

Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Postgrado en Ecología Tropical
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas

TESIS DOCTORAL

**Síndrome nodriza y ecología de la
regeneración de cactus columnares en
un enclave semiárido andino**

Daniel M. Larrea Alcázar

PARA OPTAR AL TÍTULO DE:
DOCTOR EN ECOLOGÍA TROPICAL

Tutor: Dr. Pascual Soriano
Jurados: Dr. Jafet Nassar
Dr. Carlos García
Dr. Mario Fariñas

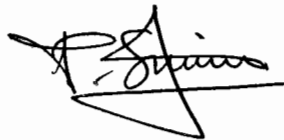
Enero, 2007
Mérida, Venezuela

VEREDICTO

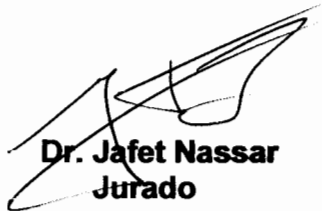
Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre la **TESIS DOCTORAL** presentada por **Daniel Marcelo Larrea Alcázar**, para optar al título de **Doctor en Ecología Tropical** y que se titula: **“Síndrome Nodriz y Ecología de la Regeneración de Cactus Columnares en un Enclave Semiárido Andino.”**

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy **16 de enero de 2007** a las **10:30 a.m.**, nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Pascual Soriano. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro de jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las **11:00 a.m.** de este mismo día, se reunió en el Salón B-09 de la Facultad de Ciencias y se dio curso al acto público de sustentación de la Tesis presentada a requerimiento del jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el presidente del jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA LA TESIS DOCTORAL PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACIÓN, CON MENCIÓN PARA PUBLICACIÓN.**



Dr. Pascual Soriano
Tutor



Dr. Jafet Nassar
Jurado



Dr. Carlos García Núñez
Jurado



Dr. Mario Fariñas
Jurado

Agradecimientos

Quiero agradecer al Dr. P.J. Soriano y a todas las personas que permitieron mi llegada y estadía en Mérida, a quienes les expreso mi sincera gratitud. El apoyo de la Red Latinoamericana de Botánica (Beca RLB-02-D2) fue decisivo para el desarrollo de la tesis, a quienes, a través de M.Cs. Susana Maldonado, quiero agradecer públicamente por todos estos años de apoyo y confianza. Los fondos otorgados por The Rufford Small Grant for Nature Conservation (RSG, Beca 17.01.06) permitieron la culminación del trabajo de campo y la redacción del documento final, quiero expresar mi reconocimiento a esta importante institución. El Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA, Proyecto C-1306-05-01-E) otorgó fondos de apoyo para la realización de la tesis, los cuales abiertamente agradezco. Diferentes personas colaboraron en el trabajo de campo, su apoyo fue determinante para la culminación de cada componente de la tesis, entre ellos, J. Murillo, C.J. Figueredo, A. Pérez, C. Arangüren, C.J. Azócar, D. Cadenas, J. Márquez, R. Pelayo, M. Machado, A. Guerrero, R. Casado y P. Villa. Quiero también agradecer el apoyo de M. Muñoz del Laboratorio de Suelos del Instituto de Geografía de los Recursos Naturales, Universidad de Los Andes, por los análisis de suelos, así como al Prof. C. Hernández y a todo el personal del Jardín Botánico Carlos Lizcano, por su cooperación para el control de las pruebas de germinación que realicé en los predios de esta institución. En diferentes momentos y circunstancias, R.P. López, J. Nassar, C. García, M. Fariñas, L.D. Llambi y A. Valiente-Banuet aportaron valiosas sugerencias y comentarios a los métodos, resultados y las versiones preliminares de los manuscritos, a todos ellos les expreso mi sincero reconocimiento.

Tabla de Contenidos

Prólogo	1
Introducción	3
Artículos	
1. Asociaciones espaciales, relaciones tamaño-distancia y estructura poblacional de dos formas de vida dominantes en un enclave semiárido de Los Andes de Venezuela	12
2. Variaciones espaciales del síndrome nodriza en un enclave semiárido andino venezolano: hábitat xérico versus hábitat méxico	41
3. Establecimiento de propágulos de origen sexual de dos cactus columnares en un ecosistema semiárido de Los Andes de Venezuela: ¿Cuándo importan las plantas nodrizas?	76
Síntesis General	125
Anexos:	
Anexo I – Asociaciones espaciales entre cactus globosos y leguminosas arbustivas en dos hábitats contrastantes del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela	132
Anexo II – Remoción de semillas de cactus columnares por <i>Pheidole fallax</i> (Myrmicinae)	154
Bibliografía	176

Prólogo

La presente tesis es el resultado de dos años de estudio comprendidos entre octubre de 2004 y noviembre de 2006, la cual fue realizada en cinco localidades del enclave semiárido de Lagunillas (Edo. Mérida, Venezuela). La supervisión estuvo a cargo del Dr. Pascual J. Soriano del Postgrado en Ecología Tropical (PET), Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Universidad de Los Andes (ULA). El trabajo comprende una introducción, tres capítulos o artículos principales, dos anexos y una discusión y conclusiones generales, los cuales están numerados de manera correlativa para fines de su presentación.

En la introducción describo brevemente el estado del conocimiento actual sobre la ecología de la regeneración de especies de cactus columnares en el Neotrópico, incluyendo la importancia de la facilitación para el establecimiento, crecimiento y supervivencia de sus plántulas. En el primer capítulo describo la asociación espacial, las relaciones indirectas de competencia y la estructura poblacional de dos especies de cactus columnares (*Stenocereus griseus* (Haw.) F. Busxb. y *Cereus repandus* (L.) Backeb.) y una leguminosa arbustiva (*Prosopis juliflora* DC.), las cuales son las especies más representativas y dominantes del paisaje xerofítico del enclave. En el segundo capítulo analizo las diferencias de las relaciones espaciales entre ambas formas de vida en dos hábitats contrastantes (mésico vs. xérico), incluyendo la importancia de otras plantas leñosas para la disposición espacial de los cactus, entre ellas, *Acacia farnesiana* (Willd.) L. y *Acacia macracantha* H.B.K. En el último capítulo examino comparativamente los procesos post-dispersivos que determinan el establecimiento de las plántulas (lluvia de semillas, remoción de semillas, germinación de

semillas y supervivencia de plántulas), incluyendo la importancia de los individuos de *P. juliflora* para modificar la intensidad y los resultados de tales procesos en un sitio méxico y un sitio xérico del enclave. Finalmente, presento una síntesis general de los tres capítulos, examinando la generalidad de los resultados obtenidos y posibles futuras investigaciones sobre el tema. Incluyo dos anexos donde expongo evidencia preliminar sobre la importancia de la facilitación para la existencia de otras formas de crecimiento de plantas suculentas y algunos aspectos ecológicos sobre la remoción de semillas producida por *Pheidole fallax* (Formicidae: Myrmicinae), la principal consumidora de las semillas en el suelo.

Introducción

Las cactáceas son una familia de angiospermas muy diversa que incluye cerca de 2.000 especies de plantas, las cuales son elementos representativos y muchas veces endémicos de las zonas áridas y semiáridas de América (Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Terrazas & Arias 2003). Sus extraordinarias adaptaciones morfológicas y fisiológicas, incluyendo los aspectos relacionados con sus procesos fotosintéticos, su capacidad para almacenar agua y las diferentes vías por las cuales optimizan su eficiencia de uso del agua, han sido objeto de innumerables estudios que, junto con registros botánicos y análisis taxonómicos, han incrementado nuestro conocimiento sobre la biología y evolución de este grupo de plantas.

Uno de los aspectos ecológicos ampliamente documentado en las cactáceas son sus interacciones positivas con plantas perennes, las cuales, a través de la modificación de las propiedades del suelo, la amortiguación de las altas temperaturas y la reducción de la evapotranspiración, tienden a favorecer la germinación de sus semillas y el establecimiento de sus plántulas (*sensu* plantas nodriza, Niering *et al.* 1963; Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Cody 1993; Reyes-Olivas *et al.* 2002; Rossi & Villagra 2003; Suzán-Azpíri & Sosa 2006). El efecto de una planta nodriza depende del tamaño y la geometría de la planta benefactora y el tamaño y la posición de las plantas beneficiarias bajo su copa (Franco & Nobel 1989; Drezner 2006). Plantas siempreverdes o especies perennes con densas copas albergan un mayor número de individuos y/o especies de cactus comparadas con otras formas de crecimiento, tales como arbustos deciduos o plantas con pocas ramificaciones (Flores & Jurado 2003; Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Entre todas las formas de crecimiento de las cactáceas, las formas columnares tienden a ser elementos

conspicuos y dominantes de los paisajes áridos y semiáridos donde crecen y, como muchas especies de cactus, estas plantas necesitan de la presencia de una planta nodriza o benefactora que promueve el establecimiento y supervivencia de sus plántulas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). No obstante, las relaciones entre cactus columnares y arbustos perennes involucran diferentes interacciones ecológicas, por ejemplo, muchas especies de cactus columnares producen frutos carnosos que son consumidos por aves y pequeños mamíferos, quienes pueden usar las ramas y el follaje de las plantas nodriza como sitios de percheo o refugio (Godínez-Álvarez *et al.* 2002; Sosa & Fleming 2002), permitiendo la llegada de las semillas a sitios con condiciones abióticas favorables (agua, luz y temperatura) para la germinación y el establecimiento de las plántulas (*sensu* facilitación pasiva); sin embargo, una vez que las plántulas se establecen, crecen y han alcanzado un cierto tamaño, pueden competir con sus plantas benefactoras por el agua disponible en el suelo (McAuliffe 1984; Valiente-Banuet *et al.* 1991a; Flores-Martínez *et al.* 1994), mostrando que la relación entre ambas formas de vida no permanece constante a lo largo del tiempo e involucra diferentes procesos e interacciones ecológicas. Estas características, junto con sus sistemas de polinización y dispersión de semillas, hacen de los cactus columnares modelos representativos de las adaptaciones ecológicas que desarrollan muchas plantas suculentas, que les permiten persistir en las zonas áridas y semiáridas donde crecen.

Las interacciones positivas entre cactus columnares y árboles y arbustos perennes ocasionan que la disposición espacial de las poblaciones de estas plantas suculentas sea marcadamente agregada (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). En muchos casos, este tipo de disposición es el resultado de las condiciones de sombra y las denominadas “islas de fertilidad” producidas bajo la copa de una planta nodriza, las cuales favorecen el

establecimiento de un mayor número de cactus (Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991a; Reyes-Olivas *et al.* 2002; Rossi & Villagra 2003; Suzán-Azpiri & Sosa 2006). De ahí, que la disposición agregada de estas poblaciones sea consecuencia de la presencia de una planta nodriza y los resultados que produce al permitir el establecimiento de nuevos cactus. No obstante, existen individuos que se establecen en zonas con poca vegetación, cuya presencia tiene al menos tres explicaciones posibles: i) algunas irregularidades de la superficie del suelo, como rocas o pequeñas depresiones, podrían permitir el establecimiento inicial de las plántulas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003), ii) otras plantas nodriza, como especies herbáceas o pequeños arbustos podrían favorecer la presencia de los cactus (de Viana *et al.* 2001; Reyes-Olivas *et al.* 2002) y iii) algunos individuos podrían ser capaces de tolerar condiciones altamente estresantes (Nobel *et al.* 1986). Sin embargo, algunos patrones tienden a ser bastante difusos debido a que la abundancia de algunos cactus varía desde especies con algunas decenas de individuos (Valiente-Banuet *et al.* 1997; Valiente-Banuet *et al.* 2004; Molina-Brener *et al.* 2004) hasta especies con miles de individuos por hectárea (Ruedas *et al.* 2006). En otros casos, no basta con la presencia de una potencial planta nodriza, debido a que algunas propiedades edáficas, como la textura, pueden modificar la disponibilidad de agua en el suelo y favorecer la presencia de algunas especies pero limitar la presencia de otras (McAuliffe 1994; Ruedas *et al.* 2006). Estos aspectos sugieren que la disposición espacial y la abundancia de los cactus pueden estar estrechamente asociadas a la presencia de arbustos perennes; sin embargo, aunque se conoce bastante de muchas especies, nuestro conocimiento dista mucho de establecer generalizaciones debido a que existen otras

variables que pueden afectar ambos patrones, entre ellos, la capacidad de propagación vegetativa de algunos cactus.

Las zonas áridas y semiáridas están caracterizadas por la reducida disponibilidad de agua, el cual representa el principal factor limitante para el crecimiento de las plantas (Ehleringer 1984; Nobel 1988; Tewksbury & Lloyd 2001). No obstante, muchos paisajes semiáridos contienen un mosaico de hábitats con mayor o menor disponibilidad de agua, los cuales pueden estar asociados a terrazas secas (sitios xéricos) o a efímeros cursos de agua o pequeñas lagunas persistentes (sitios méxicos) (Rico *et al.* 1996; Pugnaire & Luque 2001; Tewksbury & Lloyd 2001; Tirado & Pugnaire 2005). Estas características fisiográficas sugieren que los procesos de establecimiento de los cactus columnares y su necesidad o requerimiento de una planta nodriza podrían variar dependiendo de un conjunto de condiciones. Así, bajo condiciones de alto estrés hídrico (sitios xéricos), los efectos acumulativos de una especie sobre otra pueden ser positivos, mientras la relación entre las mismas especies en condiciones más benignas (sitios méxicos) puede ser negativa o neutral (hipótesis del gradiente de estrés, Bertness & Callaway 1994). Sin embargo, un reciente meta-análisis y diferentes estudios realizados con otras formas de vida de plantas, principalmente gramíneas, han demostrado que las asociaciones positivas pueden también existir simultáneamente junto con interacciones competitivas y el balance entre ambos procesos dependería de la disponibilidad de agua en el suelo de los hábitat donde crecen las plantas (Choler *et al.* 2001; Maestre *et al.* 2003, 2005). Estos enfoques incluyen el establecimiento de gradientes topográficos y altitudinales, muchas veces basados en reglas fitosociológicas de muestreo que proveen un contexto comunitario y requieren, en la mayoría de los casos, aproximaciones a gran escala. Comparaciones a una escala local

pueden ser realizadas considerando dos condiciones discretas (por ejemplo, mésico vs. xérico), debido a que el establecimiento de un gradiente ambiental a esta escala puede ser subjetivo, ya que las diferencias entre hábitats contrastantes son consecuencias de las propiedades químicas del suelo, su capacidad de almacenamiento de agua y, sobre todo, la presencia o no de cuerpos de agua. Estas características originan una distribución en mosaico de hábitats entre sitios mésicos y xéricos más que un gradiente ambiental. Por otra parte, aunque se han propuesto relaciones de competencia entre cactus columnares y sus plantas nodriza (Valiente-Banuet *et al.* 1991a; Flores-Martínez *et al.* 1994), el beneficio inicial para los cactus es el establecimiento y crecimiento de sus plántulas; no obstante, la existencia de competencia pueden ser inferida a partir del estudio de las relaciones entre el tamaño y la distancia que separa a dos plantas vecinas (Pielou 1962; Fowler 1986; Welden *et al.* 1988; Wilson 1991; Briones *et al.* 1996). La hipótesis es que la competencia entre dos plantas produce respuestas denso-dependientes en su crecimiento y probablemente en su mortalidad. Así, plantas espacialmente cercanas serán pequeñas y tendrán baja supervivencia, mientras que aquellas plantas vecinas espacialmente alejadas serán de mayor tamaño y, posiblemente, tendrán mayor probabilidad de supervivencia (Pielou 1962; Fowler 1986). Si bien esta aproximación puede proporcionarnos información sobre la presencia de competencia, no es un método robusto para determinar la existencia simultánea de relaciones positivas (facilitación) y negativas (competencia) entre plantas vecinas, lo cual podría requerir de enfoques experimentales basados, por ejemplo, en mediciones de biomasa (*sensu* Armas *et al.* 2004).

El síndrome nodriza, una interacción positiva planta-planta en la cual un arbusto perenne modifica las condiciones ambientales convirtiendo un hábitat estresante en uno

benigno y favorable para el establecimiento de otras plantas, entre ellas, especies de cactus columnares, ha sido referida para zonas desérticas tropicales y extratropicales de América. Estas asociaciones involucran diferentes especies de cactus columnares que crecen en el desierto de Sonora en Estados Unidos y México (*Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose, *Lophocereus schottii* (Engelm.) Britton & Rose, *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose, *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxbaum y *Stenocereus gummosus* (Engelm.) A.C. Gibson & K.E. Horak), el Valle de Tehuacán en México (*Cephalocereus hoppenstedtii* (F.A.C. Weber) K. Schum., *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber) Rose, *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) F. Buxbaum y *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter)) y el desierto de El Monte en Argentina (*Trichocereus pasacana* (F.A.C. Weber) Britton & Rose) (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Por lo general, estas asociaciones involucran a especies de leguminosas arbustivas como plantas nodriza, entre ellas, *Cercidium microphyllum* (Torr.) Rose & Johnst., *Olneya tesota* A. Gray, *Prosopis articulata* S. Watson y *Prosopis juliflora* DC. en el desierto de Sonora, *Mimosa luisana* Brandegee y *Acacia constricta* Benth. en el Valle de Tehuacán y *Prosopis ferox* Groseb en el desierto de El Monte. Entre estas especies, *O. tesota* destaca debido a que, además de cactus columnares, permite el establecimiento de otras 154 especies de plantas entre herbáceas, pequeños y medianos arbustos y especies de cactáceas con diferentes formas de crecimiento.

Los cactus columnares pueden estar asociados a más de una planta nodriza, destacando entre ellos *C. gigantea*, *E. chiotilla* y *L. schottii*, las cuales crecen bajo la protección de al menos cuatro diferentes especies de plantas facilitadoras que incluyen, junto con leguminosas arbustivas, otras especies perennes (Flores & Jurado 2003; Godínez-

Álvarez *et al.* 2003). Aunque estas especies de cactus están espacialmente asociadas a más de una planta nodriza, existe evidencia que sugiere que algunas de ellas pueden ser encontradas con mayor frecuencia bajo una especie leñosa en particular (Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet *et al.* 1991a, 1991b; de Viana *et al.* 2001). Esta evidencia ha sido utilizado como argumento para sugerir el potencial de las interacciones planta-planta como relaciones especie-específicas (*sensu* Callaway 1998), donde algunas características como la presencia de espinas, la profundidad de las raíces, presencia de metabolitos secundarios y la capacidad para fijar nitrógeno, entre otros, podrían determinar la calidad de una especie de planta nodriza comparada con otras especies de plantas perennes (McAuliffe 1984; Callaway 1998; Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Sin embargo, la información disponible sobre el tema es aún insuficiente para descartar o sustentar el potencial de este patrón.

La existencia del síndrome nodriza puede ser inicialmente inferida a partir del estudio de las relaciones espaciales entre las potenciales especies asociadas; sin embargo, requiere de estudios complementarios sobre los procesos que explican la presencia de las plantas beneficiarias, entre ellos, la llegada y supervivencia de las semillas, su capacidad de germinación y la supervivencia y crecimiento de las plántulas. La mayoría de los casos documentados sobre este tema han sido enfocados desde ambas perspectivas; por un lado, determinando la existencia de patrones espaciales que sugieran la existencia de facilitación (p.e. Arriaga *et al.* 1993; Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991a, 1991b; de Viana *et al.* 2001; Tewksbury & Lloyd 2001) y, por otro, examinando los procesos que expliquen tales asociaciones (p.e. Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 1998; Carrillo-García *et al.* 2000a, 2000b; Godínez-Álvarez *et al.* 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2005; Suzán-Azpiri & Sosa 2006). Aunque nuestro conocimiento

sobre la biología reproductiva de los cactus columnares se ha incrementado en los últimos años, conocemos aún relativamente poco sobre los procesos de regeneración natural de las especies de cactus columnares que crecen en los ecosistemas semiáridos de Los Andes. Estas zonas pueden albergar condiciones más favorables para el establecimiento de los cactáceas columnares comparadas con sus análogos de las zonas templadas del Neártico y de la región Neotropical. En el norte de la Cordillera de Los Andes existe un conjunto de enclaves o bolsones semiáridos, con características climáticas que resultan de la llamada sombra de precipitación orográfica (Sarmiento 1975). Estos bolsones se encuentran desde la Cordillera de Mérida (occidente de Venezuela), atraviesan la cadena montañosa de Colombia y llegan hasta el Ecuador (Soriano & Ruíz 2002). En Venezuela los bolsones albergan diferentes especies de cactus columnares, destacando entre ellas, *Stenocereus griseus* (Haw.) F. Busxb. y *Cereus repandus* (L.) Backeb., cuyas poblaciones son abundantes en el enclave semiárido de Lagunillas, el mayor de su tipo dentro de Venezuela (262 Km², Soriano & Ruíz 2002). Junto con estas especies, este enclave acoge una especie endémica de cactus columnar, *Pilosocereus tillianus* Gruber & Schaftzl., y especies de leguminosas arbustivas como *P. juliflora*, *Acacia farnesiana* (Willd) L. y *Acacia macracantha* H.B.K. Una aproximación empírica documentando las interacciones positivas entre ambas formas de vida nos permitirá inferir la importancia del proceso de facilitación para la regeneración natural de estas plantas suculentas y la estructura y funcionamiento de las comunidades de plantas xerófilas donde ellas coexisten.

En resumen, la mayoría de las especies de cactus columnares estudiados hasta ahora requieren de la presencia de un arbusto perenne para el establecimiento de sus plántulas, Este establecimiento involucra diferentes procesos interconectados entre sí, que van desde

la llegada de las semillas hasta la supervivencia de las plántulas, y que dependen de la capacidad del arbusto para modificar las condiciones ambientales bajo su copa (vs. sitios abiertos). Aunque conocemos bastante sobre la consecuencia de estas relaciones ecológicas para algunas especies de cactus columnares, nuestro conocimiento sobre su importancia para la regeneración natural de los cactus columnares que crecen en los enclaves semiáridos andinos en general es aún escaso. Este trabajo contribuye con información inicial sobre este tópico, para un mejor entendimiento de la ecología de dos de las especies de cactus columnares más comunes que crecen en estos ecosistemas semiáridos y de los procesos que involucran.

Capítulo I – Asociaciones espaciales, relaciones tamaño-distancia y estructura poblacional de dos formas de vida dominantes en un enclave semiárido de Los Andes de Venezuela

*Formato Plant Ecology*¹

Daniel M. Larrea-Alcázar & Pascual J. Soriano

Programa de Postgrado en Ecología Tropical, PET

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, ICAE

Universidad de Los Andes, Venezuela

Resumen

Examinamos la asociación espacial entre leguminosas arbustivas y cactus columnares en un enclave semiárido de Los Andes de Venezuela. Registramos la abundancia y el tamaño de tres cactus columnares (*Stenocereus griseus* (Haw.) F. Busxb., *Cereus repandus* (L.) Backeb. y *Pilosocereus tillianus* Gruber & Schaftzl) bajo tres leguminosas arbustivas (*Prosopis juliflora* DC., *Acacia farnesiana* (Willd.) L. y *A. macracantha* H.B.K.) y las comparamos con sitios abiertos con poca vegetación. Usando datos sobre el tamaño y la distancia de plantas vecinas inferimos la existencia e intensidad de la competencia intra- e interespecífica entre ambas formas de vida en un cardonal (sitio xérico) y un espinar (sitio méxico) del enclave. Registramos 61 cactus columnares (92%) bajo arbustos aislados de las tres especies de leguminosas y 5 cactus columnares (8%) en sitios abiertos. Nuestra comparación entre el número de individuos observados en campo y los valores esperados por la cobertura de cada especie de leguminosa mostraron que *S. griseus* y *C. repandus* están espacialmente asociados a arbustos aislados de *A. farnesiana* y *A. macracantha*. Aunque los arbustos de *P. juliflora* contribuyeron con más del 40% de la cobertura total, el

¹Artículo Publicado: Larrea-Alcázar, D.M. & Soriano, P.J. (2006). Spatial associations, size-distance relationships and population structure of two dominant life forms in a semiarid enclave of the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, **186**, 137-149.

número de cactus columnares bajo los arbustos aislados de esta especie fue significativamente menor a lo esperado por azar. En total, registramos 19 de las 21 posibles combinaciones entre las tres especies de cactus columnares y las tres especies de leguminosas arbustivas (espinar: 18, cardonal: 13, combinaciones comunes: 12). En ambos sitios, las combinaciones intra- e interespecíficas entre especies de cactus columnares fueron relativamente altas (correlación positiva entre la suma del tamaño de las plantas vecinas y la distancia que las separa). Nuestros resultados sugieren, al menos para el caso de *S. griseus* y *C. repandus*, que algunas especies de cactus columnares están asociadas a arbustos mimosoides y probablemente requieren de estas plantas para su regeneración natural. Por otra parte, nuestros resultados sobre las interacciones competitivas entre estas especies son aún preliminares y deben ser respaldados con nueva evidencia sobre el tema. Discutimos el efecto de las interacciones positivas planta-planta para el establecimiento de los cactus columnares que crecen en el enclave.

