0.0001$). Dichas plantas tuvieron la mayor riqueza florística: aproximadamente el 60% del total de especies en los sitios conservados, el 54%, en NP, y el 44%, en SP. Los arbustos bajos, en cambio, contribuyeron entre el 17 % (NC) y el 12.5% (SC) en los sitios conservados y de un 22% (SP) a un 29% (NP) en los perturbados. Sin embargo, fueron los sitios expuestos al norte los que presentaron mayor diversidad de estas plantas ($F_{1,8} = 4.4$, $P = 0.05$, cuadro 2). A pesar de su gran volumen y cobertura, los arbustos altos y plantas arborescentes tuvieron una diversidad similar a la de los arbustos bajos: el 17% del

total en los sitios conservados, y cerca del doble de esta cantidad en los perturbados, pero no se detectaron variaciones significativas en el número de especies totales entre sitios de diferente exposición y herbivoría en estas plantas. La diversidad ecológica y la uniformidad, basados en número de individuos, fueron menores en los sitios sobrepastoreados. Bajo condiciones iguales de uso del suelo, estos dos atributos fueron mayores en los sitios orientados al norte (cuadro 3).

Patrones de distribución y abundancia de las especies principales. Las especies muestreadas en cada sitio y su volumen relativo se presentan en el apéndice. Los dos ejes de ordenación del análisis canónico de correspondencia contribuyeron con el 82 % de la varianza de la abundancia de especies. Ambos ejes guardan una relación positiva con la exposición norte, pero el vertical presenta una relación positiva con la ausencia de ganado (condición conservada), a diferencia del horizontal, de relación negativa (figura 4). De este análisis se deduce que: (a) la abundancia de las especies puede cambiar considerablemente ante situaciones contrastantes de exposición y herbivoría, (b) la importancia de estos dos factores es similar; y (c)

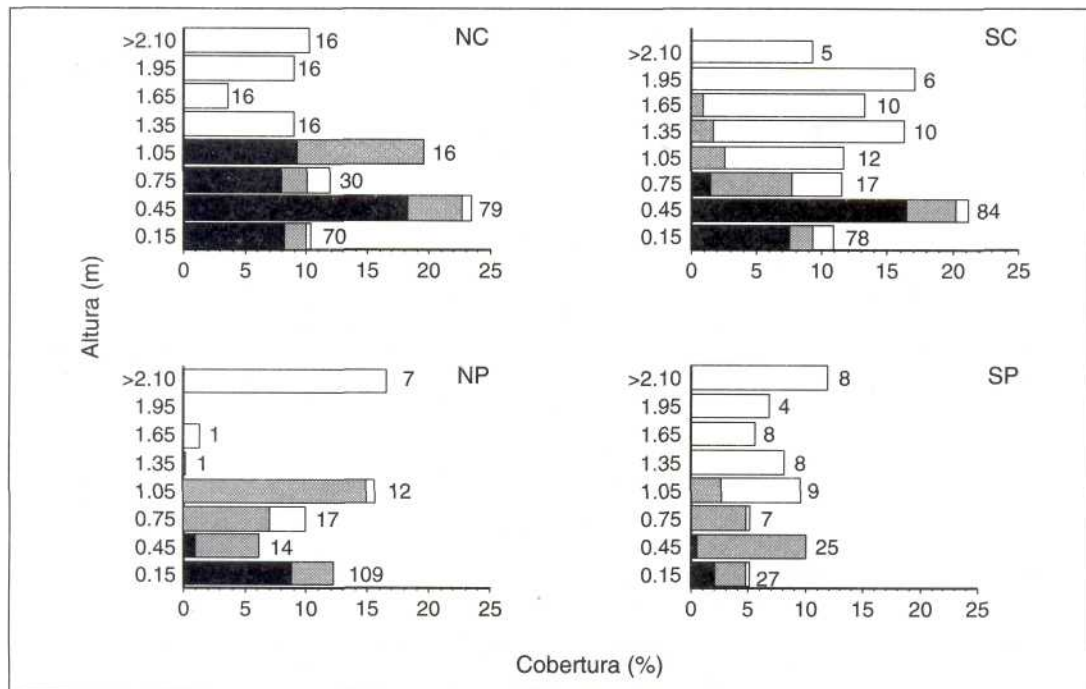


Figura 3. Distribución de la cobertura vegetal de una nopalera a intervalos de altura de 30 cm, en cuatro sitios cercanos del sur del estado de Zacatecas, contrastantes en su orientación y grado de disturbio por ganado doméstico. Se muestra también el número de individuos encontrado en cada categoría de altura y la cobertura de herbáceas (negro), arbustos bajos (punteado), arbustos altos y plantas arborescentes (blanco). NC = norte conservado, SC = sur conservado, NP = norte perturbado y SP = sur perturbado.