Palabras clave: Cactus columnares, competencia, facilitación, leguminosas, planta benefactora, relaciones tamaño-distancia.

Introducción

Las interacciones positivas entre plantas contribuyen a determinar la estructura de la comunidad y la diversidad local en muchos hábitats (Callaway 1995, 1997; Callaway & Walker 1997; Tewksbury & Lloyd 2001). Una de tales interacciones es el denominado síndrome nodriza, en el cual ciertas especies leñosas tienen una influencia positiva sobre algunas especies suculentas (McAuliffe 1988; Bertness & Callaway 1994). El efecto de una planta nodriza depende de su tamaño y geometría (Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Tewksbury *et al.* 1999) y del tamaño y posición de las plantas beneficiarias bajo su copa (Franco & Nobel 1989). Las plantas siempreverdes o especies perennes con densas copas son buenas plantas nodriza en comparación con otras formas de crecimiento, tales como arbustos deciduos o plantas con pocas ramificaciones (de Viana *et al.* 2001; Tewksbury & Lloyd 2001; Flores & Jurado 2003). Así, la copa de un arbusto perenne puede albergar la presencia de un gran número de plantas beneficiarias, entre ellas cactus columnares, e influenciar el establecimiento y los patrones de disposición espacial de sus plantas protegidas (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Mills *et al.* 1993; Tewksbury *et al.* 1999). Las asociaciones espaciales entre cactus columnares y sus plantas nodriza resaltan debido a que la planta beneficiaria, el cactus, puede competir con su planta benefactora y llegar a ocupar su lugar en el suelo (McAuliffe 1984; Yeaton & Romero 1986; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Flores-Martínez *et al.* 1994), mostrando que los procesos de facilitación y competencia no son mutuamente excluyentes.

Las zonas áridas y semiáridas están caracterizadas por una escasa disponibilidad de agua, el cual representa el principal factor limitante para el crecimiento de las plantas (Ehleringer 1984; Nobel 1988). Las plantas dominantes de estos hábitats, entre las que se

encuentran leguminosas arbustivas y cactáceas columnares, pueden competir por agua durante algún estado de su crecimiento (e.g. Yeaton & Cody 1976; Briones *et al.* 1996). No obstante, condiciones extremas de déficit hídrico podrían favorecer la facilitación más que la competencia (sitios xéricos). Así, bajo condiciones hídricas benignas (sitios méxicos), la competencia podría ser más intensa que en condiciones abióticamente estresantes (hipótesis del gradiente de estrés, *sensu* Callaway 1997). Sin embargo, un reciente meta-análisis sugiere que el efecto neto resultante puede ser impredecible e inconsistente con esta hipótesis (Goldberg *et al.* 1999; Maestre *et al.* 2005). A pesar de ello, los efectos de la competencia por agua en zonas semiáridas pueden ser inferidos a partir del estudio de las relaciones entre el tamaño y la distancia que separa a dos plantas vecinas (Pielou 1962; Fowler 1986; Welden *et al.* 1988; Wilson 1991; Briones *et al.* 1996). La hipótesis es que la competencia entre dos plantas produce respuestas denso-dependientes en su crecimiento y supervivencia. Así, plantas espacialmente cercanas podrían ser pequeñas y tener baja supervivencia (Pielou 1962; Fowler 1986). En este sentido, una correlación positiva entre la suma del tamaño de las plantas vecinas y la distancia que las separa puede ser interpretada como indicativa de competencia; y la falta de tal correlación una evidencia de ausencia de la misma (Pielou 1962; Yeaton & Cody 1976; Briones *et al.* 1996).

Los Andes del norte de Sudamérica contienen un conjunto de valles secos con características climáticas que resultan de la sombra de precipitación orográfica (Sarmiento 1975). Estos valles secos constituyen un archipiélago de pequeños enclaves semiáridos que se distribuyen desde la Cordillera de Mérida (occidente de Venezuela) hasta el Ecuador, atravesando la cadena montañosa de Colombia (Soriano & Ruíz 2002). El enclave semiárido de Lagunillas, uno de los mayores ecosistemas semiáridos andinos (262 Km²),

contiene leguminosas arbustivas, tales como *Prosopis juliflora* DC., *Acacia farnesiana* (Willd.) L. y *A. macracantha* H.B.K. y cactáceas columnares, tales como *Stenocereus griseus* (Haw.) F. Busxb., *Cereus repandus* (L.) Backeb. y *Pilosocereus tillianus* Gruber & Schaftzl. Estas especies son elementos dominantes de este paisaje y pueden alcanzar alturas entre los 7-9 m. (Soriano & Ruiz 2002). Su abundancia y las condiciones hídricas del enclave originan un mosaico de sitios méxicos (localmente conocidos como “espinares”) y xéricos (“cardonales”), en los cuales la presencia y abundancia de leguminosas arbustivas podrían determinar los patrones de disposición espacial de los cactus al ofrecer condiciones favorables para su establecimiento (ver Sosa & Fleming 2002 y Flores & Jurado 2003 para una lista detallada de las asociaciones reportadas). Si esto ocurre, el denominado “síndrome nodriza” podría ser una interacción planta-planta recurrente para estos ecosistemas semiáridos, influyendo sobre la disposición espacial y el establecimiento sexual de los cactus columnares. Además, debido a la baja disponibilidad de agua y el mosaico hídrico propio de este tipo de ecosistemas, las relaciones tamaño-distancia entre ambas formas de vida podrían ser diferentes entre los sitios méxicos y xéricos del enclave. Así, la asociación espacial entre cactus columnares y leguminosas arbustivas podría ser más estrecha en los sitios xéricos y dependiendo del tamaño que alcanzan, los cactus columnares podrían constituirse en potenciales competidoras de las leguminosas arbustivas que crecen en ambas zonas.

En este trabajo, examinamos las interacciones entre leguminosas arbustivas y cactus columnares en el enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Específicamente intentamos responder las siguientes preguntas: 1) ¿Existen asociaciones espaciales entre cactus columnares y leguminosas arbustivas en el enclave?, 2) ¿Existen y como varían las

relaciones tamaño-distancia entre ambas formas de vida en un sitio mésico y un sitio xérico del enclave? y 3) ¿Cuál es la estructura poblacional de las especies dominantes de cactus columnares y leguminosas arbustivas que crecen en un sitio mésico y un sitio xérico del enclave?. Evaluamos dos hipótesis: (1) bajo la copa de leguminosas arbustivas el número de cactus columnares puede ser mayor que en sitios abiertos con poca vegetación y (2) las relaciones tamaño-distancia entre ambas formas de vida podrían ser más estrechas en el sitio mésico, debido a que los efectos positivos de una planta nodriza podrían ser bajos.

Sitio de Estudio

Conducimos el estudio en un sitio mésico y un sitio xérico del enclave semiárido de Lagunillas, en Los Andes de Venezuela (262 Km², Soriano & Ruíz 2002). El régimen de temperaturas es isotérmico con una temperatura media anual de 22°C. La precipitación media anual oscila entre 450 y 550 mm por año, con periodos de lluvia entre los meses de abril-mayo y septiembre-octubre. La vegetación de la zona corresponde a un arbustal espinoso (Ataroff & Sarmiento 2003) y esta caracterizado por la presencia de leguminosas arbustivas (*P. juliflora*, *A. farnesiana* y *A. macracantha*) y cactáceas columnares (*S. griseus*, *C. repandus* y *P. tillianus*), las cuales pueden formar dos tipos de arbustal espinoso o subunidades ecológicas que van desde sitios muy áridos (xéricos) hasta sitios más húmedos (mésicos). El primer tipo, localmente conocido como “cardonal”, contiene una alta abundancia de cactus columnares, así como grandes porciones de suelo desnudo, originando un paisaje xérico fuertemente dominado por cactus. El segundo tipo, conocido como “espinar”, contiene alta abundancia de leguminosas arbustivas, cuyas copas forman un denso arbustal espinoso asociado, sobre todo, a los cuerpos de agua del enclave.

Escogimos como sitio xérico una zona cercana a Puente Real (8°28'30'' N, 71°24'26'' W), 4,5 Km al sudoeste de la localidad de San Juan de Lagunillas, a una altitud aproximada de 720 m y como sitio méxico una zona colindante a la Laguna de Caparú (8°29'16'' N, 71°20'10'' W), 3 Km al sudeste de la localidad de San Juan de Lagunillas (Edo. Mérida), a una altitud aproximada de 780 m. La vegetación natural del enclave es lentamente reemplazada por cultivos y tierras de pastoreo, actividades que junto con la extracción selectiva de las leguminosas incrementan paulatinamente los procesos de erosión de ambos sitios.

Métodos

Leguminosas arbustivas como plantas nodriza de cactus columnares

Escogimos en ambos sitios individuos adultos de las tres especies de leguminosas arbustivas con copas parcial o completamente aisladas de la influencia del follaje de plantas vecinas. No obstante, arbustos con estas características fueron escasos en el sitio méxico, causando un tamaño de muestra relativamente bajo, aunque suficiente para evaluar la existencia de asociaciones espaciales entre estas especies y los cactus columnares que crecen en el enclave (*P. juliflora*: n = 20, *A. farnesiana*: n = 20 y *A. macracantha*: n = 12). En cada caso, registramos el número de cactus columnares creciendo bajo la copa de cada arbusto utilizando una parcela de 1 m². Dividimos el área bajo el follaje de cada arbusto en cuatro cuadrantes y escogimos por azar uno de ellos para instalar la parcela y realizar la búsqueda y conteo de los cactus. En la parcela escogida, registramos la identidad, abundancia y tamaño de todos los individuos que localizamos en el interior de la parcela.

Instalamos en sitios abiertos parcelas de 1 m² para obtener una condición control o comparativa, las cuales ubicamos de manera aleatoria utilizando un transecto lineal de 100 m de longitud y dos números aleatorios que dispusimos en función de la orientación del transecto. Ubicamos el primer punto sobre la línea principal del transecto (1-100 m) y situamos el segundo punto sobre una línea perpendicular al transecto principal (1-25 m). Alternamos la orientación del segundo número entre derecha e izquierda para evitar que dos puntos resultaran muy cercanos. La distancia máxima de la línea perpendicular fue 25 m. Esta distancia fue suficiente para instalar 10 parcelas de sitios abiertos en cada sitio.

Para determinar si los cactus columnares están aleatoriamente distribuidos con relación a la cobertura de cada especie de leguminosa arbustiva, utilizamos parcelas circulares de 9,0 m de radio (~ 256 m², 41 parcelas circulares en total), siguiendo el método logarítmico propuesto por McAuliffe (1990). De esta forma, si los cactus columnares están aleatoriamente distribuidos con relación a sus potenciales plantas nodriza, su distribución esperada debe ser proporcional a la cobertura provista por cada especie de leguminosa. Conducimos pruebas de χ^2 para evaluar la hipótesis nula que el número de cactus columnares bajo arbustos es significativamente proporcional al área cubierta por el follaje de cada especie de leguminosa. Utilizamos pruebas de residuales estandarizados para examinar el aporte estadísticamente significativo de cada celda, en las cuales consideramos que cualquier valor $> |2|$ tiene una desviación significativa de la distribución normal de los residuales. Analizamos las diferencias de tamaño de los cactus columnares con pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y Mann Whitney.

Relaciones tamaño-distancia entre leguminosas arbustivas y cactus columnares

Usamos una aproximación indirecta para inferir la existencia de competencia intra- e interespecífica entre ambas formas de vida de plantas. Aunque el tamaño de una planta puede estar relacionado con su demografía y estado morfológico, presumimos que plantas espacialmente cercanas serán pequeñas como consecuencia de un proceso de crecimiento denso-dependiente. Así, plantas vecinas espacialmente distantes serán grandes y tendrán mayor supervivencia que plantas creciendo estrechamente asociadas (Pielou 1962; Fowler 1986).

Instalamos nueve parcelas de 200 m² (1800 m²) y ocho de 200 m² (1600 m²) en el sitio xérico y méxico, respectivamente. En cada parcela, consideramos como plantas focales a todas las leguminosas arbustivas y cactus columnares que registramos en su interior. Para cada planta focal, registramos la identidad de la especie, su tamaño y la distancia entre ésta y su planta vecina más cercana. Utilizamos como medida de tamaño de los arbustos el radio de su copa, debido a que encontramos una correlación positiva entre la altura de los arbustos y el radio del follaje de su copa ($n = 52$; $r = 0,72$; $p < 0,0001$). Para el caso de los cactus columnares, utilizamos la altura del tallo principal como medida de tamaño. Cuando dos plantas eran entre sí los vecinos más cercanos, registramos dos veces el conjunto de datos. Cuando ubicamos el vecino más cercano de una planta focal fuera de los límites de la parcela, registramos su tamaño y la distancia entre ellos para incluirla en el análisis (e.g. Briones *et al.* 1996). Consideramos como propagación vegetativa a todos aquellos individuos que localizamos creciendo alrededor de brazos o tallos caídos de cactus adultos. Cuando encontramos densas agrupaciones de cactus producidos asexualmente, escogimos

el cactus vegetativo de mayor tamaño y registramos su planta vecina más cercana sin tomar en cuenta aquellos individuos pertenecientes a su agrupación asexual de origen.

Agrupamos todos los datos en pares de combinaciones intra- e interespecíficas. Si las combinaciones se daban al azar esperábamos 21 pares de combinaciones entre las seis especies de leguminosas arbustivas y cactus columnares. Asignamos cada combinación de plantas vecinas a una sola de estas categorías. Agrupamos los datos del tamaño de las plantas de cada combinación y calculamos las regresiones entre la suma de los tamaños de las plantas que componen cada combinación y la distancia que las separa. Realizamos estos cálculos para todas las combinaciones intra- e interespecíficas. Obtuvimos la normalidad de ambas variables (suma de tamaños y distancia) mediante transformaciones logarítmicas (\log_{10}). Debido a que la densidad y el tamaño pueden afectar la pendiente de la relación entre la suma de los tamaños y la distancia (Wilson 1991), estandarizamos los datos logarítmicos dividiendo cada valor por el promedio calculado dentro de cada combinación de especies, de tal forma que cada valor estandarizado tuvo una media = 1 (Wilson 1991; Briones *et al.* 1996).

Para evaluar si la intensidad de la competencia es simétrica dentro de cada combinación interespecífica, llevamos a cabo dos regresiones entre el tamaño y la distancia de dos plantas vecinas (uno para cada especie dentro de una combinación). Realizamos estos análisis luego de la transformación y estandarización de ambas variables. Si las pendientes de ambas regresiones fueron distintas de cero, diferencias significativas entre las pendientes podrían sugerirnos asimetría en la intensidad de la competencia. Si solamente una de las pendientes fuera distinta de cero, la asimetría podría ser inferida debido a que el tamaño de una especie puede variar con la distancia, mientras que la segunda especie no se

ve afectada. Finalmente, si las pendientes de las dos regresiones no fueran distintas de cero, ningún tipo de asimetría puede ser inferida (*sensu* Briones *et al.* 1996). Consideramos las diferencias entre los coeficientes de correlación (r) como diferencias en la importancia de la competencia (Wilson 1991; Briones *et al.* 1996).

Estructura de tamaños

Utilizamos las parcelas de 200 m² que instalamos en el sitio xérico y méxico para evaluar la abundancia relativa y la distribución de frecuencias de las especies dominantes que existen en ambos sitios (*S. griseus*, *C. repandus* y *P. juliflora*). Analizamos las diferencias de la abundancia relativa entre ambos sitios con pruebas t para muestras independientes y realizamos pruebas de χ^2 para evaluar la hipótesis nula que la distribución de frecuencias de cada especie es proporcional a la distribución exponencial esperada por azar. En todos los análisis estadísticos usamos el programa Statistica (versión 6.0).

Resultados

Leguminosas arbustivas como plantas nodriza de cactus columnares

En total, encontramos 61 cactus columnares (92%) creciendo bajo la copa de las tres leguminosas arbustivas estudiadas y solamente 5 cactus (8%) en los sitios abiertos ($\chi^2 = 98,69$; g.l. = 6; $p < 0,0001$). Entre los 61 cactus, ubicamos 32 de ellos bajo *P. juliflora* (52,5%), 23 bajo *A. farnesiana* (37,7%) y 6 bajo *A. macracantha* (9,8%).

Nuestras comparaciones entre los valores observados y esperados mostraron que *S. griseus* y *C. repandus* están significativamente asociados con *A. farnesiana* y *A. macracantha*. Aunque *P. juliflora* contribuyó con más del 40% de la cobertura total, el

número de cactus columnares bajo sus arbustos fue significativamente menor que lo esperado por azar. De manera similar, el número de individuos de las tres especies de cactus columnares que localizamos en los sitios abiertos fue significativamente menor a lo esperado por la proporción de suelo desnudo o con poca vegetación (Fig. 1).

No registramos arbustos aislados de *A. farnesiana* y *A. macracantha* en el sitio méxico. Los arbustos de *P. juliflora* contribuyeron desde el 34,5% (xérico) hasta el 48,8% (mésico) de la cobertura total de las leguminosas en ambos sitios; no obstante, el número de cactus bajo sus arbustos aislados no fue significativamente mayor de lo esperado por su cobertura ($<|2|$).

El tamaño de los distintos cactus creciendo bajo las copas de las distintas leguminosas arbustivas fue significativamente diferente ($H_{(2,61)} = 7,5$; $p = 0,02$). En conjunto, el tamaño de los cactus bajo la copa de *A. farnesiana* ($1,16 \text{ m} \pm 1,02$; media \pm desviación estándar) y *A. macracantha* ($1,57 \text{ m} \pm 1,43$) fue mayor al tamaño de los cactus que ubicamos bajo *P. juliflora* ($0,59 \text{ m} \pm 0,78$) (prueba de Tukey, $p < 0,05$).

El tamaño de los cactus columnares bajo los arbustos aislados de *P. juliflora* fue significativamente diferente ($H_{(2,32)} = 6,13$; $p = 0,04$), donde la altura de individuos de *S. griseus* ($0,84 \text{ m} \pm 0,87$) fue significativamente mayor al de *C. repandus* ($0,59 \text{ m} \pm 0,86$) y *P. tillianus* ($0,14 \text{ m} \pm 0,06$) (prueba de Tukey: $p < 0,05$). No encontramos diferencias del tamaño de los cactus que crecen bajo *A. farnesiana* ($U = 34$; $p = 0,06$) o *A. macracantha* ($U = 2$; $p = 0,35$).

No registramos diferencias en la altura de los distintos cactus que crecen bajo la copa de *P. juliflora* en el sitio méxico ($H_{(2,18)} = 0,45$; $p = 0,79$) y aquellos cactus que crecen bajo los arbustos de esta especie en el sitio xérico ($U = 10,5$; $p = 0,11$). Sin embargo, el

tamaño de las especies de cactus columnares bajo *P. juliflora* en el sitio xérico ($0,96 \text{ m} \pm 0,99$) fue significativamente mayor al tamaño de los cactus que crecen bajo *P. juliflora* en el sitio méxico ($0,31 \text{ m} \pm 0,42$) ($U = 56$; $p = 0,01$).

Relaciones tamaño-distancia entre leguminosas arbustivas y cactus columnares

En ambos sitios, encontramos en total 19 de las 21 posibles combinaciones pareadas de especies (Tablas 1 & 2); no obstante, para algunas combinaciones registramos solamente uno o dos casos para cada combinación. Dividimos las combinaciones en los siguientes grupos: 1) Combinaciones que existen en cada sitio en frecuencias muy bajas, 2) Combinaciones que existen en cada sitio en frecuencias bajas a intermedias, pero insuficientes para detectar tendencias estadísticamente demostrativas y 3) Combinaciones que existen en cada sitio en altas frecuencias, suficientes para mostrar correlaciones estadísticamente significativas (Figs. 2a & 2b).

En el sitio méxico, encontramos 18 de las 21 posibles combinaciones (Tabla 1). Entre ellas, solamente cuatro mostraron una correlación positiva y significativa entre la suma de los tamaños y la distancia que separa ambas plantas vecinas (Fig. 2a). Detectamos que la variación del tamaño en función de la distancia fue mayor para las combinaciones intra- e interespecíficas de los cactus columnares, es decir, el coeficiente de determinación en estas combinaciones fue mayor al que obtuvimos para las combinaciones intra- e interespecíficas de las especies de leguminosas arbustivas. Las pendientes significativas de la regresión entre la suma de los tamaños y la distancia que separa dos plantas vecinas oscilaron entre $0,3471$ ($r^2 = 0,11$; $p = 0,06$; *S. griseus*-*C. repandus*) y $0,3515$ ($r^2 = 0,18$; $p < 0,0001$; *S. griseus*-*P. tillianus*) para combinaciones interespecíficas, y $0,3003$ ($r^2 = 0,15$; $p <$

0,0001; *P. tillianus*-*P. tillianus*) y fue 0,3392 para solo una combinación intraespecífica ($r^2 = 0,14$; $p < 0,0001$; *S. griseus*-*S. griseus*). En ambos casos, nuestros resultados sugieren que *S. griseus* es una especie importante en las relaciones tamaño-distancia que se establecen entre las tres especies de cactus columnares. De hecho, cuando analizamos las relaciones simétricas, no detectamos simetría en la mayoría de las combinaciones, a excepción de la asociación *S. griseus*-*C. repandus*, mostrando que el tamaño de *S. griseus* puede incrementar significativamente con la distancia de *C. repandus*, mientras que esta última no lo hace (Tabla 3). Para todas las otras combinaciones, el tamaño de las especies no fue afectado por la distancia.

En el sitio xérico, registramos 13 de las 21 posibles combinaciones (Tabla 2). Entre ellas, solamente dos combinaciones mostraron una correlación positiva y significativa entre la suma de los tamaños y la distancia que separa dos plantas vecinas (Fig. 2b). Además, encontramos una correlación negativa y significativa en la combinación *P. juliflora*-*S. griseus* ($r = -0,52$; $p < 0,05$), apuntando a que pequeños cactus de esta especie pueden estar asociados a medianos y grandes arbustos de *P. juliflora*. Similar al sitio méxico, la variación del tamaño en función de la distancia fue mayor para las combinaciones intra- e interespecíficas entre las especies de cactus columnares. La pendiente de la regresión entre la suma de los tamaños y la distancia fue 0,1873 ($r^2 = 0,07$; $p = 0,01$; *C. repandus*-*C. repandus*) y 0,2957 ($r^2 = 0,19$; $p = 0,003$; *S. griseus*-*C. repandus*); sin embargo, cuando analizamos el efecto de la distancia sobre el tamaño de los individuos de estas combinaciones, solamente inferimos asimetría para la combinación *S. griseus*-*C. repandus*, sugiriendo nuevamente que el tamaño de *S. griseus* puede incrementar significativamente con la distancia de *C. repandus*, mientras que individuos de la segunda especie no lo

hacen. Cuando comparamos las pendientes de las regresiones para la combinación *S. griseus*-*C. repandus* entre ambos sitios, estas no fueron significativamente diferentes (prueba de diferencia de dos pendientes, $p > 0,05$).

En ambos sitios, encontramos que las combinaciones más frecuentes fueron intraespecíficas, en las cuales la especie de cactus más abundante de cada sitio participó frecuentemente (Tablas 1 & 2). En el sitio méxico, la combinación más frecuente fue *S. griseus*-*S. griseus* con 629 registros (52%), mientras que en el sitio xérico, la combinación más abundante fue *C. repandus*-*C. repandus* con 92 registros (38%). No obstante, en ambos casos los datos fueron insuficientes para inferir la existencia de competencia intraespecífica o algún proceso de interferencia en estas especies.

Estructura de tamaños

En total, en el sitio méxico registramos 85 individuos de *P. juliflora*, 13 individuos de *A. macracantha* y 7 individuos de *A. farnesiana*, mientras que en el sitio xérico, registramos 42 individuos de *P. juliflora*, 1 individuo de *A. macracantha* y 6 individuos de *A. farnesiana*. La abundancia relativa de los arbustos de *P. juliflora* fue significativamente mayor en el sitio méxico ($10,6$ arbustos/parcela de $200 \text{ m}^2 \pm 3,07$, media \pm DE) que en el sitio xérico ($4,7$ arbustos/parcela de $200 \text{ m}^2 \pm 3,39$) ($t = -3,78$; $p = 0,002$). Entre los cactus más abundantes para cada sitio, la abundancia relativa de *S. griseus* fue significativamente mayor en el sitio méxico ($99,1$ cactus/parcela de $200 \text{ m}^2 \pm 33,5$, media \pm DE) que la abundancia de *C. repandus* en el sitio xérico ($14,8$ cactus/parcela de $200 \text{ m}^2 \pm 6,23$) ($t = -7,42$; $p < 0,0001$). En cada sitio, la distribución de tamaños de *S. griseus* y *C. repandus* exhibió una curva con tendencia exponencial negativa (Fig. 3), la cual fue

significativamente diferente de la distribución exponencial esperada por azar (pruebas de χ^2 , $p < 0,05$ para todos los casos). Ambas poblaciones de cactus mostraron una alta presencia de individuos juveniles $< 1,0$ m de altura y baja cantidad de individuos viejos entre 5,0-6,0 m de altura (Fig. 3). Al menos una quinta parte de ambas poblaciones de *S. griseus* y *C. repandus* está representada por individuos $< 0,5$ m de altura, lo que sugiere poblaciones estables de ambas especies. La proporción de individuos de *S. griseus* $< 0,5$ m de altura fue significativamente mayor en el sitio méxico (28,7%) que en el sitio xérico (19,8%) (prueba de Proporciones, $p = 0,04$), mientras que la proporción de individuos de *C. repandus* $< 0,5$ m de altura no fue significativamente diferente entre el sitio méxico (22,5%) y el sitio xérico (17,9%) (prueba de Proporciones, $p > 0,05$). Estos resultados sugieren mayor establecimiento de plántulas y juveniles de *S. griseus* en el sitio méxico que en el xérico y, probablemente, independencia del hábitat en el establecimiento de plántulas de *C. repandus*.

La estructura de tamaños de las poblaciones de *P. juliflora* sugiere que la presencia de individuos de mediano y pequeño tamaño es baja en ambos sitios. Ambas distribuciones de frecuencias fueron significativamente diferentes de la distribución exponencial esperada por azar (pruebas de χ^2 , $p < 0,05$ en ambos casos). En ambos sitios, la distribución de frecuencias mostró una curva unimodal con ausencia de individuos menores a 2,0 m de radio, los cuales no registramos en ningún caso, sugiriendo que la regeneración de *P. juliflora* en ambos sitios puede ser muy baja.

Discusión

De acuerdo con los resultados que obtenidos, existe evidencia sugestiva que apunta a la existencia del fenómeno del síndrome nodriza en los bolsones xerófilos de Los Andes de Venezuela. Los resultados sugieren que la regeneración de los cactus columnares podría ocurrir en mayor proporción bajo la copa de las algunas leguminosas arbustivas, permitiendo la asociación espacial entre ambas formas de vida. Este patrón sugiere que algunos mecanismos podrían estar operando en el enclave, como por ejemplo: i) dispersión de las semillas de los cactus bajo la copa de las leguminosas arbustivas, ii) alta mortalidad de plántulas en zonas abiertas, la cual podría restringir o favorecer la supervivencia de las plántulas a sitios con sombra y iii) disminución de condiciones ambientales estresantes, las cuales podrían incluir modificaciones químicas y físicas del suelo bajo de la copa de una potencial planta nodriza (McAuliffe 1988; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Rossi & Villagra 2003). Así, algunos cactus columnares del enclave pueden crecer espacialmente asociados a algunas especies de leguminosas arbustivas, sugiriendo que la regeneración natural de los primeros podría ser afectada por la presencia o ausencia de una planta nodriza. De hecho, registramos mayor cantidad de individuos de *S. griseus* y *C. repandus* bajo los arbustos aislados de *A. farnesiana* con relación a los sitios abiertos, lo cual indica la importancia de este arbusto perenne para la disposición espacial y, probablemente, el establecimiento de estas especies. No obstante, registramos pocos individuos de *P. tillianus* bajo la copa de estos arbustos sugiriendo, por un lado, una contribución baja del síndrome nodriza (facilitación) a la reproducción sexual de esta especie endémica y, por otro, que las asociaciones espaciales positivas con potenciales plantas nodriza no involucra a todas las posibles especies de cactus beneficiarios.

Diferentes estudios han analizado el establecimiento de plantas suculentas bajo arbustos perennes en ecosistemas áridos y semiáridos (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Flores-Martínez *et al.* 1994; Rossi & Villagra 2003), pero pocos de ellos reportan un número de plantas beneficiarias menor al esperado por azar (Valiente-Banuet *et al.* 1991). Nuestros resultados proponen que el alto número de cactus columnares encontrado bajo arbustos aislados de *P. juliflora* puede ser una consecuencia de su mayor cobertura. De hecho, aunque esta especie contribuyó con más del 40% de la cobertura total producida por las tres especies arbustivas, el número de cactus columnares registrado bajo sus arbustos aislados fue significativamente menor a lo esperado por azar. Esto sugiere que la condición aislada de sus arbustos puede reducir su potencial como planta benefactora o que otros mecanismos podrían regular las relaciones espaciales entre los cactus columnares y estos arbustos. Por ejemplo, hormigas del género *Pheidole* son importantes consumidoras de las semillas de *S. griseus* (Ibáñez & Soriano 2005) y *C. repandus* (Capítulo III, Apéndice II), las cuales pueden sustancialmente reducir la presencia de semillas sobre el suelo; sin embargo, conocemos muy poco sobre los efectos de estas hormigas en la supervivencia y la disposición espacial de las semillas y de los efectos de la sombra producida por estos arbustos en sus tasas de remoción.

La alta cobertura vegetal asociada a *P. juliflora* y *A. farnesiana* sugiere una mayor disponibilidad de micrositios favorables para la llegada, supervivencia y germinación de las semillas dispersadas (Montiel & Montaña 2000; Howe & Miriti 2004). Como en otras regiones semiáridas, estos arbustos perennes pueden ser utilizados como refugios temporales o sitios de percheo por aves, murciélagos y otros pequeños vertebrados, quienes consumen los frutos y transportan las semillas de los cactus. De esta forma, arbustos

perennes como *P. juliflora* y *A. farnesiana* podrían modificar los patrones de disposición espacial de las semillas, proporcionando sitios de percheo y/o sombra para los principales consumidores de los frutos. De hecho, *Glossophaga longirostris* Miller, un murciélago frugívoro, nectarívoro y polinívoro y *Leptonycteris curasoae* Miller, otro murciélago glosófago, son importantes consumidores de los frutos de *S. griseus* y *C. repandus* en Venezuela (Sosa & Soriano 1996; Soriano & Ruiz 2002). Estos murciélagos probablemente depositan las semillas consumidas bajo la copa de arbustos de estas especies permitiendo la mayor acumulación de semillas en estos sitios. Junto con estos murciélagos, especies de aves frugívoras, tales como *Melanerpes rubricapillus* (Cabanis) (Picidae) y *Mimus gilvus* (Vieillot) (Mimidae) (Soriano *et al.* 1999) podrían favorecer la deposición de semillas en áreas protegidas por la sombra de estos arbustos. Así, al igual que en otras regiones semiáridas del mundo (ver Flores & Jurado 2003 para una lista detallada de los casos reportados), la existencia de cactus columnares bajo la copa de potenciales plantas nodriza sugiere que interacciones positivas entre plantas (facilitación) podrían estar ocurriendo en estas regiones semiáridas andinas; no obstante, sus variantes y los procesos que explican la presencia de los cactus deben aún ser dilucidados.

Aunque *P. tillianus* tiende a una agresiva reproducción asexual (Sosa & Soriano 1996), no registramos ninguna evidencia de propagación vegetativa en los individuos que registramos bajo la copa de arbustos perennes. La reproducción asexual en muchas plantas suculentas tiende a ser una consecuencia de la baja producción de semillas viables o puede estar asociada con ambientes extremos denominados “cuellos de botella”, los cuales limitan drásticamente el establecimiento de plántulas (Franco & Nobel 1989; Mandujano *et al.* 1996). Ambos aspectos han sido escasamente evaluados en los enclaves semiáridos de Los

Andes de Venezuela (Sosa & Soriano 1996; Soriano & Ruiz 2002) y nuestro conocimiento sobre las condiciones bajo las cuales *P. tillianus* puede reproducirse vegetativamente y la importancia de plantas nodriza para el establecimiento sexual de sus individuos es aún limitado.

El análisis de la relación entre el tamaño y la distancia de plantas vecinas sugiere que asociaciones intraespecíficas en las especies de cactus columnares estudiadas podrían ser más importantes que las interacciones interespecíficas. Este patrón podría ser explicado por algunas adaptaciones que presentan los cactus columnares, entre ellas, la presencia de raíces superficiales, las cuales podrían permitirles utilizar el agua disponible en el suelo. Otros estudios realizados en los desiertos de Norte América también han reportado que las asociaciones intraespecíficas son más frecuentes que las asociaciones interespecíficas. Por ejemplo, Yeaton & Cody (1976) investigaron las relaciones tamaño-distancia entre tres especies de plantas que crecen en el desierto de Mojave y encontraron que las correlaciones intraespecíficas fueron mayores que las correlaciones interespecíficas. Briones *et al.* (1996) usaron coeficientes de correlación entre la distancia y el tamaño de plantas vecinas para inferir competencia intra- e interespecífica entre *Hilaria mutica*, *Larrea tridentata* y *Opuntia rastrera* en el desierto de Chihuahua y también reportaron mayores correlaciones intra- que interespecíficas con valores de r^2 entre 0,07 y 0,61. Inversamente a lo encontrado en estos trabajos, nuestros valores de r^2 (0,07-0,19) sugieren que la competencia intraespecífica puede ser baja. Los valores de r^2 también sugieren que las relaciones tamaño-distancia entre las especies estudiadas pueden ser consistentemente no lineales. Aunque obtuvimos la normalidad de la suma de los tamaños y la distancia mediante transformaciones logarítmicas (\log_{10}), al tomar los logaritmos de ambas variables algunas

relaciones no lineales o exponenciales tienden a convertirse en lineales, de tal forma, que complejas relaciones no lineales entre potenciales plantas competidoras podrían haber sido simplificadas. Por esta razón, experimentos directos sobre este tema deben ser conducidos en el campo para un mejor entendimiento de las interacciones negativas planta-planta que pueden ocurrir en el enclave. En este sentido, recientemente Armas *et al.* (2004) han propuesto un nuevo índice lineal comparativo (intensidad relativa de interacción, IRI), el cual, esta basado en mediciones de biomasa, y es apropiado para ser utilizado dentro de meta-análisis paramétricos, los cuales pueden arrojar resultados e interpretaciones más concluyentes sobre este tema.

En el sitio méxico la frecuencia de las combinaciones entre leguminosas arbustivas y cactus columnares fue baja, con excepción de las combinaciones *P. juliflora-S. griseus* (6,5%) y *P. juliflora-P. tillianus* (4,5%). En el sitio xérico, asociaciones entre ambas formas de vida fueron relativamente altas para las combinaciones *P. juliflora-C. repandus* (12,2%) y *P. juliflora-S. griseus* (8,2%), indicando que ambas especies de cactus columnares pueden tener como vecinos más cercanos individuos de *P. juliflora*. Además, el área bajo la copa de las leguminosas arbustivas podría actuar como un “hábitat de amortiguamiento” permitiendo condiciones ambientales relativamente homogéneas para el establecimiento de cactus columnares, pequeños arbustos y otras especies de plantas anuales (Suzan *et al.* 1996; Tewksbury & Lloyd 2001). Así, la existencia del síndrome nodriza, las cual favorece el establecimiento sexual de los cactus sugiere tentativamente que el enclave semiárido de Lagunillas puede ser interpretado como un hábitat “cuello de botella”, donde la eficiencia de la dispersión y/o las condiciones microclimáticas en algunos sitios seguros podrían ser requisitos para permitir el establecimiento de estas plantas suculentas.

Alta producción de frutos y baja tasa de reproducción sexual son sugerentes de la existencia de relaciones asimétricas entre plantas que producen frutos carnosos y los animales que las consumen y dispersan sus semillas, donde las ventajas para los consumidores de los frutos y semillas son mayores que las ventajas que obtienen las plantas suculentas que las producen (Schupp 1995; Montiel & Montaña 2000). Nuestro análisis de la estructura de tamaños de los cactus estudiados, indica que tal asimetría puede ser baja o estar ausente de las poblaciones examinadas. Las poblaciones de cactus dominantes en cada sitio (mésico: *S. griseus*; xérico: *C. repandus*), mostraron distribuciones estables con altas proporciones de individuos juveniles para el reemplazo de los cactus adultos. Este tipo de estructura alude a poblaciones que crecen y que están en constante regeneración, en las cuales las tasas de mortalidad pueden declinar con el tamaño (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Por el contrario, ambas poblaciones de *P. juliflora* carecen de plántulas y juveniles, lo cual sugiere que las tasas de regeneración de esta especie pueden ser bajas; de hecho, ambas poblaciones están compuestas por pequeños y medianos arbustos (2,0-4,0 m de radio). La ausencia de plántulas y juveniles podría ser una consecuencia de la baja tasa de germinación de sus semillas o elevadas tasas de depredación por brúquidos. Altas tasas de depredación han sido reportadas para otras especies del género *Prosopis*. Semillas de *P. flexuosa*, un arbusto perenne que crece en el desierto de Monte, Argentina, son fuertemente consumidas por *Dolichotis pataganum* (Caviidae) (Campos & Ojeda 1997), provocando que esta especie no forme banco persistente de semillas (Villagra *et al.* 2002). La escasa presencia de individuos co-específicos bajo la copa de *P. juliflora* también indica que su regeneración natural podría ocurrir a manera de pulsos, la cual probablemente esta asociada a condiciones favorables poco comunes para la germinación de las semillas y el

establecimiento de las plántulas. No obstante, aunque la regeneración natural de *P. juliflora* podría ser baja, otras razones podrían explicar la estructura anómala de sus poblaciones, entre ellas, el reemplazo de la vegetación natural por cultivos, la presencia cada vez mayor de ganado caprino y, sobre todo, la extracción selectiva y la tala de estos arbustos.

En resumen, nuestros resultados sugieren la existencia de plantas nodriza en uno de los mayores ecosistemas semiáridos del norte de la Cordillera de Los Andes. Arbustos de *A. farnesiana* y, probablemente de *P. juliflora*, podrían influir sobre los patrones espaciales de dos cactus columnares, *S. griseus* y *C. repandus*. Postulamos que las asociaciones entre estos cactus y sus potenciales plantas nodriza pueden ser poco estocásticas, permitiendo el desarrollo de una estructura de dinámica de parches en las comunidades xerófilas de los xéricos del enclave. Nuestros resultados sobre las relaciones entre el tamaño y la distancia de plantas vecinas son aún poco concluyentes debido a la aproximación indirecta que usamos para inferir competencia. Mayores investigaciones son necesarias para evaluar los mecanismos que se han propuesto para explicar estas interacciones positivas y negativas entre plantas. En ambos casos, el progreso en nuestro entendimiento sobre estas interacciones puede ser clave para permitirnos predecir el impacto de las perturbaciones humanas sobre la estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales que alberga este ecosistema semiárido andino.

Agradecemos a J. Murillo, D. Cadenas, C.J. Figueredo, A. Guerrero, M. Machado, A. Pérez y P. Villa por su ayuda en campo. Los comentarios y sugerencias de R. López a las versiones preliminares del manuscrito fueron importantes. Este trabajo se realizó como parte del taller: "Valoración cuantitativa del síndrome nodriza en un ambiente semiárido de Los Andes de Venezuela". Programa de Postgrado en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Venezuela. Los fondos que subvencionaron este trabajo fueron proporcionados por la Red Latinoamericana de Botánica (Beca RLB-02-D2) y parcialmente por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA, Proyecto C-1306-05-01-E). Ambas subvenciones son gentilmente agradecidas.

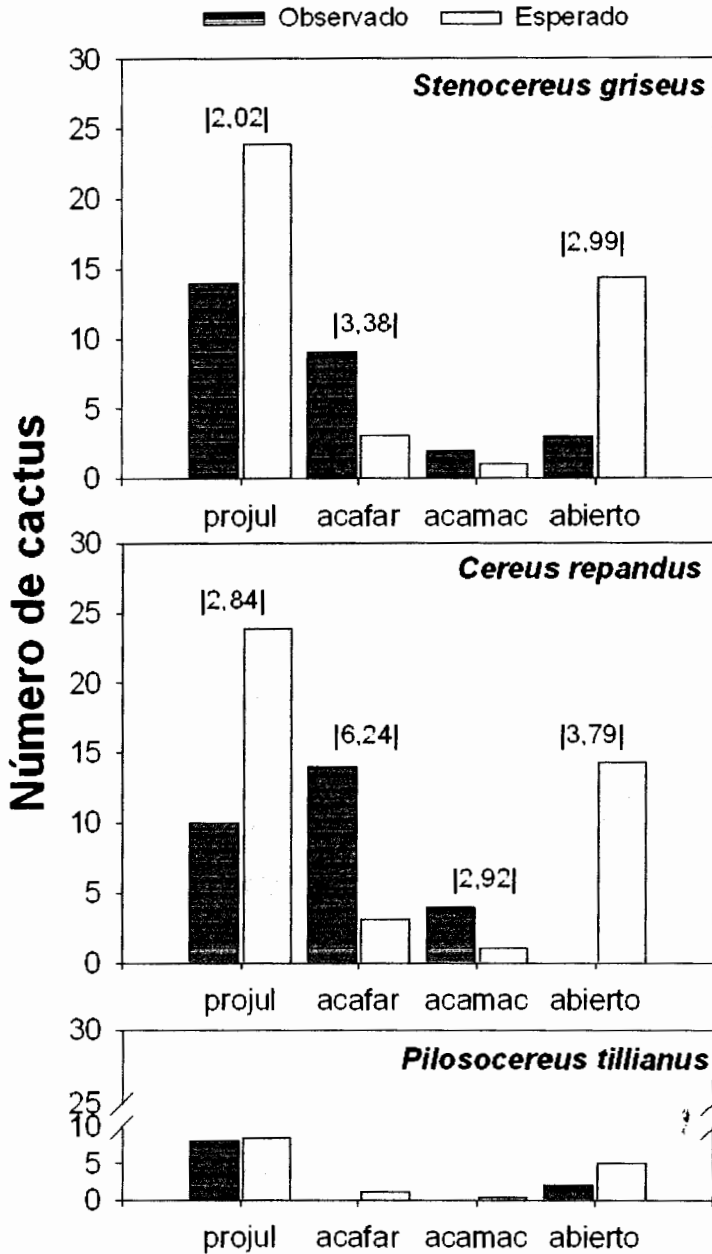


Figura 1. Valores observados y esperados del número de cactus columnares que crecen bajo la copa de tres especies de leguminosas arbustivas y en sitios abiertos de un enclave semiárido de Los Andes de Venezuela. Los valores absolutos que se muestran en la figura son significativos al 5% de la distribución normal de los residuales. projul = *Prosopis juliflora*, acafar = *Acacia farnesiana*, acamac = *Acacia macracantha*, abierto = Sitios abiertos.

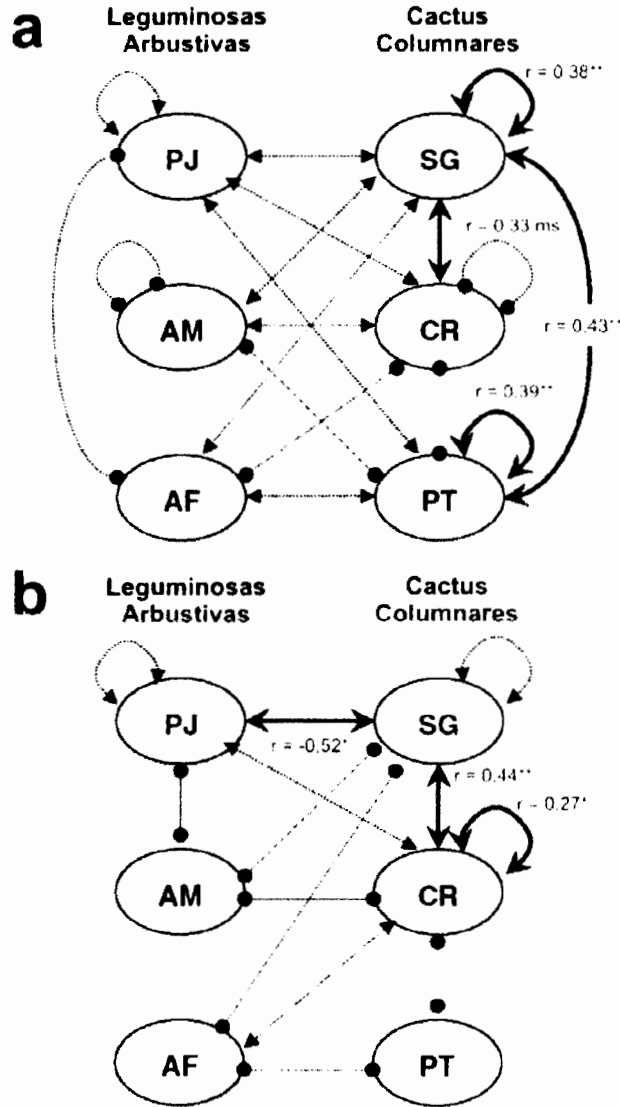


Figura 2. Relaciones entre tres especies de leguminosas arbustivas y tres especies de cactus columnares en un sitio méxico (**a**) y un sitio xérico (**b**) del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Las líneas simbolizan la existencia de casos para cada combinación: (●—●) representa relaciones que existen pero con baja frecuencia; (◄—►) representa relaciones que existen pero sin tendencias estadísticas diferentes y (◄—►) representan relaciones altamente frecuentes con correlaciones positivas que permiten inferir algún tipo de competencia. **PJ:** *Prosopis flexuosa*, **AF:** *Acacia farnesiana*, **AM:** *Acacia macracantha*, **SG:** *Stenocereus griseus*, **CR:** *Cereus repandus*, **PT:** *Pilosocereus tillianus*. *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ms=marginalmente significativa, $p = 0,06-0,07$.

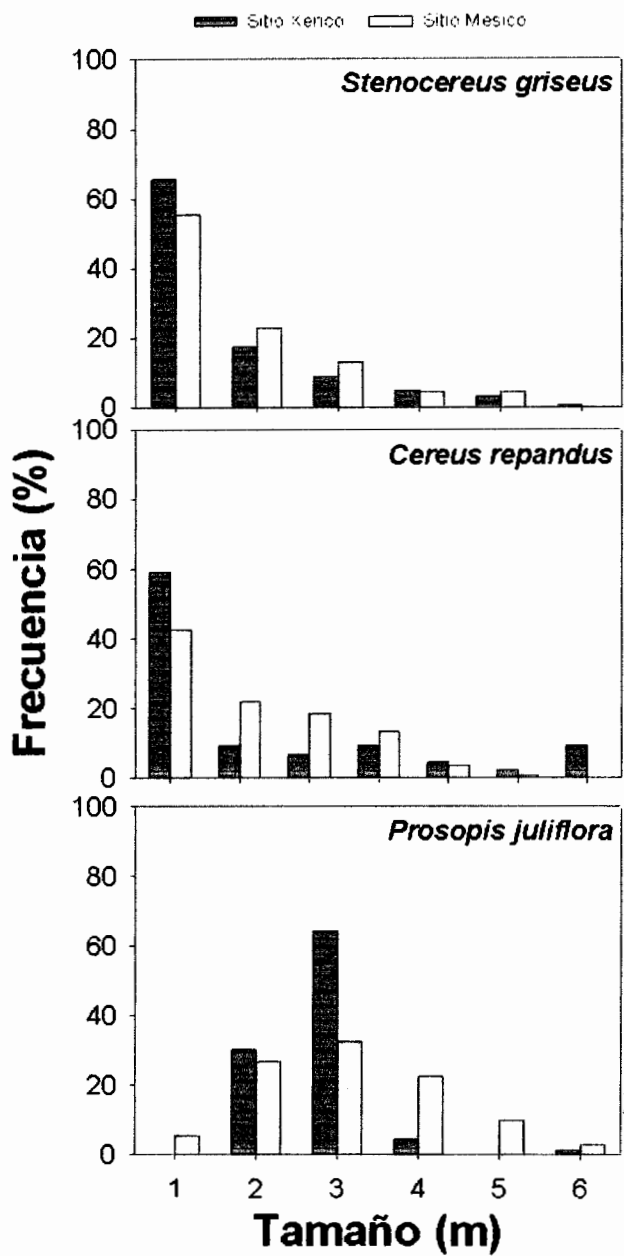


Figura 3. Estructura de tamaños de poblaciones de *Prosopis juliflora*, *Stenocereus griseus* y *Cereus repandus* en un sitio méxico y un sitio xérico dentro de un enclave semiárido Lagunillas, Venezuela.

Tabla 1. Valores promedio del $\log_{10} S_c$ (suma del tamaño de dos plantas vecinas) y el $\log_{10} D$ (distancia que separa dos plantas vecinas) que representan las relaciones de tamaño y distancia entre tres especies de leguminosas arbustivas (*Prosopis juliflora*, *Acacia farnesiana* y *A. macracantha*) y tres especies de cactus columnares (*Stenocereus griseus*, *Cereus repandus* y *Pilosocereus tillianus*) en un sitio méxico del enclave semiárido de Lagunillas.