Cuadro 3. Diversidad ecológica y equitabilidad de los muestreos de vegetación calculados con el índice de Brillouin (Pielou, 1975).

| | Sitio | | | |
|-------------------|-------|-------|-------|-------|
| | NC | SC | NP | SP |
| Diversidad (bits) | 4.479 | 3.995 | 3.822 | 3.034 |
| Equitabilidad | 0.894 | 0.862 | 0.829 | 0.813 |

la posible influencia de cada uno de ellos generalmente depende del otro factor. Así, *Bursera fagaroides*, *Eysenhardtia polystachya*, *Mammillaria hemisphaerica*, *Mirabilis longiflora*, *Muhlenbergia rnicrosperma*, *Oenothera* sp., *Opuntia chavería* y *Tecoma stans* se distribuyeron preferentemente en la condición conservada con orientación sur. La exposición al norte y conservada parece ser la más favorable para *Forestiera phillyreoides*, *Muhlenbergia emersleyi*, *M. rígida*, *Opuntia* sp. 2, *Perymenium mendezii*, *Rhodoscium montanum* y *Stipa emiens*. En cambio, *Acacia schaffneri*, *Baccharis* spp., *Eupatorium petiolare*, *Mimosa biuncifera*, *Salvia microphylla* y *Viguiera* sp. se distribuyeron principalmente en la

condición expuesta al norte y perturbada. Sólo dos de las especies más importantes mostraron selectividad marcada hacia la condición sur y perturbada: *Opuntia hyptiacantha* y *Opuntia* sp. Entre las especies encontradas en situaciones sobrepastoreadas y cuya abundancia no parece ser muy afectada por la exposición destacan: *Brickellia veronicifolia*, *Montanoa tomentosa* y *Opuntia streptacantha*. En cambio, *Bouteloua* spp., *Dalea bicolor*, *Ferocactus histrix*, *Jatropha dioica*, *Lycurus phleoides*, *Pellaea cardiomorpha*, *Salvia keerli* y *Senecio praecox* se distribuyeron en sitios conservados pero fueron relativamente independientes de la exposición. Pocas fueron las especies con preferencia hacia la

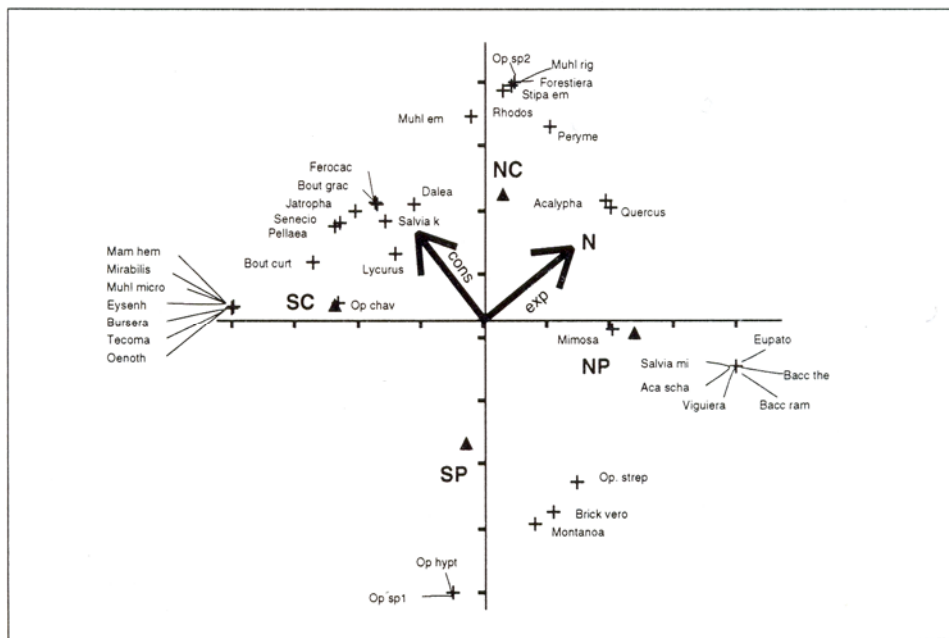


Figura 4. Diagrama de ordenación obtenido con el método de análisis canónico de correspondencia de las nopaleras de los ranchos Presillas y Bonilla (Municipio de Cuauhtémoc, Zacatecas). Se representa, con referencia a los ejes de ordenación, (1) la posición óptima estimada de las especies (+); la ubicación de los sitios (A); y la orientación de las variables ambientales exposición y grado de conservación (*). Los nombres completos de las especies se encuentran en el Apéndice y pueden deducirse de los acrónimos del diagrama. Se omitieron, por propósitos de claridad, todas las especies cuyo volumen relativo fue < 0.05% del total obtenido en el sitio donde tuvieron su volumen máximo.

exposición norte, sin importar los niveles de pastoreo: *Acalypha hederacea* y *Quercus grisea*, y no se detectaron especies con preferencias hacia la exposición sur independientemente del nivel de herbivoría.