Combinación de especies	# de casos	$\log_{10} S_c$ (cm.)	$\log_{10} D$ (cm.)
<i>P. juliflora</i> – <i>S. griseus</i>	78	2,3809	1,8564
<i>P. juliflora</i> – <i>C. repandus</i>	4	2,8460	2,1398
<i>P. juliflora</i> – <i>P. tillianus</i>	54	2,5729	1,8190
<i>A. farnesiana</i> – <i>S. griseus</i>	7	2,3556	1,7307
<i>A. farnesiana</i> – <i>C. repandus</i>	2	2,8853	2,0212
<i>A. farnesiana</i> – <i>P. tillianus</i>	4	2,3804	1,8528
<i>A. macracantha</i> – <i>S. griseus</i>	7	2,2127	1,8482
<i>A. macracantha</i> – <i>C. repandus</i>	1	2,6434	2,0569
<i>A. macracantha</i> – <i>P. tillianus</i>	12	2,2728	1,8477
<i>P. juliflora</i> – <i>A. farnesiana</i>	2	2,6051	1,8972
<i>P. juliflora</i> – <i>A. macracantha</i>	0	-	-
<i>A. farnesiana</i> – <i>A. macracantha</i>	0	-	-
<i>P. juliflora</i> – <i>P. juliflora</i>	15	2,5641	1,7933
<i>A. farnesiana</i> – <i>A. farnesiana</i>	0	-	-
<i>A. macracantha</i> – <i>A. macracantha</i>	3	2,2148	1,4072
<i>S. griseus</i> – <i>C. repandus</i>	32	2,2584	1,6433
<i>S. griseus</i> – <i>P. tillianus</i>	194	2,1950	1,6342
<i>C. repandus</i> – <i>P. tillianus</i>	3	1,7229	1,8124
<i>S. griseus</i> – <i>S. griseus</i>	629	2,1501	1,5533
<i>C. repandus</i> – <i>C. repandus</i>	1	2,4456	2,2406
<i>P. tillianus</i> – <i>P. tillianus</i>	150	2,2276	1,4679
Total	1198		

Tabla 2. Valores promedio del $\log_{10} S_c$ (suma del tamaño de dos plantas vecinas) y el $\log_{10} D$ (distancia que separa dos plantas vecinas) que representan las relaciones de tamaño y distancia entre tres especies de leguminosas arbustivas (*Prosopis juliflora*, *Acacia farnesiana* y *A. macracantha*) y tres especies de cactus columnares (*Stenocereus griseus*, *Cereus repandus* y *Pilosocereus tillianus*) en un sitio xérico del enclave semiárido de Lagunillas.

Combinación de especies	# de casos	$\log_{10} S_c$ (cm.)	$\log_{10} D$ (cm.)
<i>P. juliflora</i> – <i>S. griseus</i>	20	2,3186	1,9072
<i>P. juliflora</i> – <i>C. repandus</i>	30	2,5522	1,9871
<i>P. juliflora</i> – <i>P. tillianus</i>	0	-	-
<i>A. farnesiana</i> – <i>S. griseus</i>	8	2,5427	1,8860
<i>A. farnesiana</i> – <i>C. repandus</i>	6	2,4944	1,6746
<i>A. farnesiana</i> – <i>P. tillianus</i>	1	2,6042	2,1461
<i>A. macracantha</i> – <i>S. griseus</i>	1	2,6532	2,1461
<i>A. macracantha</i> – <i>C. repandus</i>	2	2,2549	2,2982
<i>A. macracantha</i> – <i>P. tillianus</i>	0	-	-
<i>P. juliflora</i> – <i>A. farnesiana</i>	0	-	-
<i>P. juliflora</i> – <i>A. macracantha</i>	1	5,0099	2,3222
<i>A. farnesiana</i> – <i>A. macracantha</i>	0	-	-
<i>P. juliflora</i> – <i>P. juliflora</i>	20	2,5211	2,0980
<i>A. farnesiana</i> – <i>A. farnesiana</i>	0	-	-
<i>A. macracantha</i> – <i>A. macracantha</i>	0	-	-
<i>S. griseus</i> – <i>C. repandus</i>	44	2,3740	1,8918
<i>S. griseus</i> – <i>P. tillianus</i>	0	-	-
<i>C. repandus</i> – <i>P. tillianus</i>	1	2,7582	2,3222
<i>S. griseus</i> – <i>S. griseus</i>	19	2,3879	1,8442
<i>C. repandus</i> – <i>C. repandus</i>	92	2,3617	1,7836
<i>P. tillianus</i> – <i>P. tillianus</i>	0	-	-
Total	245		

Tabla 3. Pendientes de las regresiones lineales entre el tamaño y la distancia que separa dos plantas vecinas. *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ns= $p > 0,05$.

Combinación de especies	Especie Focal	N	Pendiente
SITIO MÉSICO			
<i>Stenocereus griseus</i> - <i>Pilosocereus tillianus</i>	<i>Pilosocereus</i>	194	0,3766 **
	<i>Stenocereus</i>	194	0,5189 **
<i>Cereus repandus</i> - <i>S. griseus</i>	<i>Cereus</i>	32	0,1794 ns
	<i>Stenocereus</i>	32	0,5412 *
<i>S. griseus</i> - <i>S. griseus</i>	<i>Stenocereus</i>	629	0,3764 **
	<i>Stenocereus</i>	629	0,4282 **
<i>P. tillianus</i> - <i>P. tillianus</i>	<i>Pilosocereus</i>	150	0,2796 **
	<i>Pilosocereus</i>	150	0,4372 **
SITIO XÉRICO			
<i>Prosopis juliflora</i> - <i>S. griseus</i>	<i>Prosopis</i>	20	-0,0575 ns
	<i>Stenocereus</i>	20	-0,1068 ns
<i>C. repandus</i> - <i>S. griseus</i>	<i>Cereus</i>	44	0,2403 ns
	<i>Stenocereus</i>	44	0,3778 *
<i>C. repandus</i> - <i>C. repandus</i>	<i>Cereus</i>	92	0,2174 *
	<i>Cereus</i>	92	0,2645 **

Capítulo II – Variaciones espaciales del síndrome nodriza en un enclave semiárido andino venezolano: hábitat xérico versus hábitat méxico

Formato Journal of Vegetation Science

Daniel M. Larrea-Alcázar & Pascual J. Soriano

Programa de Postgrado en Ecología Tropical, PET

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, ICAE

Universidad de Los Andes, Venezuela

Resumen

Pregunta: Asociaciones espaciales positivas entre plantas nodriza y sus cactus protegidos han sido referidas para diferentes ecosistemas áridos tropicales y extratropicales; sin embargo, conocemos relativamente poco sobre la importancia de estas interacciones para la estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales que existen en los ecosistemas semiáridos andinos. En este trabajo examinamos la siguiente pregunta: ¿Existe variación en la asociación espacial entre cactus columnares y leguminosas arbustivas en sitios méxicos (menor estrés hídrico) y sitios xéricos (mayor estrés hídrico) de un enclave semiárido andino?

Ubicación: Enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela, Sudamérica.

Métodos: Mediante parcelas circulares de 9 m. de radio, mediciones del diámetro mayor y menor de la copa, obtención de muestras de suelo y transectos lineales de 50 m., analizamos la asociación espacial entre ambas formas de vida en sitios méxicos y xéricos del enclave. Analizamos los datos utilizando tres métodos de asociación espacial para examinar la importancia del mesohábitat (protegido/expuesto) y la condición aislada o no de los individuos de cada leguminosa arbustiva, incluyendo la importancia de otras especies leñosas, cactáceas con otras formas de crecimiento y plantas herbáceas de mediano tamaño.

Resultados: En conjunto, las asociaciones espaciales entre cactus columnares y leguminosas arbustivas fueron significativamente mayores en los sitios xéricos que en los mésicos. Encontramos que individuos de *Stenocereus griseus* (Haw.) F. Busxb. y *Cereus repandus* crecen espacialmente asociados a arbustos aislados de *Acacia farnesiana* (Willd.) L., sobre todo en los sitios xéricos donde la abundancia de esta especie es alta.

Dependiendo del sitio mésico o xérico y del método usado, detectamos que individuos de *Prosopis juliflora* DC. también afectan la disposición espacial de ambas especies de cactus columnares. Identificamos otras catorce especies que modifican la disposición espacial de ambos cactus columnares, las cuales podrían ser consideradas como potenciales plantas nodriza para su regeneración natural.

Conclusión: Nuestros resultados indican que las asociaciones espaciales positivas entre cactus columnares y leguminosas arbustivas pueden ocurrir tanto en sitios mésicos como xéricos del enclave. Estas asociaciones no involucran a las todas especies interáctantes y no muestran ninguna tendencia a ser relaciones especie-específicas. Postulamos que *S. griseus* es la principal especie beneficiaria de estos procesos. Sugerimos que aquellos métodos de asociación espacial basados en la condición “individuo aislado” pueden subestimar la importancia de potenciales plantas benefactoras, tales como *P. juliflora*.

Palabras clave: Andes, facilitación, planta benefactora, *Prosopis juliflora*, *Stenocereus griseus*, sitios xéricos, Venezuela.

Introducción

Las interacciones entre plantas nodriza y cactus columnares pueden afectar la estructura y dinámica de una comunidad vegetal y determinar la presencia o ausencia de algunas especies en los ecosistemas semi-desérticos (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991a, 1991b; Arriaga *et al.* 1993; Reyes-Olivas *et al.* 2002). Aunque la ecología de comunidades estuvo inicialmente orientada a evaluar el papel de la competencia como la principal interacción que afecta a las comunidades de plantas, la importancia de las interacciones positivas ha sido recientemente acentuada (Bertness & Callaway 1994; Callaway 1995, 1997; Callaway & Walker 1997). Sin embargo, diferentes estudios experimentales han demostrado que las asociaciones positivas entre plantas pueden también existir junto con interacciones competitivas (Choler *et al.* 2001; Maestre *et al.* 2003, 2005). La facilitación, una interacción positiva planta-planta en la cual un individuo (o especie) modifica las condiciones ambientales convirtiendo un hábitat estresante en un hábitat benigno para otros individuos o especies, ha sido reportada para zonas semiáridas y áridas de Estados Unidos, México, Chile y Argentina (Flores & Jurado 2003); sin embargo, nuestro conocimiento sobre las variaciones locales y la importancia de las asociaciones entre cactus columnares y leguminosas arbustivas en ecosistemas semiáridos Neotropicales es aún muy limitado (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Dada las condiciones menos estresantes de estas zonas, las cuales se caracterizan por un régimen de precipitación entre 450 y 550 mm que define mayor cobertura vegetal comparada con ambientes desérticos de zonas templadas extratropicales, es probable que la necesidad de un cactus columnar por una planta benefactora tienda a ser un carácter altamente facultativo.

La facilitación puede ser inicialmente inferida a partir del estudio de las relaciones espaciales entre potenciales especies asociadas. Entre todas las relaciones de facilitación, la asociación entre cactus columnares y leguminosas arbustivas es una de las más llamativas debido a que la planta beneficiaria, el cactus, consigue a mediano o largo plazo competir por espacio con su planta benefactora y ocupar su lugar en el suelo (McAuliffe 1984, 1988; Yeaton & Romero 1986; Valiente-Banuet *et al.* 1991a; Flores-Martínez *et al.* 1994). Así, aunque la facilitación puede prevalecer sobre la competencia en hábitats altamente estresantes, ambos procesos no son mutuamente excluyentes y pueden existir simultáneamente en las comunidades vegetales xerófilas que caracterizan los ecosistemas semiáridos. Sin embargo, muchas especies de cactus columnares crecen estrechamente asociadas a especies de leguminosas arbustivas (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991a, 1991b; Arriaga *et al.* 1993; de Viana *et al.* 2001; Reyes-Olivas *et al.* 2002), las cuales pueden albergar una mayor cantidad de cactus que los sitios abiertos sin sombra, modificando notoriamente las distribuciones espaciales de algunas especies de cactus. Aunque existe evidencia que sugiere que estas asociaciones positivas pueden convertirse en interacciones negativas, el beneficio primario para los cactus columnares es el establecimiento de sus individuos. No obstante, las variaciones locales de estas asociaciones positivas en paisajes semiáridos alternados de hábitats contrastantes con diferencias en las propiedades químicas del suelo y la abundancia de las especies que coexisten en ellas son aún poco conocidas (Tewksbury & Lloyd 2001).

Los ecosistemas semiáridos y áridos están caracterizados por una reducida disponibilidad de agua, el cual representa el principal factor limitante para el crecimiento de las plantas (Ehleringer 1984; Nobel 1988). Sin embargo, muchos paisajes semiáridos

contienen un mosaico de hábitats desde sitios xéricos que se desarrollan sobre terrazas secas hasta sitios méxicos estrechamente asociados a efimeros cursos de agua o pequeñas lagunas (Pugnaire & Luque 2001; Tewksbury & Lloyd 2001; Tirado & Pugnaire 2005). Así, bajo condiciones de alto estrés (sitios xéricos), los efectos acumulativos de una especie sobre otra pueden ser positivos, mientras la relación entre las mismas especies en condiciones más benignas (sitios méxicos) puede ser negativa o neutral (hipótesis del gradiente de estrés, Bertness & Callaway 1994). Ello sugiere que estrechas asociaciones espaciales entre cactus columnares y leguminosas arbustivas, las cuales son los elementos dominantes de estos hábitats, podrían ser frecuentes en los sitios xéricos, donde el potencial benefactor para una especie de planta nodriza puede depender de su capacidad para modificar las condiciones microclimáticas y las propiedades de suelo bajo su copa (Franco & Nobel 1989; Tewksbury *et al.* 1999). De hecho, muchas especies de leguminosas arbustivas producen verdaderas “islas de fertilidad” bajo sus arbustos, con altos contenidos de nitrógeno, fósforo, materia orgánica y otros elementos del suelo (Pugnaire *et al.* 1996; Rossi & Villagra 2003). Estas modificaciones permiten el establecimiento de un mayor número de plantas suculentas en las cercanías de estos arbustos en comparación con otras plantas leñosas de mediano y gran tamaño o áreas con poca vegetación o completamente descubiertas (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991a; Flores-Martínez *et al.* 1994; Rossi & Villagra 2003).

Los Andes del norte de Sudamérica albergan un conjunto de valles secos que forman un archipiélago de pequeños enclaves semiáridos, los cuales existen desde la Cordillera de Mérida (occidente de Venezuela) y llegan hasta el Ecuador (Sarmiento 1972; Soriano & Ruíz 2002). Estos enclaves o bolsones semiáridos exhiben especies de

leguminosas arbustivas y cactus columnares como elementos dominantes del paisaje. Estas plantas pueden formar un mosaico de hábitats con diversos grados de aridez que van desde sitios xéricos (“cardonales”) hasta sitios méxicos (“espinares”), sugiriendo que la importancia de estas leguminosas para la regeneración natural de los cactus columnares podría ser diferente en distintas partes del enclave. De hecho, existe evidencia sobre la existencia de asociaciones positivas entre ambas formas de vida en uno de estos enclaves, sugiriendo la influencia de las leguminosas arbustivas en la disposición espacial de los cactus (Larrea-Alcázar & Soriano 2006). No obstante, no existen investigaciones sobre las posibles variaciones locales de estas asociaciones ni hay estudios comparativos entre sitios contrastantes. Una aproximación empírica documentando las asociaciones espaciales entre ambas formas de vida nos permitirá inferir la importancia de la facilitación para la regeneración natural de estas plantas suculentas y la estructura y el funcionamiento de las comunidades de plantas semiáridas donde ellas coexisten.

En este trabajo, estudiamos las asociaciones espaciales entre cactus columnares y arbustos mimosoides en cinco localidades del enclave semiárido de Lagunillas en Los Andes de Venezuela. Nos planteamos este estudio para determinar si la importancia de las leguminosas como plantas nodriza para los cactus varía dentro del mosaico de hábitats que alberga este ecosistema semiárido. Específicamente, intentamos responder las siguientes preguntas: 1) ¿Cambia la importancia relativa de las leguminosas arbustivas como plantas benefactoras para los cactus entre los sitios méxicos y xéricos del enclave? y 2) ¿Cuál el papel de otras especies leñosas o especies de mediano tamaño para el establecimiento de los cactus columnares en estos hábitats?. Ponemos a prueba la hipótesis que las asociaciones espaciales entre ambas formas de vida podrían ser más estrechas en los sitios xéricos del

enclave, lo cual podría implicar variaciones locales en la importancia de las leguminosas arbustivas como plantas que modifican la disposición espacial de los cactus.

Sitio de estudio

Condujimos el estudio en el enclave semiárido de Lagunillas en Los Andes de Venezuela (262 Km²; Soriano & Ruíz 2002). La precipitación media anual oscila entre 450 y 550 mm., con periodos de lluvia entre abril-mayo y septiembre-octubre. El régimen de temperaturas es isotérmico con una temperatura media anual de 22°C. La vegetación del área corresponde a un arbustal espinoso (Ataroff & Sarmiento 2003) y contiene dos subunidades ecológicas que van desde sitios xéricos o “cardonales” hasta sitios méxicos o “espinares” (Soriano & Ruíz 2002). En ambos sitios, los elementos dominantes del estrato superior son leguminosas arbustivas, tales como *P. juliflora*, *A. farnesiana* y *Acacia macracantha* H.B.K. y cactáceas columnares, tales como *S. griseus*, *C. repandus* y *Pilosocereus tillianus* Gruber & Schafztl. Los cardonales están asociados a terrazas, laderas o depresiones secas y contienen una alta presencia de cactus columnares y grandes porciones de suelo desnudo, mientras que los espinares están estrechamente asociados a los pequeños cuerpos de agua del enclave y albergan una alta abundancia de leguminosas arbustivas cuyas copas pueden formar densos arbustales espinosos con reducidas porciones de suelo desnudo (Soriano & Ruíz 2002). No existen registros que sugieran diferencias en el régimen de precipitación entre ambas subunidades ecológicas. El pastoreo y la extracción selectiva de grandes arbustos han incrementado los procesos de erosión y desertización de ambos hábitats y la vegetación natural es lentamente reemplazada por cultivos y tierras destinadas al pastoreo de ganado caprino y ovino.

Realizamos el estudio en cinco localidades dentro del enclave escogidas en base a su accesibilidad, baja presencia de ganado caprino o distancia a los cultivos. Escogimos como sitios méxicos dos zonas cercanas a la Laguna de Caparú, cuya vegetación corresponde a un espinar continuo (M1) y a un espinar bajo interrumpido (M2) (Rico *et al.* 1996). Los arbustos que crecen en el espinar continuo forman un denso matorral que rodea completamente la laguna, mientras que en el espinar bajo estas plantas forman un matorral discontinuo ubicado a 0,6-0,7 Km de la laguna. Escogimos como sitios xéricos tres cardonales ubicados sobre laderas y/o cimas secas alejadas de cualquier cuerpo de agua. Basados en Rico *et al.* (1996), definimos estos sitios como: cardonal interrumpido en ladera y cima (X1), cardonal abierto en depresión (X2) y cardonal interrumpido en ladera (X3). Todas ellas contienen alta presencia de cactus columnares así como grandes porciones de suelo desnudo, lo que resulta en un paisaje xérico dominado por cactus. La separación entre los sitios xéricos fue de aproximadamente 10 a 12 Km de distancia.

Métodos

Vegetación y suelo

En cada sitio, examinamos la cobertura y abundancia de cactus columnares y leguminosas arbustivas usando 13 a 25 parcelas circulares de 9,0 m de radio ($\sim 256 \text{ m}^2$, 100 parcelas circulares en total), siguiendo el método logarítmico propuesto por (McAuliffe 1990). Además, en cada sitio obtuvimos muestras de suelo entre 10 y 12 cm de profundidad, las cuales extrajimos de dos mesohabitats: a) el área bajo la copa de *P. juliflora* y b) sitios abiertos completamente descubiertos o con poca vegetación. Obtuvimos diez muestras de cada mesohabitat, las cuales agrupamos en una sola muestra representativa para obtener dos

muestras compuestas por cada sitio. Dado que este agrupamiento impide cualquier comparación estadística debido a la falta de réplicas estadísticas verdaderas, utilizamos estas muestras para caracterizar las propiedades del suelo en cada mesohabitat y sitio determinando así la disponibilidad de agua en el suelo (diferencia entre la capacidad de campo y el punto de marchites permanente; Lambers *et al.* 1998). Escogimos los arbustos de *P. juliflora* como plantas focales para obtener las muestras de suelo debido a que es una especie común para todos los sitios méxicos y xéricos del enclave. La textura del suelo fue determinada mediante la técnica Bouyoucos. Los valores de pH fueron calculados con el método potenciométrico. El contenido de materia orgánica fue establecido usando el método Walkley-Black. La cantidad de nitrógeno total fue determinado usando muestras de 1 g de peso seco, las cuales fueron procesadas de acuerdo con el método micro-Kjeldahl. La cantidad de fósforo fue establecido con el método Kurt-Bray y la concentración de potasio fue determinado con el método de determinación colorimétrica. La concentración de Na^+ fue calculada por fotometría de flama y la concentración de Mg y Ca fue determinada por extracción de acetato de amonio. La conductividad eléctrica (CE) fue establecida usando el método del puente salino. La capacidad de campo (CC) y el punto de marchites permanente (PMP) fueron determinados usando el método de ollas de presión (CC: 1/3 atm; PMP: 15 atm). Todos los análisis de suelo fueron realizados por el Laboratorio de Suelos de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Asociaciones espaciales entre cactus columnares y arbustos perennes

COMPARACIÓN ENTRE MESOHÁBITATS – En cada sitio seleccionamos individuos aislados de *P. juliflora* (n = 54; min-max: 8-25 arbustos/sitio), *A. farnesiana* (n = 31; min-max: 10-11 arbustos/sitio) y *A. macracantha* (n = 6; min-max: 0-6 arbustos/sitio), cuyo follaje de la copa estuviera parcial o complemente aislado de la influencia de plantas vecinas.

Consideramos el área bajo la copa de cada arbusto como la condición “bajo arbusto perenne” y el área descubierta de vegetación como la condición “sitio abierto”. En cada arbusto, tomamos las medidas del diámetro mayor y menor de la forma elipsoidal de su copa. Replicamos estas medidas en los “sitios abiertos” en cantidades similares a la condición “bajo arbusto perenne”. En ambos mesohábitats, registramos el número de individuos y la identidad de todos los cactus columnares. Debido a que la copa de los arbustos en el espinar continuo (M1) forma un denso follaje, la diferenciación de arbustos aislados no fue posible. En cada sitio, analizamos las diferencias del número de cactus registrados entre ambos mesohábitats utilizando pruebas no paramétricas de Mann-Whitney.

COMPARACIÓN CON LA DISTRIBUCIÓN ESPERADA POR AZAR CONSIDERANDO LA CONDICIÓN ARBUSTO AISLADO – Utilizamos pruebas de χ^2 para evaluar la hipótesis nula que el número de cactus columnares bajo la copa de los arbustos aislados es proporcional a la cobertura de cada especie de leguminosa arbustiva. Obtuvimos los datos de cobertura desde las parcelas circulares de 9,0 m de radio que usamos para evaluar la vegetación en cada sitio. Utilizamos pruebas de residuales estandarizados (PRE) para probar la significancia de cada celda. Presumimos que los residuales estandarizados están

normalmente distribuidos y, así, cualquier valor $>|2|$ aporta significativamente a la desviación de la distribución de los residuales (Greig-Smith 1983; Valiente-Banuet *et al.* 1991a).

COMPARACIÓN CON LA DISTRIBUCIÓN ESPERADA POR AZAR SIN CONSIDERAR LA CONDICIÓN ARBUSTO AISLADO – Para establecer la importancia de las leguminosas arbustivas en la disposición espacial de los cactus sin considerar la condición aislada de sus individuos utilizamos 11 a 21 transectos lineales de 50 m, los cuales instalamos de manera estratificada en cada sitio. Este método no considera la condición “aislado” de ningún individuo sobre el transecto, permitiendo una relación directa entre la cobertura de cada planta y el número de cactus columnares. En cada transecto registramos el número de individuos y la identidad de los cactus columnares que localizamos creciendo bajo especies de plantas leñosas o herbáceas de mediano tamaño y en sitios abiertos. Consideramos como potenciales plantas nodriza aquellas especies bajo las cuales constatamos la presencia de al menos un cactus columnar. Incluimos a dos cactus de hábito postrado-erecto (*Opuntia caribea* Britton & Rose y *O. depauperata* Britton & Rose), así como todas las especies de leguminosas arbustivas y plantas herbáceas o sufrútices con 50 cm de altura. Estimamos la cobertura vegetal presumiendo que todas las especies registradas sobre el transecto tienen copas circulares. Obtuvimos el diámetro de cada copa midiendo la distancia desde el borde del follaje de la copa con la línea referencial del transecto. Utilizamos pruebas de χ^2 para examinar la hipótesis nula que el número de cactus es proporcional a la cobertura de cada especie. Evaluamos la significación estadística de cada celda con pruebas de residuales

estandarizados, presumiendo que cualquier valor $>|2|$ tiene una desviación significativa de la distribución normal de los residuales (Greig-Smith 1983; Valiente-Banuet *et al.* 1991a).