Una inspección individual a las especies dominantes también confirma una marcada selectividad de hábitat (ver apéndice). Por ejemplo, *Quercus grisea* fue la especie más importante en los sitios orientados al norte y su volumen representó cerca del 55% del total de esos sitios. En cambio, en los sitios expuestos al sur, no se encontraron individuos de este encino. Similarmente, *Forestiera phillyreoides* se detectó únicamente en NC, pero ahí fue la tercera especie más importante. *Opuntia chavena* ocupó el primer y segundo lugar en importancia en SC y en NC, y tuvo una variación significativa en su volumen absoluto tanto en el criterio de exposición ($F_{1,8} = 13.32$, $P = 0.006$) como en el de herbivoría ($F_{1,8} = 18.13$, $P = 0.002$): las condiciones expuestas al sur y conservadas presentaron los volúmenes más altos. Las compuestas arbustivas no suculentas estuvieron bien representadas en los sitios perturbados. Destaca *Montanoa tomentosa* cuyo volumen fue mayor en estos sitios que en los conservados ($F_{1,8} = 13.56$, $P = 0.006$), y donde fue la segunda (SP) y la tercera especie (NP) más importante. De hecho, en SC no fue detectada y su altura media en NC fue sólo de 50 cm, mientras que en SP y NP fue de 130 cm, y algunos individuos tuvieron alturas mayores de 250 cm. Por ello, esta especie fue incluida como arbusto alto en NP y SP; y como bajo en NC. En NP, las compuestas tuvieron su máxima abundancia y ocuparon casi el 14% del volumen total muestreado en este sitio. Asimismo, en SP, *M. tomentosa* y *B. veronícfolia* ocuparon el 26% del volumen total. En contraste, *Senecio praecox*, compuesta suculenta, y todos los helechos sólo se detectaron en los sitios conservados donde estuvieron relativamente bien representados, particularmente *Senecio* que ocupó el tercer y cuarto lugar en importancia en SC y NC respectivamente. Las leguminosas fueron, con una diferencia significativa ($F_{1,8} = 10.27$, $P = 0.01$), alrededor de un 60% más abundantes en los sitios conservados que en los perturbados. Esta diferencia se debe esencialmente a que el conjunto de todas las leguminosas inermes, *Acacia angustissima*, *Dalea bicolor*, *Erythrina montana* y *Eysenhardtia polystachya*, fue más abundante en dichos sitios ($F_{1,8} = 8.21$, $P = 0.02$). Este conjunto también fue más abundante en los sitios orientados al sur ($F_{1,8} = 5.26$, $P = 0.04$). En importancia, *Eysenhardtia* fue la segunda especie en SC; y *Dalea*, la quinta en SC y NC. En contraste, las leguminosas espinosas, *Mimosa biunciferay A. schaffneri*, fueron más abundantes en los sitios perturbados ($F_{1,8} = 7.41$, $P = 0.03$). *Mimosa*, en particular, ocupó el cuarto y el quinto lugar en NP y SP.

Las gramíneas fueron las herbáceas más importantes; pero tuvieron acentuadas diferencias en su volumen total en sitios de distinta exposición ($F_{1,8} = 20.2$, $P = 0.002$) y herbivoría ($F_{1,8} = 94.9$, $P < 0.0001$). La orientación norte y la ausencia de ganado dieron los valores más altos de abundancia de gramíneas. Empero, las gramíneas *Stipa leucotricha* y *Leptochloa dubia* sólo se detectaron en los sitios perturbados, al igual que especies como *Drymaria glandulosa* y *Mentzelia hispida*. Las geófitas se encontraron preferentemente en los sitios con orientación norte; algunos de ellas como el ocoote (*Rhodosciadium montanum*) y las pa-pitas de monte (*Solanum* spp.) se localizaron exclusivamente bajo la cobertura de otras plantas.

Discusión

El presente estudio muestra que la composición y estructura de las nopaleras varía considerablemente en sitios cercanos con condiciones topográficas y geológicas similares pero que difieren entre sí en orientación o nivel de herbivoría por animales domésticos. Al no contar con repeticiones independientes, es decir, con datos de varios sitios con condiciones contrastantes de estos factores, no es posible establecer una relación causa-efecto entre éstas y las diferencias observadas entre cada sitio (ver Hurlbert, 1984; Heffner *et al.*, 1996). Desafortunadamente, los sitios conservados NC y SC fueron excepcionales en cuanto a la ausencia de ganado. Sin embargo, como se señala a continuación, los análisis del hábitat físico y las características reportadas de las plantas sugieren que una parte considerable de las diferencias detectadas entre los sitios son atribuibles a sus niveles contrastantes de exposición o herbivoría.

Los registros climatológicos sugieren que los sitios orientados al sur están expuestos durante más tiempo a la luz solar directa, son más calientes y presentan menor humedad atmosférica que las orientadas al norte. Empero, estas diferencias pueden ser abatidas o anuladas en días nublados. Como el número medio de días nublados por año en la región de estudio es cercano a 90 (Tamayo, 1980), es de esperar que los sitios con exposición sur sean, en general, más secos y cálidos que los orientados al norte. Es posible que los registros efectuados con tensiómetros hayan sobreestimado el potencial mátrico del suelo. A niveles bajos de humedad edáfica, como la presente durante las determinaciones, puede entrar aire del suelo a los poros de la copa de cerámica del aparato y ocasionar una pérdida de presión en su columna de agua (Rundel y Jarrell, 1989). A pesar de lo anterior, tales registros mostraron un potencial mátrico más bajo en SC que en NC y estuvieron positivamente

te correlacionados con la humedad atmosférica. El potencial mátrico y la humedad atmosférica más bajos en SC sugieren que, en la exposición sur, las plantas están expuestas a un déficit de humedad más severo tanto por una mayor demanda evaporativa del aire, como por una mayor adsorción de agua por la superficie coloidal del suelo.

Estas diferencias ambientales parecen tener cierto efecto en la flora. Si bien, el predominio de *Opuntia* fue siempre evidente, en uno o en ambos sitios expuestos al norte, fue posible advertir la presencia de especies dominantes cuya distribución se extiende a hábitats más fríos: *Forestiera phillyreoides* (encinar arbustivo, Rzedowski, 1966), *Juniperus monosperma* (bosques de encino y de coníferas, Rzedowski, 1978), *Quercus grisea* (bosque de encino, Rzedowski, 1978; bosque de encino-pino, González-Elizondo *et al.*, 1993; bosque de piñón-enebro, Howards *et al.*, 1997), *Brickellia veronicifolia* (matorral submontano, Puig 1976) y, finalmente, *Eupatorium petiolare* y *Baccharis* spp. (bosque de pino, Puig 1976), todas ellas ausentes en los sitios expuestos al sur. En cambio, en estos últimos se encontraron especies dominantes cuyo ámbito geográfico se extiende a tipos de vegetación más cálidos: *Tecoma stans* (selva baja caducifolia y selva mediana subperennifolia, Puig, 1976; matorral subtropical, Rzedowski, 1978); *Bursera fagaroides* y *Eysenhardtia polystachya* (selva baja caducifolia y matorral subtropical, Puig, 1976; Rzedowski, 1978), en consistencia con las predicciones de Holland y Steyn (1975).

La mayor riqueza de especies y uniformidad encontrada en los sitios con orientación polar (norte en nuestro caso) es consistente con lo observado en otros ambientes semiáridos como la vegetación sonoreña de las montañas de Santa Catalina de Arizona (Whittaker y Niering, 1965), las comunidades de clima mediterráneo de Chile (Armesto y Martínez, 1978), los matorrales crasicales de Querétaro (Castilla *et al.*, 1979), y los matorrales rosetófilos de San Luis Potosí (Trujillo, 1982). Esto sugiere que las condiciones más frías y húmedas favorecen una mayor diversidad que las cálidas y secas en ambientes semiáridos subtropicales o templados.

Las diferencias más notables se encontraron entre sitios sobrepastoreados y conservados. Estos últimos parecen ser más homogéneos, pues la mayor parte de su suelo está cubierto, superficialmente o en forma aérea, por alguna forma de vegetación. En los sitios perturbados, en cambio, existen parches donde el suelo está totalmente descubierto. Esto también quedó evidenciado al comparar los patrones de distribución espacial de especies como *Ferocactus histrix*, que tienden a estar más agregadas en dichos sitios que en los conservados (del Castillo, 1987). Tal incremento en

heterogeneidad ambiental puede ser fomentado por el reemplazo de especies herbáceas, principalmente gramíneas cespitosas, por especies leñosas, como compuestas arbustivas y leguminosas espinosas. Un fenómeno similar se ha reportado en otros ecosistemas (Kleb y Wilson, 1997), y ha resultado fundamental en acelerar procesos de degradación en ambientes áridos (Schlesinger *et al.*, 1990; Breshears *et al.*, 1997).

La herbivoría por animales domésticos parece ser un factor determinante en las diferencias de composición entre sitios conservados y perturbados pues en estos últimos se detectó una notable disminución de especies apetecibles incluidas leguminosas inermes como la engordacabras, *Dalea bicolor*, y la vara dulce, *Eysenhardtia polystachya*, de reputado valor forrajero, y la mayor parte de las gramíneas, notablemente *Muhlenbergia* spp. y *Bouteloua* spp., también muy apetecidas por el ganado (SARH, 1987). Una de las gramíneas que no siguió este patrón fue *Leptochloa dubia* especie asociada con condiciones de sobrepastoreo (Rzedowski, 1978; Aldrete, 1981; Rivas, 1984; SARH, 1991).