Resultados

Vegetación y suelo

En conjunto, la cobertura vegetal producida por las especies de leguminosas arbustivas fue mayor en los sitios méxicos que en los sitios xéricos, destacando *P. juliflora* y *A. macracantha* como las especies más abundantes en estos hábitats (Tabla 1). Por el contrario, la densidad y cobertura de *A. farnesiana* fueron altas en los sitios xéricos, sugiriendo que esta especie podría estar asociada a este tipo de hábitats (Tabla 1).

En general, la densidad y la cobertura de los cactus columnares fueron relativamente mayores en los sitios méxicos que en los sitios xéricos; sin embargo, detectamos diferencias dependiendo de la identidad de cada cactus columnar. La densidad y cobertura de *S. griseus* fueron altas en el espinar bajo interrumpido, similares entre el espinar continuo y el cardonal abierto en depresión, y relativamente bajas en los otros sitios xéricos (Tabla 1). De manera similar, la abundancia y cobertura de *P. tillianus* fueron altas en los sitios méxicos comparadas con los sitios xéricos (Tabla 1). Contrario a estas especies, la densidad y cobertura de *C. repandus* fueron bajas en ambos sitios méxicos sugiriendo que esta especie podría estar asociada a los sitios xéricos del enclave.

Las muestras de suelo que obtuvimos en cada sitio sugieren que los suelos tienden a ser franco-arcillosos en los sitios méxicos y franco-arenosos en los sitios xéricos y son similares en su textura dentro de cada sitio. En ambos sitios registramos contrastes en los contenidos de materia orgánica, nitrógeno, fósforo, calcio y magnesio entre suelos bajo la

copa de *P. juliflora* y suelos de sitios abiertos (Tabla 2). En conjunto, los contenidos de materia orgánica, nitrógeno, calcio y magnesio fueron mayores en estos hábitats que en los sitios xéricos. Por otra parte, las concentraciones de Na^+ fueron relativamente altas en las muestras de suelo obtenidas en los sitios abiertos, mientras que las concentraciones de Ca^{++} y Mg^{++} fueron relativamente similares. Los valores de capacidad de campo y punto de marchitez permanente fueron mayores en los sitios mésicos (min-max, CC: 15,46% - 19,84%; PMP: 7,96% - 11,56%) que en los sitios xéricos (CC: 8,38% - 14,14%; PMP: 3,57% - 5,52%), sugiriendo la mayor disponibilidad de agua útil en los sitios mésicos (Tabla 2).

Asociaciones espaciales entre cactus y arbustos perennes

COMPARACIÓN ENTRE MESOHÁBITATS – Registramos cactus columnares tanto en sitios protegidos bajo la copa de una planta leguminosa como en sitios abiertos con escasa vegetación. En total encontramos 674 cactus columnares bajo la copa de arbustos aislados de *P. juliflora* (*S. griseus*: 569 cactus, *C. repandus*: 80 cactus, *P. tillianus*: 25 cactus) y 347 cactus en sitios abiertos (*S. griseus*: 307 cactus, *C. repandus*: 27 cactus, *P. tillianus*: 13 cactus). En M2, la abundancia de cactus columnares bajo *P. juliflora* ($14,33 \pm 8,57$; media \pm DE) no fue estadísticamente diferente de los sitios abiertos ($11,57 \pm 11,25$) ($U = 154$; $p = 0,09$). En este sitio, registramos en total 301 cactus columnares bajo arbustos aislados de *P. juliflora* (*S. griseus*: 274 cactus, *C. repandus*: 7 cactus, *P. tillianus*: 20 cactus) y 243 cactus en sitios abiertos (*S. griseus*: 224 cactus, *C. repandus*: 6 cactus, *P. tillianus*: 13 cactus). En X1, el número de cactus columnares bajo la copa de *P. juliflora* ($11,28 \pm 7,01$; media \pm DE) fue significativamente mayor al de los sitios abiertos ($3,44 \pm 3,19$) ($U = 199$; $p = 0,03$; Fig.

1). En este sitio, registramos en total 282 cactus columnares bajo *P. juliflora* (*S. griseus*: 226 cactus, *C. repandus*: 56 cactus) y 86 cactus en los sitios abiertos (*S. griseus*: 68 cactus, *C. repandus*: 18 cactus). De manera similar, en X2 el número de cactus bajo la copa de *P. juliflora* ($9,5 \pm 1,29$) fue significativamente mayor al de los sitios abiertos ($1,5 \pm 1,29$) ($U = 0$; $p = 0,02$; Fig. 1). En este sitio registramos en total 38 cactus columnares bajo la copa de arbustos aislados de *P. juliflora* (*S. griseus*: 23 cactus, *C. repandus*: 15 cactus) y solamente 6 cactus en sitios abiertos (*S. griseus*: 3 cactus, *C. repandus*: 3 cactus). En ambos sitios, no registramos individuos de *P. tillianus* en ninguno de los mesohábitats. Finalmente, aunque el número de cactus columnares bajo *P. juliflora* ($13,25 \pm 14,97$) fue relativamente mayor al que registramos en sitios abiertos ($3 \pm 1,83$), no encontramos diferencias estadísticamente significativas en X3 ($U = 3$; $p = 0,15$; Fig. 1). En este sitio, registramos en total 53 cactus columnares bajo *P. juliflora* (*S. griseus*: 46 cactus, *C. repandus*: 2 cactus, *P. tillianus*: 5 cactus) y solamente 12 individuos de *S. griseus* en sitios abiertos.

Encontramos individuos aislados de *A. farnesiana* solamente en los sitios xéricos ($X1 = 10$; $X2 = 10$; $X3 = 11$). En total encontramos 239 cactus columnares bajo la copa de arbustos aislados de *A. farnesiana* (*S. griseus*: 133 cactus, *C. repandus*: 100 cactus, *P. tillianus*: 6 cactus) y 85 cactus en sitios abiertos (*S. griseus*: 46 cactus, *C. repandus*: 36 cactus, *P. tillianus*: 3 cactus). En X1, no detectamos diferencias significativas entre el número de cactus columnares que registramos bajo la copa de *A. farnesiana* ($2,4 \pm 3,57$; media \pm DE) y los sitios abiertos ($2,9 \pm 4,23$) ($U = 41,5$; $p = 0,52$; Fig. 1). En este sitio, registramos en total 24 cactus columnares bajo la copa de *A. farnesiana* (*S. griseus*: 14 cactus, *C. repandus*: 10 cactus) y 29 cactus en los sitios abiertos (*S. griseus*: 22 cactus, *C. repandus*: 6 cactus, *P. tillianus*: 1 cactus). En X2, el número de cactus columnares bajo *A.*

farnesiana ($13,1 \pm 12,24$; media \pm DE) fue significativamente mayor al de los sitios abiertos ($3,9 \pm 4,46$) ($U = 15$; $p = 0,008$; Fig. 1). En este sitio, registramos en total 100 cactus columnares bajo arbustos aislados de *A. farnesiana* (*S. griseus*: 10 cactus, *C. repandus*: 72 cactus, *P. tillianus*: 18 cactus) y 36 cactus en los sitios abiertos (*S. griseus*: 6 cactus, *C. repandus*: 26 cactus, *P. tillianus*: 4 cactus). En X3, el número de cactus columnares bajo *A. farnesiana* ($7,64 \pm 6,79$) fue significativamente mayor a los sitios abiertos ($1,55 \pm 2,25$) ($U = 16$; $p = 0,003$; Fig. 1). En este sitio, registramos en total 84 cactus columnares bajo la copa de *A. farnesiana* (*S. griseus*: 61 cactus, *C. repandus*: 18 cactus, *P. tillianus*: 5 cactus) y 17 cactus en los sitios abiertos (*S. griseus*: 13 cactus, *C. repandus*: 4 cactus).

Registramos individuos aislados de *A. macracantha* solamente en X2, donde el número de cactus columnares bajo la copa de sus arbustos aislados ($4,2 \pm 2,23$; media \pm DE) no fue estadísticamente diferente de los sitios abiertos ($2,33 \pm 0,82$) ($U = 9,5$; $p = 0,17$). Registramos en total 25 cactus columnares columnar bajo la copa de *A. macracantha* (*S. griseus*: 14 cactus, *C. repandus*: 11 cactus, *P. tillianus*: 5 cactus) y 14 cactus en los sitios abiertos (*S. griseus*: 10 cactus, *C. repandus*: 4 cactus).

COMPARACIÓN CON LA DISTRIBUCIÓN ESPERADA POR AZAR CONSIDERANDO LA

CONDICIÓN ARBUSTO AISLADO – En conjunto, encontramos que en los sitios xéricos los cactus columnares están espacialmente asociados a arbustos aislados de *A. farnesiana*. No obstante, encontramos que los cactus columnares en X1 también están positivamente asociados a arbustos aislados de *P. juliflora* ($\chi^2 = 411,72$; g.l. = 2; $p < 0,0001$; Fig. 2). Para cada especie, registramos diferencias significativas cuando comparamos los valores

observados y los valores esperados por su cobertura (prueba de residuales estandarizados, PRE: entre |5,7| y 16,5|; Fig. 2).

Con relación a la identidad de los cactus columnares, únicamente bajo arbustos aislados de *P. juliflora* en X3, el número de individuos de *S. griseus* fue significativamente mayor al esperado por azar ($\chi^2 = 484,95$; g.l. = 2; $p < 0,0001$; PRE = |18,5|. En todos los sitios xéricos, las comparaciones entre el número observado y el número esperado de individuos de *C. repandus*, mostraron que esta especie no está significativamente asociada a arbustos aislados de esta especie de planta perenne. Por el contrario, encontramos que ambas especies de cactus columnares están espacialmente asociadas a los individuos aislados de *A. farnesiana* ($\chi^2 = 628,88$; g.l. = 2; $p < 0,0001$). En X1 registramos asociaciones positivas entre ambas especies de cactus y los arbustos de *A. farnesiana* (PRE: *S. griseus*: |8,3|; *C. repandus*: |5,4|). En X2, encontramos que solamente *C. repandus* está asociada a esta leguminosa arbustiva (PRE = |20,5|), mientras que en X3, únicamente los individuos de *S. griseus* crecen espacialmente asociados a los arbustos aislados de *A. farnesiana* (PRE = |10,0|). Debido a que registramos un número bajo de individuos aislados de *A. macracantha*, no condujimos ningún análisis para comparar la distribución observada con la distribución esperada por azar.

COMPARACIÓN CON LA DISTRIBUCIÓN ESPERADA POR AZAR SIN CONSIDERAR LA CONDICIÓN ARBUSTO AISLADO – Tanto en los sitios méxicos como en los sitios xéricos, la cobertura vegetal de *P. juliflora* fue relativamente mayor comparada con la producida por otras especies arbustivas o plantas herbáceas de mediano tamaño (min-max, 13,8% M1-54,5% X1, ver Tablas 3a-3e para los detalles de la cobertura vegetal de cada especie,

incluyendo los resultados de las pruebas de χ^2 y las de residuales estandarizados). El área cubierta por los arbustos de *A. farnesiana* fue comparativamente alta en X3 (35,1%), mientras que la cobertura vegetal de *A. macracantha* fue alta únicamente en M1 (46,8%). La proporción de suelo desnudo o con escasa vegetación fue baja en M2 (6,8%) y osciló entre 23,2% y 75,6% a lo largo de los tres sitios xéricos. Registramos alta presencia de cactus columnares sobre los transectos lineales de 50 m. en M2 (778 cactus; 34,8%), X1 (464 cactus; 20,8%) y X3 (414 cactus; 18,5%), mientras que la abundancia de cactus en M1 y X2 fue relativamente baja (M1: 325 cactus; 14,5%; X2: 254 cactus; 11,4%). La especie de cactus columnar que registramos con mayor frecuencia sobre los transectos fue *S. griseus* (1.787 cactus; 79,9%) seguida de *C. repandus* (374 cactus; 16,7%) y *P. tillianus* (74 cactus; 3,3%).

Inversamente a nuestro análisis basado en la condición “individuo aislado” de las leguminosas arbustivas, la abundancia de cactus columnares en X2 y X3 fue significativamente mayor bajo la copa de *P. juliflora* a lo esperado por su cobertura (Tablas 3d & 3e, respectivamente). De hecho, únicamente en X1 la abundancia de cactus bajo este arbusto fue significativamente menor a lo esperado por azar (Tabla 3c). Esto indica que mediciones de campo basadas en la condición “individuo aislado” podrían subestimar los patrones espaciales y la importancia de los arbustos de *P. juliflora* como potenciales plantas nodriza. En M1, el número de cactus columnares bajo el follaje de estos arbustos fue significativamente mayor a lo esperado por su cobertura, lo cual, podría ser el resultado del dosel continuo que forman estos arbustos en este sitio (Tabla 3a). En M2, la abundancia de cactus columnares bajo la copa de *P. juliflora* no fue estadísticamente diferente de lo

esperado por su cobertura, sugiriendo una débil asociación espacial entre esta especie mimosoide y los cactus columnares (Tabla 3b).

Al igual que los resultados basados en la condición “individuo aislado”, en X3 la abundancia de cactus columnares fue significativamente mayor bajo la copa de *A. farnesiana* y *P. juliflora* sugiriendo la importancia de ambas especies mimosoides para el establecimiento de los cactus columnares en este hábitat (Tabla 3e). Por otra parte, en los tres sitios xéricos la especie de cactus que encontramos frecuentemente bajo los arbustos de *P. juliflora* fue *S. griseus*. En cada sitio la abundancia de *S. griseus* bajo la copa de estos arbustos fue significativamente mayor de lo esperado por su cobertura (PRE: X1 = |3,55|; X2 = |3,06|; X3 = |3,12|), mientras que la abundancia de las otras especies de cactus columnares bajo estos arbustos no fue distinta del azar. De manera similar, en X3 el número de individuos de *S. griseus* fue significativamente mayor bajo los arbustos de *A. farnesiana* que en sitios abiertos (Tabla 3e). En este sitio, aunque la abundancia de individuos de *C. repandus* fue relativamente alta, esta fue marginalmente significativa cuando la comparamos con el azar (PRE = |1,98|).

Por otra parte, detectamos otras especies de plantas benefactoras para el establecimiento de cactus columnares en M2 (Tabla 3b) y X3 (Tabla 3e), entre las cuales *Jatropha gossypifolia* L., *Cassia emarginata* L., *Croton rhamnifolius* H.B.K., *Cordia curassavica* (Jacq.) Roem. & Schult. y *Capsicum frutescens* L. fueron las más importantes. En M2, la abundancia de individuos de *S. griseus* bajo el follaje de *J. gossypifolia*, *C. emarginata* y *C. rhamnifolius* fue significativamente mayor a lo esperado por su cobertura (PRE = |4,96|; |2,11| y |2,00|, respectivamente); sin embargo, su importancia para las otras especies de cactus columnares fue baja (PRE < |2|). En X3, la abundancia de *S. griseus* bajo

el follaje de *C. frutescens* y *C. curassavica* fue también significativamente mayor al valor esperado por su cobertura (PRE = |2,85| y |4,88|, respectivamente). Finalmente, encontramos que individuos de *C. frutescens* y *C. repandus* están espacialmente asociados (PRE = |4,89|); sin embargo, su importancia para los patrones de disposición espacial de *P. tillianus* fue baja.

Discusión

Nuestros resultados sugieren que marcadas asociaciones espaciales entre cactus columnares y leguminosas arbustivas son patrones recurrentes en algunos sitios xéricos del enclave semárido de Lagunillas. No obstante, nuestros datos sugieren que importancia de *P. juliflora* puede ser subestimada cuando usamos mediciones de campo basadas en la condición “individuo aislado” de los arbustos. Aún cuando *P. juliflora* fue la especie con mayor cobertura, nuestro análisis comparativo por mesohábitats y la condición aislada de estos arbustos mostró que individuos de *A. farnesiana* pueden ser mejores plantas benefactoras. Basados en el método de arbustos aislados, detectamos asociaciones espaciales entre arbustos de *P. juliflora* y cactus columnares únicamente en el cardonal interrumpido en ladera y cima (X1), donde el número de cactus columnares fue significativamente alto (vs. sitios abiertos). Además, usando este método detectamos una estrecha asociación espacial entre cactus columnares y arbustos aislados de *A. farnesiana*, indicando la importancia de los individuos aislados de esta especie para el patrón de disposición espacial de los cactus columnares, sobre todo, en aquellos hábitats xéricos donde la abundancia de este arbusto tiende a ser alta. No obstante, la importancia ecológica de los individuos aislados de ambas especies no debe ser subestimada. De hecho, la

presencia de arbustos aislados podría afectar los patrones de deposición de las semillas dispersadas, al ofrecer sitios de percheo o refugio a los principales consumidores de los frutos carnosos de estos cactus. Pequeños mamíferos, tales como *Glossophaga longirostris* Miller y *Leptonycteris curasoae* Miller (Chiroptera: Glossophaginae) (Sosa & Soriano 1996; Soriano & Ruiz 2002) y *Marmosa robinsoni* Bangs (Didelphidae) y aves frugívoras, tales como *Melanerpes rubricapillus* (Cabanis) (Picidae), *Mimus gilvus* (Vieillot) (Mimidae) (Soriano *et al.* 1999) e *Icterus icterus* L. (Icteridae) (obs. pers.), son importantes consumidores de los frutos de los cactus. Estos animales podrían usar temporalmente arbustos aislados como sitios de percheo o refugio, favoreciendo la acumulación de semillas dispersadas y disminuyendo su dispersión estocástica de estas semillas (*sensu* Godínez-Álvarez *et al.* 2002; Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004).

Por otra parte, aunque no encontramos evidencia que sustente la asociación espacial entre arbustos aislados de *A. macracantha* y cactus columnares, esta especie podría afectar los procesos de establecimiento natural de los cactus al producir sustancias alelopáticas en sus hojas, tallos, raíces o frutos que podrían disminuir la supervivencia de los cactus en sus cercanías. Sustancias viscosas sobre sus tallos y el fuerte olor que desprenden sus ramas cuando son dañadas son características peculiares de esta especie; sin embargo, la presencia de sustancias alelopáticas y sus efectos sobre la regeneración natural de los cactus columnares que coexisten con esta especie es aún desconocido. Bajo condiciones de laboratorio se ha demostrado que extractos acuosos de hojas, frutos y semillas de *P. juliflora* inhiben el crecimiento de las raíces de varias especies de gramíneas (Noor *et al.* 1995). Pruebas adicionales de campo sugieren que el potencial alelopático de *P. juliflora* depende de la concentración de triptófano en las hojas, la lenta descomposición y la

acumulación de hojarasca que ocurre bajo sus arbustos (Nakano *et al.* 2004; Goel *et al.* 2005). No obstante, conocemos poco sobre sus efectos en la germinación, crecimiento y supervivencia temprana de plantas suculentas, entre ellas cactus columnares, y de las variaciones de potencial alelopático en las poblaciones de esta especie que crecen en Los Andes de Venezuela.

La importancia de la cobertura de las leguminosas fue menor en los sitios xéricos, destacando la presencia de arbustos de *A. farnesiana* en estos paisajes fuertemente dominados por cactus columnares. Encontramos una tendencia similar cuando analizamos la densidad y cobertura de los cactus columnares, principalmente *S. griseus* y *C. repandus*, que fueron relativamente menos frecuentes en los sitios xéricos comparados con ambos sitios méxicos. Detectamos lo contrario para *P. tillianus*, cuya densidad y cobertura fue mayor en estos sitios. Así, estas tendencias junto con las diferencias de suelo apoyan las diferencias en la composición de la vegetación xerófila del enclave sugeridas por varios autores (Rico *et al.* 1996; Soriano & Ruiz 2002), de tal forma, que la vegetación del enclave debe ser considerada como un mosaico de cardonales (xéricos) y espinares (méxicos) con diferencias edáficas, junto con la presencia y abundancia de sus elementos dominantes. No obstante, aunque nuestros resultados sobre las características del suelo en los sitios estudiados deben ser considerados como preliminares, ellos sugieren tres aspectos: 1) arbustos de *P. juliflora* pueden modificar las condiciones del suelo bajo su copa (vs. sitios abiertos), favoreciendo la heterogeneidad de mesohábitats en el enclave, 2) estas modificaciones pueden ser marcadamente asimétricas cuando estos arbustos crecen en sitios xéricos y 3) existen diferencias químicas y físicas entre los suelos de los sitios méxicos y xéricos que permiten una mayor disponibilidad de agua en los primeros.

Junto con las modificaciones de las propiedades del suelo, la presencia de *P. juliflora* en los sitios xéricos podría alterar otras condiciones ambientales, tales como la temperatura, la humedad relativa y la disponibilidad de luz, permitiendo la formación de las denominadas “islas de fertilidad” bajo la copa de sus arbustos (Reynolds *et al.* 1999; Camargo-Ricalde *et al.* 2002). Altas concentraciones de materia orgánica, nitrógeno, fósforo y potasio en el suelo bajo la copa han sido también reportadas para otras especies de *Prosopis*, tales como *P. flexuosa* (Rossi & Villagra 2003), *P. glandulosa* (Tiedemann & Klemmédson 1972) y diferentes especies del género *Mimosa* (Valiente-Banuet *et al.* 1991a; Camargo-Ricalde *et al.* 2002). Esto sugiere que los arbustos de *P. juliflora* pueden originar parches con alta disponibilidad de recursos, los cuales podrían ser ocupados tanto por cactus columnares, cactáceas con otras formas de crecimiento (Anexo I) y otras especies. Estas condiciones podrían incrementar la diversidad local y la composición y dinámica de las comunidades de plantas que existen en los sitios xéricos del enclave.

Encontramos altas concentraciones de arcilla, magnesio y calcio en los suelos de los sitios méxicos, lo cual indica que estos suelos podrían ser relativamente viejos y bien desarrollados (Ruedas *et al.* 2006). Estas condiciones del suelo podrían favorecer la retención del agua por periodos relativamente largos, favoreciendo la germinación de los cactus columnares tanto bajo la copa de los arbustos de *P. juliflora* como en sitios abiertos. No obstante, también registramos bajas concentraciones de fósforo en estos suelos, lo cual podría ser un factor limitante para el establecimiento de algunas plantas en estos hábitats. Por el contrario, registramos altos contenidos de fósforo en los suelos franco-arenosos de los sitios xéricos, lo cual indica que la capacidad de retención de agua de estos suelos podría ser reducida y, por tanto, podrían disminuir la disponibilidad de agua para los

críticos estadios de desarrollo inicial de los cactus columnares (McAuliffe 1994). En definitiva, las modificaciones de las propiedades químicas y físicas del suelo, junto con el efecto de la sombra que producen los arbustos de *P. juliflora* (aspecto que no evaluamos en este trabajo), podrían explicar la mayor abundancia de cactus columnares bajo la copa sus arbustos (vs. sitios abiertos). Sin embargo, nuestros resultados sugieren que *A. farnesiana* es una especie importante en aquellos sitios donde su abundancia es alta, cuyos arbustos no incluimos en la obtención y análisis de las muestras de suelo, aspecto que debe ser analizado en una futura investigación.

Aunque encontramos fuerte evidencia de la asociación espacial entre cactus columnares y leguminosas arbustivas, registramos pocos individuos de *P. tillianus* asociadas a plantas arbustivas sugiriendo que esta especie de cactus columnar no esta espacialmente asociada a plantas perennes, tales como leguminosas arbustivas, y probablemente no requiere de plantas nodriza para el establecimiento de sus plántulas. Por el contrario, individuos de *C. repandus* y *S. griseus* mostraron un patrón de disposición espacial estrechamente asociado a *P. juliflora* y *A. farnesiana*, sobre todo en los sitios xéricos del enclave, lo cual sugiere que el establecimiento de estas plantas suculentas podría ocurrir con mayor frecuencia bajo la copa de estos arbustos perennes. La mayor abundancia de cactus bajo estos arbustos, junto con las modificaciones químicas y físicas del suelo que implica la presencia de los arbustos de *P. juliflora*, sugieren que otros mecanismos, como disminución de la mortalidad post-germinativa de plántulas (Godínez-Álvarez *et al.* 2005) y la reducción de las elevadas temperaturas que alcanzan al medio día en estos hábitats (Franco & Nobel 1989), podrían estar operando. De ser esto cierto, la dinámica de parches podría ser un proceso recurrente y clave para la regeneración de la

vegetación xerófila del enclave. Aunque este tipo de dinámica es extremadamente lenta, su detección es posible a través de estudios demográficos de las especies que interactúan. En este sentido, estudios comparativos usando matrices de proyección son aún escasos (Flores-Martínez *et al.* 1994; Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004). Estas matrices pueden ser herramientas útiles para determinar las tasas vitales y la viabilidad de las poblaciones de cactus columnares y sus plantas nodriza.