En contraste, las especies más abundantes o exclusivas de los sitios perturbados se caracterizaron por tener baja o nula apetecibilidad para el ganado como las compuestas *Baccharis ramulosa*, *B. thesioides*, *Brickellia spinulosa* y *Stevia salicifolia* y las leguminosas espinosas (M.L. Cepeda de Martínez, com. pers.). Las espinas y aguijones reducen la ingestión de biomasa por herbívoros (Belovsky *et al.*, 1991). *Drymaria glandulosay Mentzelia hispida*, por otra parte, se encontraron sólo en los sitios perturbados, en concordancia con lo señalado por Calderón de Rzedowski (1979, 1992) quien las ha asociado con condiciones de disturbio. Además, *Drymaria*, *Baccharis ramulosa* y *B. thesioides* han sido calificadas como altamente tóxicas para el ganado (USDA, 1937; Schmutz *et al.*, 1968). Las sustancias aromáticas y glutinosas de la mayoría de estas especies, causan desórdenes en el rumen del ganado (Heady, 1975). En general, la existencia de especies de bajo o nulo valor forrajero está asociada con situaciones avanzadas de deterioro que suceden a aquéllas caracterizadas por especies invasoras e "incrementadoras" de apetecibilidad y valor forrajero moderados (Slatyer, 1973; Bryant *et al.*, 1991)). El costo metabólico de los compuestos secundarios para las plantas se puede reflejar en un menor crecimiento o capacidad reproductiva (*e.g.*, Mauricio, 1998). Así, es posible que una de las consecuencias del sobrepastoreo en las nopaleras sea una reducción en su productividad primaria, particularmente la de arbustos bajos y herbáceas.

La reducción de leguminosas en sitios perturbados con relación a la encontrada en los conservados, es

consistente con los hallazgos en otras comunidades vegetales, como pastizales, que muestran que la herbivoría excesiva puede limitar considerablemente la abundancia de algunas leguminosas (e.g., Ritchie y Tilman, 1995). Las leguminosas pueden ser importantes en el desarrollo de la vegetación por su habilidad para asociarse con *Rhizobium*, bacterias que fijan nitrógeno atmosférico, y por tener los suelos cercanos a éstas una tasa neta de mineralización de nitrógeno mayor que la de suelos cubiertos por pasto o sin vegetación (Robles y Burke, 1997). Así, la mayor abundancia de leguminosas, en los sitios conservados sugiere que el ganado puede afectar indirectamente la fertilidad del suelo y, con ello, incrementar las diferencias entre sitios con distinto nivel de pastoreo. De hecho, un incremento en la diversidad se ha asociado con los niveles de nitrógeno en el suelo (Tilman, 1996). La posible pérdida de nitrógeno por un excesivo consumo de leguminosas en nopaleras es un aspecto que requiere explorarse al poder exacerbar el deterioro de los sitios sobrepastoreados.

Janzen (1986) propuso que el ganado puede ser un sustituto de una megafauna extinta que habitó en las nopaleras y favorecer la presencia de *Opuntia*, al dispersar sus semillas. La mayor abundancia de especies como *O. streptacantha*, *O. hyptiacantha* y *Opuntia* sp. 1 en los sitios perturbados es consistente con este planteamiento (véase también Puig, 1976: 367; Rivas, 1984). Empero, otras especies como *O. chavería* y *Opuntia* sp. 2 tuvieron su mayor abundancia en los sitios conservados. Esto sugiere que no todas las especies de *Opuntia* muestran respuestas similares ante la presencia del ganado.

Las herbáceas fueron las plantas que mostraron mayor variabilidad entre los sitios, tanto en diversidad, como en atributos asociados a su biomasa (volumen, cobertura y diámetro basal). Estos resultados sugieren que estas plantas son las más susceptibles al sobrepastoreo y a condiciones limitadas de humedad. Esto puede deberse a su carencia de tejidos leñosos y a sus tasas de transpiración, generalmente más elevadas (Larcher, 1983).

Algunas plantas sólo se localizaron bajo el dosel, como *Rhodosciadium montanum*, y las papitas de monte, *Solanum demissum* y *Solanum* spp., esto último en concordancia con lo reportado por Correll (1962). Para otras, la cobertura vegetal es importante (*Senecio praecox*; Rodríguez de la Vega y Bonfil, 1998) o indispensable (*F. histrix*; del Castillo, 1986) en sus etapas iniciales de desarrollo. Así, es posible que la reducción en la cobertura vegetal detectada en los sitios perturbados disminuya las probabilidades de establecimiento y explique la ausencia o baja abundancia de algunas especies en dichos sitios. De hecho, la cober-

tura vegetal puede reducir la mortalidad por herbivoría y por desecación en algunas plantas (Jaksic y Fuentes, 1980; referencias en Fowler, 1986 y Nobel, 1988). Además, ésta, al disminuir la energía de las gotas de lluvia, aumenta la infiltración de la precipitación pluvial, disminuye el escurrimiento, la erosión, y la consecuente pérdida de nutrientes disueltos (Schlesinger *et al.*, 1990). La cobertura también puede crear un microhábitat más húmedo en un ambiente donde el agua es escasa y reducir la incidencia de luz solar directa. Así, la reducción de cobertura, diámetro basal, riqueza florística y equitabilidad en los sitios perturbados puede atribuirse no sólo al consumo directo de las plantas por el ganado, sino a una reducción de microhábitats favorables para muchas especies de plantas.

Sin embargo, en un estudio reciente, Pake y Venable (1995) encontraron que la supervivencia de plántulas de varias especies del Desierto Sonorense era mayor en condiciones expuestas que bajo la cobertura de algún arbusto. De existir alguna ventaja fisiológica en especies de las nopaleras estudiadas en condiciones expuestas, es probable que ésta sea abatida por los efectos negativos del sobrepastoreo ya señalados. Greenlee y Callaway (1996) encontraron que la interferencia que pueden sufrir las plantas al vivir bajo la cobertura de otras puede abatirse, e incluso cambiar a facilitación, al tornarse el hábitat más severo.

La pérdida de riqueza florística detectada en los sitios perturbados, sugiere que las nopaleras presentan una gran cantidad de especies, particularmente herbáceas y algunos arbustos bajos, propensos a la extinción por efectos del sobrepastoreo. Otro efecto importante de éste parece ser el elevado incremento en la superficie de suelo desnudo. Al aumentar las partículas de polvo suspendidas en la atmósfera, el sobrepastoreo puede causar un decremento en la temperatura y en la precipitación (Dale, 1997). Las consecuencias climáticas y edáficas del sobrepastoreo en zonas desérticas apenas comienzan a entenderse, pero es probable que tengan implicaciones a nivel global (Schlesinger *et al.*, 1990). Finalmente, al aumentar la proporción de especies indeseables y disminuir ampliamente la cobertura vegetal, los sitios perturbados reducen su valor para fines pecuarios y su capacidad para albergar otras especies de importancia económica (e.g., del Castillo, 1987; del Castillo y Trujillo, 1991). Así, existen razones biológicas, climáticas y económicas para preservar y restaurar las nopaleras. Esto es prioritario porque la recuperación de las nopaleras perturbadas debe ser muy tardía, en el mejor de los casos, en virtud del lento crecimiento de muchas de sus especies componentes. La recuperación de pastizales secos después de 53 años de

abandono aun no es completa y las plantas que mayor lentitud han tenido para hacerlo son cactáceas y arbustos enanos (Coffin *et al*, 1996). Así, es urgente el diseño y establecimiento de reservas, manejos conservacionistas y áreas de recuperación. En estos diseños se tendrá que considerar a los efectos de exposición de ladera y de herbivoría como posibles factores importantes de la composición y estructura de este tipo de comunidades.

Agradecimientos

La presente es una versión modificada de una porción de la tesis con la cual el autor optó por el título de Biólogo en la Universidad Nacional Autónoma de México. El trabajo de campo se realizó bajo los auspicios del CREZAS-Colegio de Postgraduados. Sonia Trujillo ayudó en el trabajo de campo y aportó valiosas críticas y sugerencias. Rogelio Aguirre R. y Edmundo García Moya proporcionaron valioso apoyo en las etapas iniciales del proyecto. María Luisa Cepeda de Martínez y José García P. cooperaron en la identificación del material herborizado. Gumersindo Cervantes R. ayudó en el trabajo de campo. Tres árbitros anónimos revisaron cuidadosamente versiones preliminares del manuscrito y aportaron valiosas críticas y sugerencias.