Curiosamente, en el cardonal abierto en depresión (X2), las asociaciones espaciales entre cactus columnares y *P. juliflora* y *A. farnesiana* fueron relativamente bajas, donde incluso registramos mayor cantidad de cactus columnares creciendo en sitios abiertos con poca vegetación, la cual no fue estadísticamente diferente de la abundancia que registramos bajo la copa de estos arbustos (Tabla 3d). Este sitio contiene altas proporciones de suelo desnudo donde crecen individuos maduros de *C. repandus*, los cuales pueden alcanzar entre 5 y 7 m. de altura y representan aproximadamente el 16% de la población de este cactus en este sitio (Larrea-Alcázar & Soriano 2006). Este patrón puede ser explicado por tres sucesos: a) alta tasa de reemplazo de arbustos por sus cactus protegidos, la cual sería consecuencia de los procesos competitivos que se han propuesto para estas asociaciones cuando el cactus alcanza el tamaño suficiente para interferir con su planta benefactora (Flores-Martínez *et al.* 1994), b) alta extracción selectiva de los arbustos perennes, los cuales son usados por gente local como material de construcción o leña probablemente incrementando los procesos de erosión y desertización de esta zona y c) la ausencia de arbustos perennes y/o el establecimiento de cactus columnares podría ser consecuencia de una fuerte perturbación en el pasado, debido a que este cardonal se encuentra próximo a un antiguo relleno sanitario, el cual pudo originar drásticas transformaciones al paisaje y

modificar las propiedades químicas del suelo. Todas estas posibles explicaciones sugieren, por un lado, que la eliminación de alguna de las especies puede modificar los patrones de asociación espacial entre cactus columnares y leguminosas arbustivas y, también, la existencia de sitios perturbados en el enclave, donde la dinámica y los resultados de las asociaciones espaciales entre ambas formas de vida podrían ser diferentes a las que ocurren en los sitios menos perturbados del enclave.

Junto con *P. juliflora* y *A. farnesiana* registramos otras especies de plantas perennes como potenciales plantas nodriza para el establecimiento de los cactus. Entre ellas, *J. gossypifolia*, *C. emarginata* y *C. rhamnifolius* son especies de arbustos perennes que mantienen gran parte de sus hojas a lo largo de todo el año y alcanzan entre 1,5 a 4,0 m de altura, mientras que *C. curassavica* y *C. frutescens* son plantas pequeñas que raras veces superan 1,0 m de altura y pueden perder gran parte de su follaje al inicio del periodo seco. Dependiendo del sitio xérico o méxico, estas cinco especies podrían afectar los patrones de disposición espacial de los cactus columnares, principalmente los de *S. griseus*. Esto sugiere que esta especie de planta suculenta puede ser el cactus columnar más protegido del enclave. Estas especies, junto con *P. juliflora* y *A. farnesiana*, pueden ser consideradas como especies importantes para las estrategias de conservación y restauración del enclave. Futuras investigaciones que incluyan experimentos sobre remoción de semillas y supervivencia de plántulas podrían demostrar la veracidad de esta aseveración.

En conclusión, nuestros resultados sugieren que existen variaciones locales en la asociación espacial entre cactus columnares y leguminosas arbustivas en el enclave semiárido de Lagunillas. Arbustos de *P. juliflora* y *A. farnesiana* pueden modificar los patrones espaciales de los cactus columnares, principalmente en los sitios xéricos donde sus

efectos benéficos podrían ser más importantes. Nuestros datos sugieren también diferencias en la presencia de *P. juliflora* y *A. farnesiana*, los cuales pueden ser más abundantes dependiendo del sitio méxico o xérico donde ellos pueden crecer. Además de precisar los mecanismos que permiten las asociaciones espaciales entre cactus columnares y estas especies de leguminosas arbustivas, donde la mayor abundancia de cactus podría ser el resultado del mayor establecimiento de cactus bajo estos arbustos que lejos de ellos (Godínez-Álvarez *et al.* 2002; Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004), nuestros resultados apuntan a la existencia de una asociación dinámica entre ambas formas de vida. La ausencia de marcadas asociaciones especie-específicas, con excepción de *P. juliflora*-*S. griseus*, y la presencia de cactus columnares en sitios abiertos sustentan esta noción. No obstante, ningún aspecto de los procesos competitivos entre las especies que coexisten fue evaluado, lo cual debe ser examinado para un mejor entendimiento de estas asociaciones. Así, nuestro conocimiento sobre estas interacciones puede ser clave para generar información que nos permita diseñar planes de conservación y manejo de estos paisajes semiáridos y la riqueza y endemismo que ellos contienen.

Agradecemos a J. Murillo, C.J. Figueredo, A. Pérez, C. Arangüen, R. Pelayo y P. Villa por su valiosa asistencia en el campo y a M. Muñoz por su predisposición para llevar a cabo los análisis de las muestras de suelo. Queremos reconocer los comentarios y sugerencias realizadas por J. Nassar, L.D. Llambi y R. López a las versiones preliminares del manuscrito. El trabajo fue subvencionado con fondos otorgados por The Rufford Small Grant for Nature Conservation (RSG, Beca 17.01.06), la Red Latinoamericana de Botánica (Beca RLB-02-D2) y parcialmente por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA, Proyecto C-1306-05-01-E). Todas las subvenciones son gentilmente agradecidas.

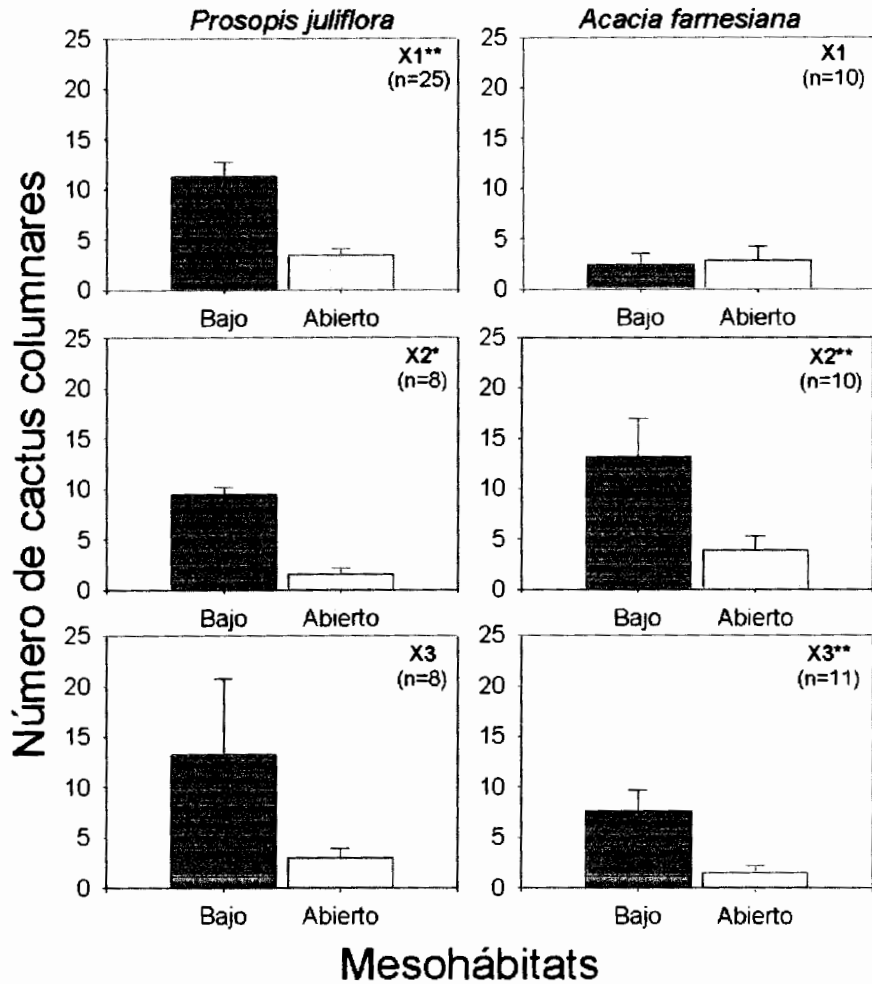


Figura 1. Abundancia de cactus columnares bajo arbustos aislados de *Prosopis juliflora* y *Acacia farnesiana* y sitios abiertos en tres sitios xéricos del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela (media \pm EE). X1: Cardonal Interrumpido en Ladera y Cima, X2: Cardonal Abierto en Depresión, X3: Cardonal Interrumpido en Ladera. Los asteriscos indican diferencias significativas *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$.

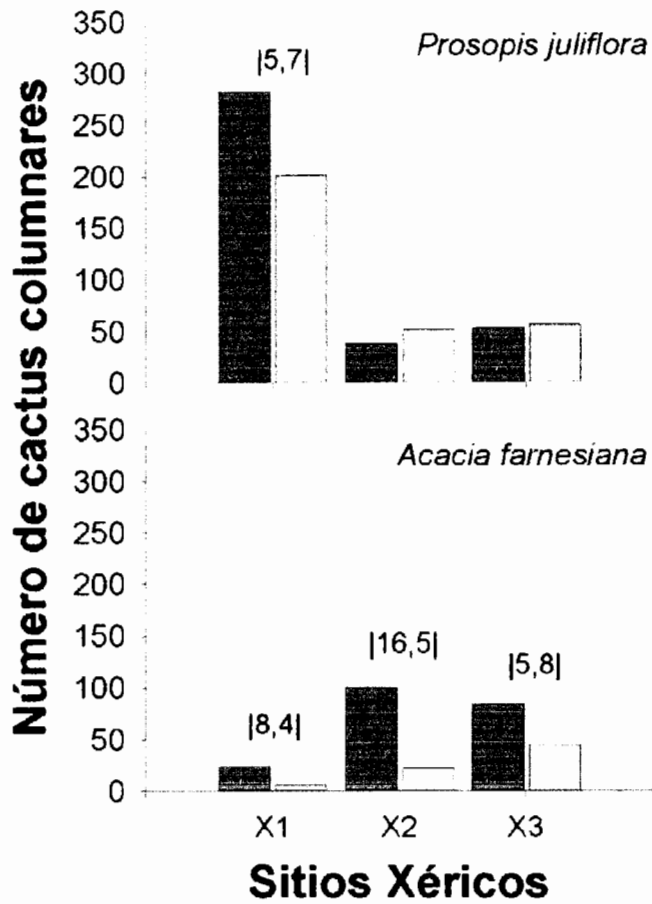


Figura 2. Número observado y esperado de cactus columnares bajo *Prosopis juliflora* y *Acacia farnesiana* registrados en tres sitios xéricos del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. *Sitios Xéricos*: X1: Cardonal Interrumpido en Ladera y Cima, X2: Cardonal Abierto en Ladera, X3: Cardonal Abierto Interrumpido en Ladera. Los valores absolutos son significativos para el 5% de la distribución normal de los residuales.

Tabla 1. Datos sobre la densidad y cobertura de leguminosas arbustivas y cactus columnares en dos sitios méxicos y tres sitios xéricos del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Los datos fueron obtenidos usando parcelas circulares de 9,0 m. de radio (256 m²/parcela, McAuliffe 1990). Los datos mostrados son la media y los valores máximos y mínimos para cada caso. Los valores bajo cada especie son las densidades promedio (min-max) estandarizadas para una hectárea. NR: especies que no fueron registradas.

	México 1		México 2		Xérico 1		Xérico 2		Xérico 3	
	Espinar Continuo	Espinar Bajo Interrumpido	Cardonal Interrumpido Ladera/Cima	Cardonal Abierto en Depresión	Cardonal Interrumpido en Ladera	Cardonal Interrumpido en Ladera	Densidad	Cobertura	Densidad	Cobertura
LEG-MIM										
<i>Prosopis juliflora</i>	9,6 (1-16)	6,1 (0-8)	15,7 (8-32)	48,8 (0-100)	69,0 (50-100)	5,8 (4-16)	34,5 (12,5-100)	5,4 (1-16)	27,5 (1,6-100)	
<i>Acacia farnesiana</i>	0,2 (0-1)	0,1 (0-1)	0,5 (0-8)	0,0 (0-0,4)	2,4 (0-50)	1,5 (0-8)	10,7 (0-50)	6,9 (0-16)	21,6 (3,1-100)	
<i>Acacia macracantha</i>	2,5 (0-8)	0,9 (0-4)	NR (0-12,5)	2,9 (0-12,5)	NR	0,1 (0-2)	0,7 (0-12,5)	0,1 (0-1)	0,4 (0-6,3)	
CACTUS COLUMNARES										
<i>Stenocereus griseus</i>	51,7 (16-128)	82,4 (32-128)	43,8 (16-128)	64,7 (6,3-100)	25,1 (3,1-100)	20,1 (8-64)	7,6 (0-50)	51,4 (8-128)	39,2 (0,8-100)	
<i>Cereus repandus</i>	2,7 (0-8)	1,9 (0-4)	10,6 (8-16)	0,3 (0-1,5)	2,1 (0,4-6,3)	13,3 (8-32)	11,8 (0,4-50)	6,4 (0-16)	2,8 (0-25)	
<i>Pilosocereus tillianus</i>	14,7 (0-64)	5,6 (0-32)	0,6 (0-4)	2,3 (0-25)	0,1 (0-0,4)	0,4 (0-4)	0,0 (0-0,4)	2,0 (0-8)	0,3 (0,1-3,1)	

Tabla 2. Características físicas y químicas de los suelos tomados bajo *Prosopis juliflora* y e semiárido de Lagunillas, Venezuela. Diez muestras de suelo fueron agrupadas en cada caso para obtener dos muestras compuestas por localidad. CE: Conductividad eléctrica; CC: Capacidad de campo del suelo; PMP: Punto de marchites permanente; AD: Agua disponible

	Mésico 1		Mésico 2		Xérico 1		Xérico 2		Xérico 3	
	Espinar Continuo	Abierto	Espinar Bajo Interrumpido	Abierto	Cardonal Interrumpido Ladera/Cima	Bajo	Abierto	Cardonal Abierto en Depresión	Bajo	Abierto
Materia Orgánica (%)	5,51	3,85	4,81	2,36	3,85	1,49	2,63	1,31	2,63	1,49
N (%)	0,25	0,23	0,29	0,14	0,17	0,06	0,15	0,09	0,09	0,06
P (ppm)	9,8	3,5	3,5	4,2	63,0	30,8	145,6	36,4	16,89	14,33
K (ppm)	1,31	0,84	0,66	0,39	0,65	0,33	0,55	0,24	0,61	0,38
pH	7,42	7,75	7,36	7,64	7,19	6,58	7,26	7,32	7,78	8,17
Arena (%)	48,0	42,0	44,0	50,0	64,0	70,0	64,0	58,0	56,0	66,0
Arcilla (%)	26,0	32,0	28,0	26,0	14,0	12,0	14,0	16,0	22,0	22,0
Limo (%)	26,0	26,0	28,0	24,0	22,0	18,0	22,0	26,0	22,0	12,0
Na (me/l)	0,17	0,34	0,1	0,09	0,05	0,08	0,15	0,7	0,06	0,16
Ca (me/l)	30,3	32,8	33,6	44,9	6,8	0,35	17,2	12,0	23,7	14,8
Mg (me/l)	5,59	4,29	3,7	2,35	1,23	0,59	1,86	1,12	0,64	0,63
CE (S)	2,6	2,3	1,3	3,4	0,62	0,09	3,0	2,8	0,43	0,41
CC (%)	19,8	19,2	18,4	15,5	10,9	8,4	14,1	5,5	13,0	9,7
PMP (%)	11,2	10,6	10,2	7,9	5,5	3,6	13,4	4,5	7,2	5,0
AD (%)	8,6	8,6	8,2	7,6	5,4	4,8	0,7	1,0	5,8	4,7

Tabla 3a. Número observado y esperado de cactus columnares creciendo bajo el follaje de plantas leñosas y plantas sufrutices de mediano tamaño en un espinar continuo del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Resultados de las pruebas de residuales estandarizados son mostrados (PRE). Valores absolutos > 2 son significativos al 5% de la distribución normal de los residuales.

	<i>Stenocereus griseus</i>			<i>Cereus repandus</i>			<i>Pitosocereus tillianus</i>			TOTAL			
	S (m ²)	Obs.	Esp.	PRE	Obs.	Esp.	PRE	Obs.	Esp.	PRE	Obs.	Esp.	PRE
($\chi^2 = 57,38$; g.l. = 17; p < 0.05)													
<i>Acacia farnesiana</i> (Willd.) L.	45,37	5	5,49	-0,21	1	0,61	0,50	0	0,27	-0,52	6	6,38	-0,15
<i>Acacia macracantha</i> H.B.K.	1082,41	91	131,09	-3,50	11	14,51	-0,92	3	6,55	-1,39	105	152,16	-3,82
<i>Acacia tortuosa</i> (Willd.) L.	7,46	0	0,90	-0,95	0	0,10	-0,32	0	0,05	-0,21	0	1,05	-1,02
<i>Ayenia magna</i> L.	1,18	0	0,14	-0,38	0	0,02	-0,13	0	0,01	-0,08	0	0,17	-0,41
<i>Bromelia chrysantha</i> Jacq.	8,04	0	0,97	-0,99	0	0,11	-0,33	0	0,05	-0,22	0	1,13	-1,06
<i>Capparis odoratissima</i> Jacq.	86,67	6	10,50	-1,39	1	1,16	-0,15	0	0,52	-0,72	7	12,18	-1,48
<i>Capsicum frutescens</i> L.	7,49	2	0,91	1,15	0	0,10	-0,32	0	0,05	-0,21	2	1,05	0,92
<i>Cassia emarginata</i> L.	1,48	0	0,18	-0,42	0	0,02	-0,14	0	0,01	-0,09	0	0,21	-0,46
<i>Chnidoscolus urens</i> (L.) J.C. Arthur	0,12	0	0,01	-0,12	0	0,00	-0,04	0	0,00	-0,03	0	0,02	-0,13
<i>Croton ovalifolius</i> Vahl.	0,07	0	0,01	-0,09	0	0,00	-0,03	0	0,00	-0,02	0	0,01	-0,10
<i>Croton rhamniifolius</i> H.B.K.	5,08	2	0,62	1,76	0	0,07	-0,26	0	0,03	-0,18	2	0,71	1,52
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) De Wit	23,90	2	2,89	-0,53	0	0,32	-0,57	0	0,14	-0,38	2	3,36	-0,74
<i>Lippia aff. graveolens</i> H.B.K.	1,50	0	0,18	-0,43	0	0,02	-0,14	0	0,01	-0,10	0	0,21	-0,46
<i>Melochia tomentosa</i> L.	1,74	0	0,21	-0,46	0	0,02	-0,15	0	0,01	-0,10	0	0,25	-0,49
<i>Opuntia caribea</i> Britton & Rose	4,09	0	0,50	-0,70	0	0,05	-0,23	0	0,02	-0,16	0	0,58	-0,76
<i>Opuntia depauperata</i> Britton & Rose	0,83	0	0,10	-0,32	0	0,01	-0,11	0	0,00	-0,07	0	0,12	-0,34
<i>Prosopis juliflora</i> DC.	862,39	155	104,44	4,95	17	11,56	1,60	10	5,22	2,09	182	121,23	5,52
Ulmaceae	15,90	0	1,93	-1,39	0	0,21	-0,46	0	0,10	-0,31	0	2,24	-1,50
Sitios Abiertos	156,24	17	18,92	-0,44	1	2,09	-0,76	1	0,95	0,06	19	21,96	-0,63
Total	2311,96	280			31			14			325		

Tabla 3b. Número observado y esperado de cactus columnares creciendo bajo el follaje de plantas leñosas y plantas sufrutices de mediano tamaño en un espinar bajo interrumpido del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Resultados de las pruebas de residuales estandarizados son mostrados (PRE). Valores absolutos > 2 son significativos al 5% de la distribución normal de los residuales.

	S (m ²)	<i>Stenocereus griseus</i>			<i>Cereus repandus</i>			<i>Pilosocereus tillianus</i>			TOTAL		
		Obs.	Esp.	PRE	Obs.	Esp.	PRE	Obs.	Esp.	PRE	Obs.	Esp.	PRE
M2-Espinar Bajo Interrumpido ($\chi^2 = 91,48$; g.l. = 14; $p < 0,05$)													
<i>Acacia farnesiana</i> (Willd.) L.	0,03	0	0,02	-0,12	0	0,00	-0,02	0	0,00	-0,03	0	0,02	-0,13
<i>Acacia tamarandifolia</i> (Willd.) L.	30,99	13	15,28	-0,58	0	0,34	-0,58	1	0,89	0,12	14	16,51	-0,62
<i>Ayenia magna</i> L.	4,05	1	2,00	-0,70	0	0,04	-0,21	0	0,12	-0,34	1	2,16	-0,79
<i>Capparis odoratissima</i> Jacq.	1,77	0	0,87	-0,93	0	0,02	-0,14	0	0,05	-0,23	0	0,94	-0,97
<i>Capsicum frutescens</i> L.	19,07	10	9,41	0,19	1	0,21	1,73	2	0,55	1,96	13	10,16	0,89
<i>Cassia emarginata</i> L.	28,54	22	14,07	2,11	0	0,31	-0,56	0	0,82	-0,91	22	15,21	1,74
<i>Cnidoscolus urens</i> (L.) J.C. Arthur	0,38	0	0,19	-0,44	0	0,00	-0,06	0	0,01	-0,11	0	0,21	-0,45
<i>Croton ovalifolius</i> Vahl.	0,57	0	0,28	-0,53	0	0,01	-0,08	0	0,02	-0,13	0	0,30	-0,55
<i>Croton rhamnifolius</i> H.B.K.	16,72	14	8,25	2,00	0	0,18	-0,43	0	0,48	-0,69	14	8,91	1,71
<i>Jatropha gossypifolia</i> L.	21,78	27	10,74	4,96	0	0,24	-0,49	1	0,63	0,47	28	11,61	4,81
<i>Lippia</i> aff. <i>graveolens</i> H.B.K.	23,27	12	11,47	0,16	0	0,25	-0,50	1	0,67	0,40	13	12,40	0,17
<i>Melochia tomentosa</i> L.	0,28	3	0,14	7,72	0	0,00	-0,06	0	0,01	-0,09	3	0,15	7,39
<i>Opuntia caribea</i> Britton & Rose	13,44	3	6,63	-1,41	0	0,15	-0,38	0	0,39	-0,62	3	7,16	-1,56
<i>Prosopis juliflora</i> DC.	960,50	444	473,65	-1,36	12	10,53	0,45	25	27,63	-0,50	481	511,81	-1,36
Sitios Abiertos	338,68	171	167,01	0,31	3	3,71	-0,37	12	9,74	0,72	186	180,46	0,41
Total	1460,07	720			16			42			778		

Tabla 3c. Número observado y esperado de cactus columnares creciendo bajo el follaje de plantas leñosas y plantas sufrutices de mediano tamaño en un cardonal interrumpido en ladera y cima del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Resultados de las pruebas de residuos estandarizados son mostrados (PRE). Valores absolutos > 2 son significativos al 5% de la distribución normal de los residuales.

	Stenocereus griseus			Cereus repandus			Pilosocereus tillianus			TOTAL		
	S (m ²)	Obs.	Esp.	PRE	Obs.	Esp.	PRE	Obs.	Esp.	PRE	Esp.	
($\chi^2 = 52,11$; g.l. = 13; p < 0,05)												
<i>Acacia farnesiana</i> (Willd.) L.	11,98	4	2,13	1,28	1	0,69	0,37	0	0,02	-0,16	5	2,85
<i>Capsicum frutescens</i> L.	4,81	1	0,85	0,16	1	0,28	1,37	0	0,01	-0,10	2	1,14
<i>Cnidioscolus urens</i> (L.) J.C.Arthur	3,31	0	0,59	-0,77	0	0,19	-0,44	0	0,01	-0,08	0	0,79
<i>Croton ovalifolius</i> Vahl.	153,62	20	27,28	-1,39	10	8,88	0,37	0	0,31	-0,56	30	36,48
<i>Croton rhamnifolius</i> H.B.K.	5,71	3	1,01	1,97	1	0,33	1,17	0	0,01	-0,11	4	1,36
<i>Jatropha gossypifolia</i> L.	0,79	0	0,14	-0,37	0	0,05	-0,21	0	0,00	-0,04	0	0,19
<i>Lippia</i> aff. <i>graveolens</i> H.B.K.	4,21	1	0,75	0,29	0	0,24	-0,49	0	0,01	-0,09	1	1,00
<i>Melochia tomentosa</i> L.	15,23	3	2,70	0,18	1	0,88	0,13	2	0,03	11,15	6	3,62
<i>Opuntia</i> aff. <i>elatior</i> Millar	4,77	0	0,85	-0,92	0	0,28	-0,53	0	0,01	-0,10	0	1,13
<i>Opuntia caribea</i> Britton & Rose	15,46	4	2,75	0,76	0	0,89	-0,95	0	0,03	-0,18	4	3,67
<i>Opuntia depauperata</i> Britton & Rose	3,05	0	0,54	-0,74	0	0,18	-0,42	0	0,01	-0,08	0	0,72
<i>Pereskia guamacho</i> F.A.C. Weber	28,43	1	5,05	-1,80	0	1,64	-1,28	0	0,06	-0,24	1	6,75
<i>Prosopis juliflora</i> DC.	1065,49	238	189,21	3,55	75	61,62	1,70	1	2,18	-0,80	314	253,01
Sitios Abiertos	-637,16	72	113,15	-3,87	24	36,85	-2,12	1	1,30	-0,27	97	151,30
Total	1954,01	347			113			4			464	

Tabla 3d. Número observado y esperado de cactus columnares creciendo bajo el follaje de plantas leñosas y plantas sufrutíces de mediano tamaño en un cardonal abierto en depresión del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Resultados de las pruebas de residuales estandarizados son mostrados (PRE). Valores absolutos > 2 son significativos al 5% de la distribución normal de los residuales.

	S (m ²)	<i>Stenocereus griseus</i>				<i>Cereus repandus</i>				<i>Pilosocereus tillianus</i>				TOTAL		
		Obs.	Esp.	PRE	Obs.	PRE	Obs.	PRE	Obs.	PRE	Obs.	PRE	Obs.	PRE	Obs.	PRE
($\chi^2 = 142,93$; g.l. = 15; $p < 0,05$)																
<i>Acacia farnesiana</i> (Willd.) L.	146,62	4	4,99	-0,44	6	5,77	0,10	0	0,26	-0,51	10	11,02	-0,31			
<i>Acacia macracantha</i> H.B.K.	30,80	4	1,05	2,88	6	1,21	4,35	0	0,05	-0,23	10	2,32	5,05			
<i>Ayenia magna</i> L.	6,20	0	0,21	-0,46	0	0,24	-0,49	0	0,01	-0,10	0	0,47	-0,68			
<i>Bromelia chrysantha</i> Jacq.	0,52	1	0,02	7,42	1	0,02	6,88	0	0,00	-0,03	2	0,04	9,96			
<i>Capsicum frutescens</i> L.	2,97	0	0,10	-0,32	0	0,12	-0,34	0	0,01	-0,07	0	0,22	-0,47			
<i>Chaetocalyx scandens</i> (L.) Urban	9,35	2	0,32	2,98	1	0,37	1,04	0	0,02	-0,13	3	0,70	2,74			
<i>Cnidioscolus urens</i> (L.) J.C.Arthur	0,28	0	0,01	-0,10	0	0,01	-0,10	0	0,00	-0,02	0	0,02	-0,14			
<i>Cordia curassavica</i> (L.) Roem. & Schult	19,95	0	0,68	-0,82	1	0,79	0,24	0	0,04	-0,19	1	1,50	-0,41			
<i>Croton ovalifolius</i> Vahl.	120,92	1	4,12	-1,54	0	4,76	-2,18	0	0,21	-0,46	1	9,09	-2,68			
<i>Croton rhamnifolius</i> H.B.K.	11,36	0	0,39	-0,62	0	0,45	-0,67	0	0,02	-0,14	0	0,85	-0,92			
<i>Jatropha gossypifolia</i> L.	0,15	0	0,01	-0,07	0	0,01	-0,08	0	0,00	-0,02	0	0,01	-0,11			
<i>Lippia aff. graveolens</i> H.B.K.	1,89	0	0,06	-0,25	0	0,07	-0,27	0	0,00	-0,06	0	0,14	-0,38			
<i>Opuntia caribea</i> Britton & Rose	8,96	0	0,31	-0,55	1	0,35	1,09	0	0,02	-0,13	1	0,67	0,40			
<i>Opuntia depauperata</i> Britton & Rose	0,05	0	0,00	-0,04	0	0,00	-0,04	0	0,00	-0,01	0	0,00	-0,06			
<i>Prosopis juliflora</i> DC.	465,33	28	15,84	3,06	13	18,32	-1,24	0	0,83	-0,91	41	34,98	1,02			
Sitios Abiertos	2553,22	75	86,91	-1,28	104	100,5	0,35	6	4,53	0,69	185	191,95	-0,50			
Total	3378,58	115			133			6			254					

Tabla 3e. Número observado y esperado de cactus columnares creciendo bajo el follaje de plantas leñosas y plantas sufrutíces de mediano tamaño en un cardonal interrumpido en ladera del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Resultados de las pruebas de residuales estandarizados son mostrados (PRE). Valores absolutos > 2 son significativos al 5% de la distribución normal de los residuales.

	Stenocereus griseus			Cereus repandus			Pilosocereus tillianus			TOTAL			
	S (m ²)	Obs.	Esp.	PRE	Obs.	Esp.	PRE	Obs.	Esp.	PRE	Obs.	Esp.	PRE
($\chi^2 = 173,79$; g.l.= 15; $p < 0,05$)													
<i>Acacia farnesiana</i> (Willd.) L.	497,01	150	110,54	3,75	39	28,42	1,98	4	2,81	0,71	193	141,77	4,30
<i>Acacia macracantha</i> H.B.K.	0,87	2	0,19	4,12	0	0,05	-0,22	0	0,00	-0,07	2	0,25	3,53
Agavaceae	1,13	0	0,25	-0,50	0	0,06	-0,25	0	0,01	-0,08	0	0,32	-0,57
<i>Ayenia magna</i> L.	4,26	1	0,95	0,05	1	0,24	1,53	0	0,02	-0,16	2	1,21	0,71
<i>Bromelia chrysantha</i> Jacq.	0,38	0	0,09	-0,29	0	0,02	-0,15	0	0,00	-0,05	0	0,11	-0,33
<i>Capparis odoratissima</i> Jacq.	33,53	15	7,46	2,76	4	1,92	1,50	0	0,19	-0,44	19	9,56	3,05
<i>Capsicum frutescens</i> L.	8,91	6	1,98	2,85	4	0,51	4,89	0	0,05	-0,22	10	2,54	4,68
<i>Cordia curassavica</i> (L.) Roem. & Schult	56,89	30	12,65	4,88	3	3,25	-0,14	1	0,32	1,20	34	16,23	4,41
<i>Croton ovalifolius</i> Vahl.	29,39	1	6,54	-2,17	1	1,68	-0,53	0	0,17	-0,41	2	8,38	-2,20
<i>Croton rhamnifolius</i> H.B.K.	19,79	2	4,40	-1,14	2	1,13	0,82	0	0,11	-0,33	4	5,64	-0,69
<i>Lippia</i> aff. <i>graveolens</i> H.B.K.	29,24	4	6,50	-0,98	2	1,67	0,25	1	0,17	2,05	7	8,34	-0,46
<i>Opuntia</i> aff. <i>elatior</i> Millar	4,82	2	1,07	0,90	1	0,28	1,38	0	0,03	-0,17	3	1,38	1,39
<i>Opuntia caribea</i> Britton & Rose	1,41	0	0,31	-0,56	0	0,08	-0,28	0	0,01	-0,09	0	0,40	-0,64
<i>Opuntia depauperata</i> Britton & Rose	7,40	0	1,65	-1,28	0	0,42	-0,65	0	0,04	-0,20	0	2,11	-1,45
<i>Prosopis juliflora</i> DC.	213,54	69	47,49	3,12	15	12,21	0,80	1	1,21	-0,19	85	60,91	3,09
Sitios Abiertos	507,78	33	112,93	-7,52	9	29,04	-3,72	1	2,87	-1,10	43	144,84	-8,46
Total	1416,35	315			81			8			404		

Capítulo III – Establecimiento de propágulos de origen sexual de dos cactus columnares en un ecosistema semiárido de Los Andes de Venezuela: ¿Cuándo importan las plantas nodrizas?

Formato Journal of Ecology

Daniel M. Larrea-Alcázar & Pascual J. Soriano

Programa de Postgrado en Ecología Tropical, PET

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, ICAE

Universidad de Los Andes, Venezuela

Resumen

(1) Los efectos positivos de una planta nodriza sobre sus plantas beneficiarias pueden variar dentro de un ecosistema semiárido debido a la existencia de comunidades vegetales asociadas a diferentes tipos de suelos que van desde sitios muy secos o xéricos hasta sitios más húmedos o méxicos. Este es el caso del enclave semiárido de Lagunillas, uno de los mayores ecosistemas semiáridos del norte de la Cordillera de Los Andes, el cual contiene un mosaico de sitios méxicos (“espinares”) y xéricos (“cardonales”) con diferencias en la presencia y abundancia de cactus columnares y leguminosas arbustivas, así como en las asociaciones espaciales que forman entre ellas.

(2) Para examinar esta hipótesis, mediante observaciones de campo y diferentes enfoques experimentales evaluamos los procesos post-dispersivos (lluvia de semillas, remoción y germinación de semillas y supervivencia de plántulas) de *Stenocereus griseus* (Haw.) F. Busxb. y *Cereus repandus* (L.) Backeb. (Cactaceae) en un sitio méxico y un sitio xérico del enclave. Además, evaluamos el efecto de *Prosopis juliflora* DC. (Leg-Mim), la especie arbustiva más abundante del enclave, sobre la intensidad y los resultados de tales procesos.

(3) La lluvia de semillas fue consistentemente mayor en el sitio xérico que en el sitio méxico la cual puede ser consecuencia de la alta proporción de cactus reproductivos que

detectamos en este sitio. Por otra parte, nuestros resultados sugieren una importancia relativa de los arbustos aislados de *P. juliflora* como sitios de percha para los dispersores diurnos y nocturnos de las semillas de ambas especies de cactus. En ambos sitios, la remoción de semillas por vertebrados fue insignificante, resaltando los registros de *Cnemidophorus lemniscatus* L. y *Ameiva provitaae* García-Pérez como consumidores ocasionales de las semillas; no obstante, el principal consumidor de las semillas fue *Pheidole fallax* (Formicidae: Myrmicinae), una hormiga dominante del suelo en ambos hábitats. La germinación de las semillas fue mayor bajo la copa de *P. juliflora* que en sitios abiertos, independientemente del tipo de suelo en el cual las semillas pueden germinar. No detectamos depredación de plántulas por hormigas o pequeños vertebrados, mostrando que las condiciones ambientales producidas bajo la copa de una planta perenne son más importantes para la supervivencia de las plántulas que la depredación.

(4) Proponemos que la sombra de semillas producida por murciélagos, la remoción de semillas producida por *P. fallax* y las condiciones ambientales donde emergen y crecen las plántulas pueden afectar marcadamente los patrones de reclutamiento de ambos cactus columnares. Postulamos que la remoción y germinación de semillas y la supervivencia de las plántulas podrían ser relativamente similares entre el sitio méxico y el sitio xérico que estudiamos, mostrando que las relaciones de facilitación pueden ocurrir en ambos hábitats y que la necesidad de estos cactus por una planta nodriza pueden ser altamente facultativa.

Palabras Clave: Andes, curvas de supervivencia, dispersión de semillas, facilitación pasiva, hormigas mirmicinas, Venezuela.

Introducción

La frugivoría es un proceso clave para el establecimiento de plantas suculentas, sobre todo cuando propicia la llegada de semillas a sitios seguros para la supervivencia de las semillas y/o la emergencia de las plántulas (Janzen 1986; Mandujano *et al.* 1996; Montiel & Montaña 2000). Muchas especies de cactus columnares producen frutos carnosos ricos en su contenido de agua y azúcares, los cuales son consumidos por aves y pequeños mamíferos que pueden transportar las semillas lejos de la fuente de propágulos actuando como dispersores de semillas (Fleming & Sosa 1994; Sosa & Soriano 1996; Valiente-Banuet *et al.* 1996; Soriano *et al.* 1999; Petit 2001; Soriano & Ruiz 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2002; Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004; Ramoni-Perazzi & Bianchi-Ballesteros 2004). Aunque la regeneración natural de muchas plantas suculentas depende de la lluvia de semillas producida a través de la zoocoria (Montiel & Montaña 2000, 2003), el establecimiento de individuos sexuales puede ser un evento raro si las semillas no llegan a sitios favorables que permitan el establecimiento de las plántulas (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Godínez-Álvarez *et al.* 2002; Sosa & Fleming 2002).

Debido a las altas temperaturas y la reducida disponibilidad de agua que caracteriza a los ecosistemas semiáridos, tales sitios favorables están frecuentemente asociados a la presencia de arbustos perennes capaces de amortiguar las altas temperaturas y/o reducir las tasas de evapotranspiración del suelo (*sensu* planta nodriza, Niering *et al.* 1963; Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Así, la utilización de arbustos perennes como sitios de percha, refugio o nidificación por las aves y los murciélagos que consumen los frutos carnosos de los cactus, puede permitir la deposición diferencial de las semillas, favoreciendo su llegada a sitios benignos para la

germinación y el establecimiento de las plántulas (Godínez-Álvarez *et al.* 2002). Este proceso ha sido interpretado como “facilitación pasiva”, debido a que el resultado biológico es la llegada de semillas de especies beneficiarias bajo la copa de una potencial planta nodriza. Sin embargo, aunque las interacciones entre cactus columnares y arbustos perennes han sido bien documentadas para diferentes regiones semiáridas tropicales y extratropicales (Flores & Jurado 2003; Godínez-Álvarez *et al.* 2003), nuestro conocimiento sobre la ecología de la regeneración de las especies de cactus columnares que crecen en los ecosistemas semiáridos de Los Andes de Venezuela es aún limitado. Especies de cactus columnares como *Stenocereus griseus* (Haw.) F. Busxb. y *Cereus repandus* (L.) Backeb., y leguminosas arbustivas como *Prosopis juliflora* DC. son elementos dominantes del enclave semiárido de Lagunillas en Los Andes de Venezuela (262 Km², Soriano & Ruíz 2002), y pueden formar entre ellas estrechas relaciones espaciales principalmente en los sitios xéricos del enclave (Capítulo II). Los frutos de ambas especies de cactus son consumidos por dos especies de murciélagos glosófagos, un pequeño marsupial y al menos diecinueve especies de aves frugívoras (Soriano *et al.* 1999; Sosa & Soriano 1996; Zambrano 2001; Soriano & Ruiz 2002). Tanto aves como murciélagos podrían usar la copa de *P. juliflora* como potenciales sitios de percheo o refugio, permitiendo una mayor acumulación de semillas bajo la copa de estos arbustos (vs. sitios abiertos) que, de ocurrir, explicaría parcialmente la asociación espacial entre ambas formas de vida.

Una vez que las semillas llegan al suelo, otros procesos ecológicos podrían afectar el destino de las semillas dispersadas, como por ejemplo, la remoción por hormigas granívoras y pequeños vertebrados, la cual puede modificar la disposición espacial de la lluvia de semillas producida por los consumidores primarios de los frutos (Montiel &

Montaña 2000, 2003). De hecho, altas tasas de remoción podrían disminuir la presencia de semillas que han alcanzado sitios favorables para su germinación, afectando la disposición espacial de las semillas y el reclutamiento de las plántulas (Godínez-Álvarez *et al.* 2002). En Los Andes de Venezuela, la remoción de semillas de cactus por aves y roedores parece ser insignificante en comparación con la remoción que producen hormigas mirmicinas de los géneros *Pheidole* y *Solenopsis*, las cuales tienden a consumir rápidamente las semillas de *S. griseus* (Ibáñez & Soriano 2005). Esto sugiere que los patrones espaciales de disposición de las semillas producidos por aves y murciélagos podrían ser afectados por los altos niveles de remoción causados por estas hormigas. Por otra parte, especies de hormigas de hábito terrestre son afectadas por las condiciones de sombra que producen las densas copas de arbustos perennes, originando una relación inversamente proporcional entre la temperatura del ambiente y su actividad de búsqueda de alimento (Bestelmeyer 2000). Entre las hormigas, especies con amplias dietas omnívoras, tales como las denominadas “mirmicinas generalizadas” (*sensu* Andersen 1995), tienden a ser afectadas por las altas temperaturas que caracterizan estos hábitats, disminuyendo su actividad en el periodo comprendido entre las 10:00 y 14:00 horas, cuando el suelo en estos ecosistemas alcanza sus máximas temperaturas, con marcadas diferencias entre los valores registrados bajo arbustos con densas copas y en sitios abiertos (Franco & Nobel 1989; Bestelmeyer & Wiens 1996; Davidson 1998; Bestelmeyer & Schooley 1999; Bestelmeyer 2000). Por tanto, si las especies de hormigas que consumen las semillas de cactus columnares reaccionan a la sombra producida por los arbustos perennes como *P. juliflora*, podríamos esperar tasas comparativamente más altas de remoción de semillas bajo la copa de estos arbustos que en sitios abiertos sin sombra. No obstante, los beneficios de la sombra podrían desaparecer

durante la noche, cuando las diferencias térmicas entre ambos mesohábitats ya no existen y, así, en la noche las tasas de remoción de semillas podrían ser similares bajo la copa de *P. juliflora* y en sitios abiertos sin vegetación.

La germinación de semillas y la supervivencia temprana de plántulas son procesos críticos para el establecimiento de muchas plantas suculentas, entre ellas especies de cactus columnares (Mandujano *et al.* 1996; Godínez-Álvarez *et al.* 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Godínez-Álvarez *et al.* 2005; Suzán-Azpíri & Sosa 2006). Estas fases críticas ocurren principalmente bajo la copa de plantas nodriza, las cuales pueden amortiguar las condiciones ambientales bajo su copa (protección contra la radiación solar directa, disminución de las altas temperaturas y la evapotranspiración del suelo) e incrementar la disponibilidad de nutrientes y nitrógeno del suelo (Reyes-Olivas *et al.* 2002; Flores & Jurado 2003; Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Rossi & Villagra 2003; Suzán-Azpíri & Sosa 2006). Aunque los efectos de la sombra producida por el follaje de una planta nodriza sobre la germinación y las tasas de supervivencia de varias especies de cactus columnares ha sido bien documentada (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Nolasco *et al.* 1997; Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 1998; Suzán-Azpíri & Sosa 2006), nuestro conocimiento sobre estos procesos en especies de cactus columnares que crecen en los ecosistemas semiáridos andinos es aún limitado. No obstante, bajo condiciones de laboratorio, altas tasas de germinación de semillas han sido encontradas para *S. griseus* y *C. repandus* cuando sus semillas pasan por el tracto digestivo de las principales especies de aves y murciélagos que consumen sus frutos (Naranjo *et al.* 2003); sin embargo, el efecto de las condiciones de sombra producidas por la copa las leguminosas arbustivas con las cuales coexisten y de

diferentes tipos de suelo donde las semillas pueden germinar y permitir el establecimiento de las plántulas es aún desconocido.

En este trabajo, examinamos los procesos post-dispersivos de *S. griseus* y *C. repandus* en un sitio mésico y un sitio xérico del enclave semiárido de Lagunillas para determinar la importancia de los arbustos de *P. juliflora* como sitios favorables para el establecimiento de sus plántulas. Específicamente, intentamos responder las siguientes preguntas: 1) ¿Pueden las aves y los murciélagos depositar diferencialmente las semillas de ambos cactus bajo la copa de arbustos de *P. juliflora*?, 2) ¿Cuál es la tasa de remoción de semillas bajo la copa de estos arbustos? y ¿Cuál es el efecto de la sombra sobre los consumidores de las semillas?, 3) ¿Cuál es el efecto de la sombra y el tipo de suelo producido por la copa de estos arbustos sobre la tasas de germinación de las semillas de ambos cactus?, 4) ¿Cuál es la importancia de los arbustos de *P. juliflora* para la supervivencia de las plántulas?. De acuerdo con la hipótesis del síndrome nodriza, esperábamos que el efecto nodriza de *P. juliflora* pueda ser más importante para el establecimiento de los cactus en un hábitat altamente estresante (sitio xérico) que bajo condiciones ambientales más benignas (sitio mésico).

Métodos

Sitio de estudio

Realizamos el estudio en el enclave semiárido de Lagunillas en Los Andes de Venezuela (262 Km²; Soriano & Ruíz 2002). El régimen de temperaturas es isotérmico con una temperatura media anual de 22°C. La precipitación media anual oscila entre 450 y 550 mm por año, con dos periodos de lluvia entre los meses de abril-mayo y septiembre-octubre.

Los elementos dominantes del arbustal espinoso que caracteriza al enclave son leguminosas arbustivas, entre ellas *P. juliflora* y *Acacia farnesiana* (Willd.), y cactus columnares, tales como *S. griseus*, *C. repandus* y *Pilosocereus tillianus* Gruber & Schaftzl (Soriano & Ruíz 2002). Ambas formas de vida forman un mosaico de sitios xéricos (“cardonales”) y sitios méxicos (“espinares”), los cuales pueden ser colindantes entre sí. Los sitios xéricos están distribuidos principalmente sobre laderas o terrazas secas y albergan alta abundancia de cactus columnares (~1934 ind/ha) y grandes porciones de suelo desnudo o con escasa vegetación (~30-35%), mientras los sitios méxicos se encuentran estrictamente asociados a las pequeños lagunas que existen en el enclave y contienen altas abundancias de leguminosas arbustivas (~ 378 ind/ha), las cuales pueden formar densos arbustales espinosos con escasas porciones de suelo desnudo (<20%). En algunas partes del enclave, ambos hábitats contrastantes pueden representar el 62% (“cardonal”) y el 28% (“espinar”) de la cobertura total (Rico *et al.* 1996). No existen registros que indiquen diferencias en el régimen de precipitación entre ambos hábitats.

Escogimos como sitio xérico un cardonal ubicado cerca de la hacienda Los Corrales (8°28'21" N y 71°28'18" W), a 2,5 Km al noroeste de la localidad de Los Araques y una altitud aproximada de 690 m. En este sitio, el suelo es franco-arenoso y contiene ~5% de agua disponible, sugiriendo alto estrés hídrico para el establecimiento y crecimiento de las plantas. Elegimos como sitio méxico un espinar bajo ubicado cerca de la laguna de Caparú (8°29'17" N, 71°20'16" W), a 3 Km al sudeste de la localidad de San Juan de Lagunillas y una altitud aproximada de 780 m. En este sitio, el suelo es franco-arcilloso y contiene ~8% de agua disponible, lo que sugiere mejores condiciones hídricas que el sitio xérico. En ambos sitios, la vegetación natural es lentamente reemplazada por cultivos y tierras de

pastoreo, junto con la extracción de grandes arbustos perennes, actividades que incrementan los procesos de erosión y desertización de ambas zonas.

Lluvia de semillas

Mediante el uso de trampas de semillas evaluamos la llegada de las semillas bajo arbustos aislados de *P. juliflora*, cactus adultos y sitios abiertos con poca vegetación. En ambos sitios, instalamos 60 trampas a lo largo de seis transectos lineales de 100 m de longitud cada uno, ubicando las trampas cada 10 m de distancia entre ellas. Las trampas consistieron de armazones metálicos de 0,64 m² y 0,80-1,00 m de altura cubiertos con tela de mosquitero o tul. Aplicamos repelente para hormigas (Lebaycid de Bayer, 3% fenthion) a los bordes y a la base de cada trampa para evitar que las hormigas puedan remover las semillas (Fig. 1). Registramos la ubicación que cada trampa a lo largo de cada transecto bajo los siguientes criterios: a) bajo arbustos de *P. juliflora* (3-4 m de altura), b) bajo cactus columnares (3-5 m de altura), c) sitios abiertos sin vegetación y d) alguna combinaciones entre las anteriores. Cada trampa abarcó aproximadamente el 10-12% del área bajo los arbustos de *P. juliflora* y fueron capaces de capturar semillas de cactus embebidas en las heces de aves y murciélagos. Removimos las semillas de las trampas cada mañana (6:00-6:30 horas) y al atardecer (18:00-18:30 horas) durante cinco días consecutivos a lo largo de los cinco meses en los cuales se ha reportado la fructificación conjunta de *S. griseus* y *C. repandus* (marzo-julio, 2005; Sosa & Soriano 1996). Consideramos que todas las semillas recolectadas al amanecer como dispersadas por murciélagos y todas aquellas recolectadas al atardecer como dispersadas por aves. Almacenamos las semillas en pequeñas bolsas

plásticas y las identificamos hasta el nivel de especie con la ayuda de un estereomicroscopio (60X).