Literatura Citada

- Aldrete M.E. 1981. Estudio ecológico de los agostaderos del noreste del Estado de Zacatecas. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México.
- Armesto J.J. y Martínez J.A. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the Mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66:881-889.
- Belovsky G.E., Schmitz O.J., Slade J.B y Dawson T.J. 1991. Effects of spines and thorns on Australian arid zone herbivores of different body masses. *Oecologia* 88:521-528.
- Breshears D.D., Rich P.M., Barnes F.J. y Campbell K. 1997. Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. *Ecological Applications* 7:1201-1215.
- Bryant J.P., Provenza F.D., Pastor J., Reichardt P.B., Clausen T.P., duToit J.T. 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:431-446.
- Buffington L.C. y Herbel C.H. 1965. Vegetational changes in a semidesert grassland range. *Ecological Monographs* 35:139-154.
- Calderón de Rzedowski G. 1979. Caryophyllaceae. En: Rzedowski J. y Calderón de Rzedowski G. Eds. Flora Fanerogámica del Valle de México Vol. 1. Compañía Editorial Continental, México D.F. 71-193.
- Calderón de Rzedowski G. 1992. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes. Familia Loasaceae*. Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán. 62 p.
- Canfield R.H. 1941. Applications of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry* 39:388-384.
- Castilla M., del Castillo R.F., Tejero-Diez D., Trujillo-Argueta S., Velázquez A.R. 1979. Composición y estructura de una comunidad vegetal en una zona semidesértica: Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 14:51-61.
- Coffin D.P., Lauenroth, W.K. y Burke I.C. 1996. Recovery of vegetation in a semiarid grassland 53 years after disturbance. *Ecological Applications* 6:538-555.
- Conover W.J. 1980. *Practical Non-parametric statistics*. John Wiley and Sons. Nueva York.
- Correll D.S. 1962. *The potato and its wild relatives*. Texas Research Foundation, Renner, Texas. 606 p.
- Dale V.H. 1997. The relationship between land -use change and climate change. *Ecological Applications* 7:753-768.
- del Castillo R.F. 1986. Semillas, germinación y establecimiento de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 31:5-11.
- del Castillo R.F. 1987. Efectos del disturbio y la orientación de ladera en *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 32:8-16.
- del Castillo R.F. y Trujillo A.S. 1991. Ethnobotany of *Ferocactus histrix* and *Echinocactus platyacanthus* (Cactaceae) in the semiarid Central México: past, present and future. *Economic Botany* 45:495-502.
- Fowler N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:89-110.
- García E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen*. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- García S. R. 1988. Cambios en la distribución de herbáceas durante la sucesión secundaria en una nopalera de "El Gran Tunal", San Luis Potosí. Tesis de Maestría, Centro de Botánica, Colegio de Posgraduados, Chapingo, México.
- González-Espinosa M. 1999. Interacciones entre fenología, elementos bióticos y disturbio por pastoreo en las nopaleras del centro de México. En: Aguirre-Rivera J. R y Reyes-Aguero J. A, eds. *El nopal. Memoria, VIII Congreso Nacional y VI Internacional sobre el conocimiento y aprovechamiento del nopal*. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, México. 342-359.
- González-Elizondo S., González-Elizondo, M. y Cortéz-Ortiz, A. 1993. Vegetación de la reserva de la biosfera "La Michilia", Durango, México. *Acta Botánica Mexicana* 22:1-78.
- Greenlee J.T., y Callaway R.M. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in Western Montana. *American Naturalist* 148:386-396.

- Heady H.F. 1975. *Rangeland management*. McGraw-Hill, Nueva York, NY. 356 p. Heffner R.A., Butler IV M.J. y Reilly C.K. 1996. Pseudoreplication revisited. *Ecology* 77: 2558-2562.
- Holland P.G. y Steyn D.G. 1975. Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect. *Journal of Biogeography* 2:179-183.
- Howards D.J., Preszler R.W., Williams J., Fenchel S. y Boecklen W.J. 1997. How discrete are oak species? insights from a hybrid zone between *Quercus grisea* and *Quercus gambelii*. *Evolution* 51:747-777.
- Huntly N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:477-503.
- Hurlbert S.H. 1971. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 62:901-906.
- Hurlbert S.H. 1984. Pseudoreplication and design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54:187-211.
- Jaksic F.M. y Fuentes E. R. 1980. Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes. Microclimate or grazing? *Journal of Ecology* 68:665-669.
- Janzen D.H. 1986. Chihuahuan desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:595-686.
- Kleb H.R. y Wilson S.D. 1987. Vegetation effects on soil resource heterogeneity in prairie and forest. *American Naturalist* 150:283-298.
- Krebs C.J. 1999. *Ecological Methodology*. Addison Wesley Longman, Menlo Park California. 620 p
- Lambers H., Chapin III F.S., Pons T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, Nueva York. 540 p.
- Larcher W. 1983. *Physiological Plant Ecology*. Springer Verlag, Berlín. .
- Lubchenco J. 1978. Plant species diversity in marine intertidal community: importance of herbivore food preferences and algal competitive abilities. *American Naturalist* 112:23-31.
- Ludwig J.A., Reynolds J.F., y Whitson P.D. 1975. Size biomass relationships of several Chihuahuan desert shrubs. *American Midland. Naturalist*. 94:451-461.
- Mauricio R. 1998. Costs of resistance to natural enemies in field populations of the annual plant *Arabidopsis thaliana*. *American Naturalist* 151:20-8.
- Meave J, Soto M.A., Calvo I. L.M, Paz H.H., Valencia A. S. 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 52:31-77.
- McCune B. y Mefford M.J. 1995. *PC-ORD v. 2. Multivariate Analysis of Ecological Data*. MjM Software Design, Glenden Beach, Oregon. 126 p.
- Milchunas G. y Lauenroth W.K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327-366.
- Miranda F. y Hernández X.E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Montgomery D.C. 1985. *Design and Analysis of Experiments*. John Wiley & Sons, Nueva York. 538 p.
- Mueller-Dombois D. y Ellenberg H. 1974. *Aims and Methods in Vegetation Ecology*. Wiley, Nueva York. 547 p.
- Ng E. y Miller P.C. 1980. Soil moisture relations in southern California chaparral. *Ecology* 61: 98-107.
- Nobel P.S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, Cambridge. 270 p.
- Ortiz V.B. 1977. *Edafología*, Patena, Chapingo, México. 291 p.
- Pake E.P. y Venable D.L. 1995. Is coexistence of Sonoran desert annuals mediated by temporal variability in reproductive success. *Ecology* 76:246-261.
- Pielou E.C. 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, Nueva York. 165 p.
- Puig H. 1976. *Vegetation de la Huasteca, Mexique*. Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique. México D. F.
- Rivas M., I.V. 1984. Estudios experimentales sobre la sucesión secundaria en agostaderos de "El Gran Tunal", San Luis Potosí. Tesis profesional, UNAM, México, D. F.
- Rivas M., I.V. 1988. Cambios en el vecindario de *Bouteloua gracilis* por la exclusión del pastoreo en "El Gran Tunal", San Luis Potosí. Tesis de Maestría, Centro de Botánica, Colegio de Posgraduados, Chapingo, México.
- Ritchie M.E. y Tilman, D. 1995. Responses of legumes to herbivores and nutrients during succession on a nitrogen-poor soil. *Ecology* 76:2648-2655.
- Robles M.D. y Burke I.C. 1997. Legume, grass, and conservation reserve program effects on soil organic matter recover. *Ecological Applications* 7:345-357.
- Rodríguez de la Vega H. y Bonfil C. 1998. Efecto de la vegetación en la regeneración de *Senecio praecox* en un matorral perturbado del Ajusco medio, D. F., México. En: Magaña P. Ed. Libro de Resúmenes. VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, Universidad Autónoma Metropolitana, México D. F. 91-92.
- Roldan P.A. y Trueba D.J. 1978. Factores ecológicos y sociales de la desertificación en México. En: Medellín Leal F. Ed. La desertificación en México. Instituto de Investigaciones Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, México, 55-80.
- Rundel P.W. y Jarrell W.M. 1989. Water in the environment. En: Percy R.W, Mooney H.A y Rundel P.W. Eds. *Plant Physiological Ecology, Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall, Londres, 29-56.
- Rzedowski J. 1966. Vegetación del Estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina* 5:5-291.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México D.F. 432 p.

- SAS Institute Inc. 1990. *SAS/STAT User's guide, versión 6*. SAS Institute Inc. Cary, Carolina del Norte. 1042 p.
- Schlesinger W.H., Reynolds J.F., Cunningham G.L., Hueneke L.F., Jarrell W.M., Virginia R.A. y Whitford W.G. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* **247**: 1043-1047.
- Schmmtz E.M., Freeman B.N., y Reed R.E. 1968. *Livestock Poisoning Plants of Arizona*. The University of Arizona, Tucson, Arizona. 329 p. SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos).
1987. *Las Gramíneas de México, Vol. II*. COTECOCA, SARH, México, D. F. 344 p. SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos).
1991. *Las Gramíneas de México, Vol. III*. COTECOCA, SARH, México, D.F. 332 p.
- Slatyer R.O. 1973. Structure and functioning of Australian arid shrublands. En: Hyder D.W. Ed. Arid Shrublands. Proc. Third Workshop U.S./Australia Range Land Panel, 66 - 73.
- Sokal R.R. y Rohlf. F.J. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman, San Francisco, California.
- Soto Mora C. 1965. *Vocabulario Geomorfológico*. Instituto de Geografía, UNAM, México D. F. 202 p.
- Tamayo J.L. 1980. *Geografía Moderna de México*. Trillas, México D. F. 400 p.
- Ter Braak C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**:1167-1179.
- Tilman D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey. 269 p.
- Tilman D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* **72**:350-363.
- Trujillo A., S. 1982. Estudio sobre algunos aspectos ecológicos de *Echinocactus platyacanthus* Lk. & O. en el Estado de San Luis Potosí. Tesis profesional, ENEP-UNAM, Iztacala, México.
- Tueller P.T. 1973. Secondary succession, disclimax, and range condition standards in desert vegetation. En: Hyder D.N. Ed. Arid Shrublands. Proc. Third. Symp. U.S. Range Land Panel. 57-65.
- USDA (United States Department of Agriculture). 1937. *Range Land Handbook*, Forest Service Washington DC. 430 p.
- Walker, J. y Peet R.K. 1983. Composition and species diversity of pine-wire grass savannas of Green Swamp, North Carolina. *Vegetatw* **55**:163-179.
- Whittaker R.H. 19(55). Dominance and diversity in land plant communities. *Science* **147**:250 - 260.
- Whittaker R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. MacMillan, Nueva York. 385 p.
- Whittaker R.H. y Niering W.A. 1965. Vegetation of Santa Catalina Mountains II. *Ecology* **46**: 429-452.
- Yeaton R.I. y Cody M.L. 1979. The distribution of cacti along environmental gradients in the Sonoran and Mohave deserts. *Journal of Ecology* **67**:529-541.