Analizamos los datos usando un ANOVA de 3 vías para cada mes utilizando Modelos Lineales Generalizados (GLM). Consideramos como variable dependiente la proporción de trampas que capturaron semillas y como variables independientes el sitio (mésico/xérico), la actividad del dispersor (diurno/nocturno) y el mesohabitat (bajo arbustos de *P. juliflora*/cactus columnares/sitios abiertos o combinaciones entre ellas). Obtuvimos la normalidad de los datos usando transformaciones de arcoseno, con las cuales estabilizamos la varianza de nuestros datos para el análisis estadístico. Para todos los cálculos utilizamos la suma de cuadrados Tipo V, debido a que este modelo de suma de cuadrados es apropiado para diseños con altas cantidades de celdas vacías en las cuales las interacciones de orden mayor son consideradas como cero (Zar 1996). En todos los análisis utilizamos el programa Statistica 6.0 (StatSoft 2001) con un nivel de rechazo de 0,05 y pruebas de Tukey para las comparaciones *a posteriori*.

Adicionalmente, examinamos la relación entre las trampas que capturaron semillas y la disponibilidad de frutos, para lo cual mediante transectos de 25 m de longitud (mínimo, 14-18 transectos/mes), registramos todos los cactus mayores a 0,50 cm de altura, incluyendo la presencia de flores y/o frutos en cada cactus. Estos datos nos permitieron construir una matriz de presencia y ausencia para cada especie en cada sitio. Utilizamos correlaciones no paramétricas (coeficiente de correlación por rangos de Spearman, r_s) para examinar la relación entre la proporción de trampas con semillas y la proporción de cactus con frutos (Siegel & Castellan 1995).

Remoción de semillas por hormigas vs. vertebrados

Evaluamos la remoción de semillas por hormigas y pequeños vertebrados utilizando experimentos de exclusión en ambos sitios (marzo-julio, 2005). Usamos únicamente semillas de *C. repandus* debido a que no encontramos diferencias en la proporción de semillas removidas de grupos de 12 semillas de ambas especies (*S. griseus*: 0,75%; *C. repandus*: 0,54%; prueba de Proporciones, $p = 0,29$). Sin embargo, pruebas complementarias demostraron que las semillas de *S. griseus* son removidas en mayor proporción que las semillas de *C. repandus* (Anexo II). No usamos semillas de *P. tillianus* en ninguno de los experimentos debido a su baja frecuencia de captura en las trampas de semillas (ver Resultados). Registramos la remoción de semillas en grupos de 12 semillas durante las 10:00-14:00 horas (periodo del día con altas temperaturas) y 19:00-21:00 horas (periodo del día con bajas temperaturas). Colocamos las semillas incluidas en cuatro tratamientos experimentales, bajo arbustos aislados de *P. juliflora* iguales o menores a 3,5 m de radio de la copa ($n = 40$) y en sitios abiertos con escasa vegetación. Tres tratamientos restringieron la remoción de semillas por hormigas y/o pequeños vertebrados, mientras que el cuarto tratamiento fue un sitio control, el cual permitió el acceso a las semillas por parte de todos sus potenciales consumidores (Fig. 2). Utilizamos grupos de 12 semillas debido a que este fue el número máximo de semillas capturadas por las trampas de semillas durante el primer mes del experimento. En todos los experimentos utilizamos semillas “tratadas por dispersores”. Para obtener un conjunto de semillas pasadas por su principal dispersor, en condiciones de laboratorio, ofrecimos pulpa de 20-25 frutos maduros de *C. repandus* a 15 individuos de *Glossophaga longirostris* Miller (Phyllostomidae: Glossophaginae). Colectamos las semillas de las heces de los murciélagos, las cuales secamos en papel filtro

y almacenamos en pequeñas bolsas hasta que llevamos a cabo los experimentos. Utilizamos como excluidores para vertebrados pequeños envases plásticos de 2,5 cm de diámetro y 1,0-1,5 cm de altura cubiertos con una malla metálica de 0,4 cm de apertura. Construimos los excluidores para hormigas con los mismos envases plásticos, restringiendo el acceso de las hormigas con repelente Lebaycid de Bayer (3% de fenthion). Como excluidores para hormigas y vertebrados usamos una combinación de los anteriores excluidores, utilizando los envases plásticos cubiertos con malla plástica de 0,1 cm de apertura y protegidos con repelente para hormigas. La distancia entre los tratamientos experimentales fue de ~ 0,50 m. Colocamos 12 semillas en cada tratamiento, las cuales revisamos en intervalos de 15 min. durante 2-3 horas, incluyendo un control a las 8-9 horas de iniciado el experimento. Consideramos como una semilla como removida si no la encontramos dentro de un radio de 20-30 cm de los excluidores. Capturamos las hormigas que observamos transportando las semillas, las cuales fueron identificadas hasta especie o morfoespecie. Las identificaciones fueron realizadas por Antonio J. Pérez, Departamento de Biología, Universidad de Los Andes (ULA) y fueron validadas por John E. Lattke, Museo del Instituto Zoología Agrícola, Universidad Central de Venezuela (UCV), Maracay, Venezuela.

En cada sitio, analizamos los datos sobre remoción de semillas usando un ANOVA de medidas repetidas para cada sitio (GLM). Consideramos como variable dependiente el número de semillas removidas y como variables independientes la actividad del consumidor (diurno/nocturno), el mesohabitat (bajo *P. juliflora*/sitios abiertos) y el tipo de exclusión (hormigas y/o vertebrados/control). Debido a que nuestros datos no cumplieron el supuesto de esfericidad (prueba de Mauchly), utilizamos pruebas multivariadas para evaluar la significancia de las interacciones (pruebas de Wilks' Lambda, Pillai-Bartlett,

Hotelling-Lawley) y pruebas de Tukey para las comparaciones *a posteriori* (Zar 1996). En todos los casos utilizamos un nivel de rechazo de 0,05 y corrimos los análisis en el programa Statistica versión 6.0 (StatSoft 2001).

Germinación de semillas

Bajo condiciones de laboratorio, obtuvimos semillas de *C. repandus* y *S. griseus* de las heces de *G. longirostris*, las cuales secamos sobre papel absorbente y almacenamos las semillas en pequeñas bolsas plásticas hasta que llevamos a cabo los experimentos. Evaluamos la tasa de germinación de las semillas en cuatro tipos de suelo y dos condiciones de sombra a través de un experimento de campo. En cada sitio, obtuvimos muestras de suelo de áreas bajo la copa arbustos de *P. juliflora* y en sitios abierto sin vegetación. Definimos la variable sombra bajo dos condiciones: i) sombra producida por un arbusto aislado de *P. juliflora* y ii) sitios abiertos sin sombra. Consideramos como unidad experimental para todos los tratamientos un envase plástico conteniendo 30 semillas que replicamos 12 veces por tratamiento (Fig. 3). Regamos diariamente las semillas y registramos cada dos días el número de semillas geminadas por cada envase plástico durante 30 días. Utilizamos la emergencia de la radícula de cada embrión como criterio de semilla germinada. Todos los experimentos fueron llevados a cabo en las instalaciones del Jardín Botánico Carlos Lizcano de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Los Andes (ULA), San Juan de Lagunillas, Mérida, Venezuela (8°30'37'' N, 71°21'10'' W). Analizamos la proporción final de semillas germinadas con modelos log-lineal. Evaluamos las diferencias entre el modelo sin interacciones y el modelo con todas las interacciones incluidas, usando pruebas de asociación marginal. En todos los casos

manejamos un nivel de rechazo de 0,05 y corrimos los análisis en el programa Statistica versión 6.0 (StatSoft 2001).

Analizamos la germinación de las semillas con tres criterios adicionales para comparar nuestros resultados con aquellos referidos por Naranjo *et al.* (2003): 1) Capacidad de Germinación (CG), el cual se refiere a la proporción total de semillas capaces de germinar bajo una determinada condición experimental, 2) Tiempo de Imbibición Mínimo (T_{mi}), el cual es el tiempo mínimo requerido por las semillas para iniciar la germinación una vez que ellas han absorbido la cantidad suficiente de agua, y 3) Tiempo necesario para alcanzar el 50% de la capacidad de germinación (T_{50}), el cual indica el tiempo necesario para la germinación de al menos la mitad de las semillas que germinan al final del experimento bajo una condición experimental.

Supervivencia de plántulas

En cada sitio, examinamos la supervivencia de plántulas mediante un experimento de exclusión. Para obtener las plántulas, sembramos semillas de *S. griseus* y *C. repandus* en una muestra de suelo homogeneizado que colectamos en cada sitio desde áreas bajo la copa de arbustos aislados de *P. juliflora* y en sitios abiertos. Llevamos a cabo la germinación de las semillas y el crecimiento inicial de las plántulas en las instalaciones del Jardín Botánico Carlos Lizcano bajo condiciones ambientales de temperatura (media: 24,3°C; min: 17,9°C; max: 37,9°C) y humedad relativa (media: 76,9%; min: 29,2%; max: 98,9%). Regamos las semillas cada dos días durante un periodo de tres semanas y, al llegar la cuarta semana, aclimatamos las plántulas disminuyendo completamente el riego antes de transportarlas al campo. En cada sitio, instalamos dos grupos de 20 plántulas de aproximadamente un mes

edad en dos mesohabitats: i) bajo la copa de arbustos aislados de *P. juliflora* y ii) sitios abiertos sin vegetación. En cada mesohabitat, expusimos un grupo de plántulas a todos los potenciales depredadores, mientras que protegimos el segundo grupo para restringir el acceso a las plántulas de pequeños vertebrados. Los excluidores consistieron de una jaula cúbica de 20 cm de lado, los cuales construimos con malla metálica de 0,4 cm de apertura, con la parte superior cerrada. En cada caso, protegimos ambos tratamientos (excluidor para pequeños vertebrados y situación control) del daño físico producido por caprinos y ovinos (pisoteo) con una jaula de 40 cm de altura, la cual construimos con malla metálica galvanizada de 2,5 cm de apertura hexagonal y sujetamos al suelo colocando cabillas de 1/8 de pulgada en los vértices de cada jaula. Para evitar que esta jaula restrinja el acceso de pequeños vertebrados a las plántulas, levantamos la malla metálica ~5 cm sobre el nivel del suelo (Fig. 4). Instalamos las plántulas incluidas en los contenedores plásticos en los cuales germinamos las semillas. Este armazón plástico nos permitió enumerar todas las plántulas para facilitar el control de supervivencia y mantener un registro individual de cada plántula. En el sitio xérico, ubicamos las plántulas de *S. griseus* y *C. repandus* bajo la copa de ocho y seis arbustos aislados de *P. juliflora* y sus correspondientes sitios abiertos, respectivamente. Mientras que en el sitio méxico, colocamos las plántulas de *S. griseus* y *C. repandus* bajo la copa de ocho y tres arbustos aislados de *P. juliflora* y sus correspondientes sitios abiertos, respectivamente. Las diferencias en el número de réplicas para cada especie fueron consecuencia de la baja cantidad de plántulas de *C. repandus* que obtuvimos bajo condiciones de invernadero. Aunque la germinación de ambas especies de cactus columnares tiende a ser similar (Naranjo *et al.* 2003), la proporción de plántulas de *C. repandus* que fue capaz de llegar al mes de edad, fue bajo, con relación a las plántulas que

crecieron en el suelo homogeneizado del sitio méxico. En cada sitio, registramos el número de plántulas sobrevivientes cada 15 días durante seis meses (junio-noviembre, 2006). Para determinar si los excluidores para vertebrados modificaron las condiciones ambientales y, así, favorecieron la supervivencia de las plántulas, al cabo de tres meses registramos durante seis días consecutivos datos sobre temperatura ($^{\circ}\text{C}$), intensidad de luz ($\text{lumens}/\text{ft}^2$) y humedad relativa (%) utilizando sensores HOBO (Modelo H08-004-02) en cada sitio y tratamiento. Para analizar nuestros datos, utilizamos modelos log-lineales y construimos curvas de supervivencia de Kaplan & Meier. En todos los casos manejamos un nivel de rechazo de 0,05 y corrimos los análisis en el programa Statistica versión 6.0 (StatSoft 2001).

Resultados

Lluvia de semillas

Encontramos un efecto significativo del sitio en la proporción de trampas con semillas capturadas. La lluvia de semillas fue consistentemente mayor en el sitio xérico comparado con el méxico (Tabla 1). Registramos las mayores diferencias entre ambos sitios en los meses de marzo (prueba de Tukey = 12,2; $p = 0,03$) y junio (prueba de Tukey = 13,2; $p = 0,006$). La actividad de los dispersores (diurna/nocturna) fue significativamente diferente en los meses de marzo y junio (Tabla 1), cuando registramos una alta proporción de trampas con semillas en el periodo nocturno (prueba de Tukey_{marzo} = 13,4; $p = 0,0009$; prueba de Tukey_{junio} = 7,8; $p = 0,006$). Encontramos un efecto significativo del mesohabitat en los meses de marzo, mayo y un efecto marginalmente significativo en el mes de junio (Tabla 1). Entre ellos, solamente en el mes de marzo registramos significativamente mayor

cantidad de trampas con semillas bajo los arbustos de *P. juliflora* que en los otros tipos de mesohábitat (prueba de Tukey = 16,6; $p < 0,02$ en todos los casos), mientras que en los meses de mayo y junio no encontramos diferencias significativas entre los mesohábitats (prueba de Tukey, $p > 0,05$).

En total, registramos 174 trampas con semillas de cactus columnares, lo cual representa el 30% de las 580 trampas de semillas que funcionaron durante los cinco meses de fructificación conjunta de *S. griseus* y *C. repandus*. Entre ellas, la proporción de trampas que capturaron semillas en el sitio xérico (122 trampas; 70,1%) fue significativamente mayor a la proporción de trampas que capturaron semillas en el sitio méxico (52 trampas; 29,9%) (prueba de proporciones, $p < 0,0001$). Por otra parte, en conjunto, la proporción de trampas con semillas durante la noche (126 trampas; 72,4%) fue significativamente mayor a la proporción de trampas con semillas durante el día (48 trampas; 27,6%) (prueba de Proporciones, $p < 0,0001$). Finalmente, de las 174 trampas que capturaron semillas, en 95 de ellas registramos semillas de *C. repandus* (54,6%), en 76 semillas de *S. griseus* (43,7%) y solamente en 3 trampas registramos semillas de *P. tillianus* (1,7%).

En el sitio xérico, registramos 122 trampas entre 1 y 188 semillas (*C. repandus*: 1-188, *S. griseus*: 1-36). La proporción de trampas con semillas depositadas durante la noche (85 trampas; 70,8%) fue significativamente mayor a la proporción de trampas que capturaron semillas depositadas durante el día (35 trampas; 29,2%) (prueba de Proporciones, $p < 0,0001$; Fig. 5). Entre ellas, 59 trampas tenían semillas depositadas bajo la copa de *P. juliflora* (49,2%), 28 en sitios abiertos (23,3%), 24 sitios abiertos con cactus adultos (20%), 6 en sitios compartidos entre arbustos de *P. juliflora* y cactus adultos (5%) y 3 bajo cactus adultos aislados (2,5%; Fig. 1). En el sitio méxico, registramos 54 trampas

entre 1 y 95 semillas (*C. repandus*: 1-95, *S. griseus*: 1-10, *P. tillianus*: 1-9). La proporción de trampas con semillas depositadas durante la noche (41 trampas; 75,9%) fue significativamente mayor a la proporción de trampas con semillas depositadas durante el día (13 trampas; 24,1%) (prueba de Proporciones, $p < 0,0001$; Fig. 5). Entre ellas, 25 trampas con semillas depositadas bajo cactus columnares aislados (46,3%), 15 bajo arbustos de *P. juliflora* (27,8%), 7 en sitios compartidos entre arbustos de *P. juliflora* y cactus adultos (5%), 5 en sitios abiertos (9,3%) y 2 en sitios abiertos con cactus adultos (3,7%) (Fig. 5). Finalmente, para ninguna de las especies de cactus columnares y en ninguno de los meses encontramos correlaciones significativas entre la proporción de trampas con semillas y la proporción de cactus con frutos (correlación de Spearman (r_s), $p > 0,05$ en todos los casos).

Remoción de semillas por hormigas vs. vertebrados

Únicamente en el sitio méxico encontramos un efecto significativo del tipo de excluidor sobre la intensidad de remoción de las semillas (Tabla 2). Aunque al final del experimento la remoción de las semillas durante la noche ($4,47$ semillas $\pm 0,29$; media \pm EE) fue relativamente mayor a la que ocurrió durante el día ($3,54 \pm 0,28$), no encontramos diferencias significativas entre ambos periodos (prueba de Tukey = 1,78; $p = 0,13$). Sin embargo, encontramos un efecto significativo de la interacción entre la actividad del consumidor, el tipo de excluidor y el tiempo (Tabla 2), que puede ser explicado por las diferencias que encontramos durante el día entre la remoción de semillas al inicio del experimento y los registros a los 45 y 60 min. (prueba de Tukey = 1,00; $p = 0,04$ y $0,03$, respectivamente). Del mismo modo, la remoción de semillas bajo los arbustos de *P.*

juliflora ($3,95 \pm 0,28$) no fue estadísticamente diferente de la que registramos en los sitios abiertos ($4,07 \pm 0,29$) (prueba de Tukey = 1,64; $p = 0,91$). Por otra parte, el número de semillas que fueron removidas en el tratamiento control ($7,27 \pm 0,40$) y los excluidores para vertebrados ($4,50 \pm 0,36$) fueron significativamente mayores al de los excluidores para hormigas ($4,02 \pm 0,43$) y al de los excluidores totales ($0,24 \pm 0,10$) (prueba de Tukey = 3,10 y 2,49, respectivamente con $p < 0,0001$ para ambos casos; Fig. 6). Bajo la copa de *P. juliflora*, las semillas fueron completamente removidas en los tratamientos control y en los excluidores para vertebrados (Control: 36 casos, ~ 45%; Excluidores para vertebrados: 17 casos, ~ 21,3%, $n = 80$ en ambos tratamientos). De manera similar, las semillas fueron completamente removidas en ambos tratamientos en los sitios abiertos (Control: 36 casos, ~ 45%; Excluidores para vertebrados: 14 casos, ~ 17,5%, $n = 80$ en ambos tratamientos). Durante el día, registramos individuos de *Pheidole fallax* Mayr (Myrmicinae) transportando las semillas desde el tratamiento control y/o los excluidores para vertebrados hasta sus nidos, los cuales localizamos bajo arbustos de *P. juliflora* (<3,5 m de diámetro de la copa) y cactus de *S. griseus* (>2,0 m de altura), ubicados entre 0,40 y 7,50 m de distancia desde los excluidores. Ocasionalmente observamos individuos de *Camponotus* sp. 2 removiendo las semillas; sin embargo, no pudimos constatar si estas hormigas transportaron las semillas hasta sus nidos, los cuales ubicamos en suelos abiertos con poca vegetación. Observamos individuos de dos especies de lagartos que existen en el enclave, *Cnemidophorus lemniscatus* L. y *Ameiva provitaae* García-Pérez, consumiendo esporádicamente las semillas del tratamiento control que ubicamos bajo arbustos de *P. juliflora*. Durante la noche, registramos principalmente a individuos *P. fallax* y, ocasionalmente, a individuos de *Pheidole* sp. 1.

En el sitio xérico, encontramos un efecto significativo de la actividad de los consumidores, del mesohabitat y del tipo de excluidor en la remoción de las semillas (Tabla 2). Al final del experimento la remoción de semillas durante la noche ($3,92 \text{ semillas} \pm 0,28$; media \pm EE) fue ligeramente superior a la que registramos durante el día ($3,53 \pm 0,28$) (prueba de Tukey = 2,54; $p = 0,005$). En conjunto, la remoción de semillas bajo la copa de *P. juliflora* ($4,07 \pm 0,28$) fue significativamente mayor a la que registramos en sitios abiertos ($3,39 \pm 0,27$) (prueba de Tukey = 1,94; $p = 0,007$). Por otra parte, el número de semillas que fueron removidas en el tratamiento control ($7,6 \pm 0,39$) y los excluidores para vertebrados ($5,9 \pm 0,38$) fue significativamente mayor al de los excluidores para hormigas ($1,13 \pm 0,25$) y al de los excluidores totales ($0,22 \pm 0,08$) (prueba de Tukey = 4,84 y 3,59, respectivamente con $p < 0,0001$ para ambos casos; Fig. 6). Esto sugiere que las hormigas fueron las principales responsables de la remoción de las semillas. Bajo la copa de *P. juliflora*, las semillas fueron completamente removidas en los tratamientos control y en los excluidores para vertebrados (Control: 41 casos, $\sim 53,9\%$; Excluidores para vertebrados: 25 casos, $\sim 32,9\%$, $n = 76$ en ambos casos), aspecto que también registramos en ambos tratamientos en los sitios abiertos (Control: 33 casos, $\sim 43,4\%$; Excluidores para vertebrados: 19 casos, $\sim 25\%$, $n = 76$ en ambos casos). Durante el día, las semillas fueron removidas principalmente por obreras de *P. fallax*, las cuales transportaron las semillas desde el tratamiento control y los excluidores para vertebrados hasta sus nidos, los cuales localizamos bajo arbustos perennes, *P. juliflora* ($<3,0$ m de diámetro de la copa) y *Croton rhamnifolius* H.B.K. (Euphorbiaceae) ($<1,2$ m de diámetro de la copa) y cactus columnares, *S. griseus* ($>1,8$ m de altura) y *C. repandus* ($>3,0$ m de altura), ubicados entre 0,35 y 6,50 m de distancia desde los excluidores. También registramos individuos de *Camponotus* sp. 2,

Camponotus abdominalis (Fabricius), *Ectatomma ruidum* Roger y *Acromyrmex rugosus* (F. Smith), quienes transportaron ocasionalmente las semillas de ambos tratamientos.

Observamos individuos de *A. provitae* consumiendo parcialmente las semillas del tratamiento control. Durante la noche, observamos principalmente obreras de *P. fallax* transportando las semillas y, en ocasiones, registramos obreras de *Pheidole* sp. 1 removiendo las semillas del tratamiento control.

Germinación de semillas

Al final del experimento, encontramos un efecto significativo de la sombra sobre la tasa de germinación de las semillas de ambas especies de cactus columnares ($\chi^2 = 333,24$; g.l. = 2; $p < 0,0001$). La proporción de semillas germinadas (CG) bajo la copa de *P. juliflora* fue significativamente mayor a la que registramos en el sitio abierto (Fig. 7, Tabla 3). A pesar de que encontramos altas tasas de germinación en los tratamientos con el suelo extraído del sitio xérico (*S. griseus*: $0,83\% \pm 0,04$; *C. repandus*: $0,67\% \pm 0,07$; media \pm EE), el efecto del suelo fue sólo marginalmente significativo ($\chi^2 = 6,45$; g.l. = 3; $p = 0,09$; Fig. 7). De hecho, la interacción entre el efecto de la sombra y el tipo de suelo tampoco fue significativo ($\chi^2 = 1,26$; g.l. = 3; $p = 0,78$). Las semillas de ambas especies de cactus en todos los tratamientos germinaron entre el sexto y décimo día, mostrando que el T_{mi} fue similar bajo todas las condiciones. De manera similar, para ambas especies los valores de T_{50} , es decir, el tiempo en el cual el 50% de las semillas que componen la CG germinan, fluctuaron entre el sexto y el décimo día del experimento (Tabla 3).

Supervivencia de plántulas

Nuestro análisis sobre la supervivencia de las plántulas mostró el efecto significativo del sitio (mésico/xérico)[1], el tipo de excluidor (control/excluidor para pequeños vertebrados)[2], el mesohabitat (bajo *P. juliflora*/sitio abierto)[3] y la especie de cactus (*S. griseus*/*C. repandus*)[4] (pruebas de χ^2 , $p < 0,0001$ en todos los casos). Las diferencias en las frecuencias observadas fueron explicadas por un modelo log-lineal con tres interacciones de 3-vías (modelo: 321, 432, 431; prueba χ^2 de máxima probabilidad = 3,9; g.l. = 2; $p = 0,14$; prueba χ^2 de Pearson = 5,66; g.l. = 2; $p = 0,06$). A continuación detallamos los resultados de los pruebas de asociación marginal y parcial del modelo:

- *Interacción 321 (mesohabitat/exclusión/sitio)*: La supervivencia de las plántulas bajo *P. juliflora* fue relativamente similar entre ambos sitios, mientras que la proporción de plántulas sobrevivientes en los sitios abiertos fue tres veces superior en el sitio mésico que en el sitio xérico. En ambos mesohábitats, la supervivencia de las plántulas en los excluidores para pequeños vertebrados fue significativamente mayor al de los tratamientos control (Bajo *P. juliflora*: ~ 2 a 1 veces superior; sitios abiertos: ~ 7 a 1 veces superior) ($\chi^2 = 12,86$; g.l. = 1; $p = 0,0002$).

- *Interacción 432 (especie/mesohabitat/exclusión)*: La supervivencia de las plántulas de *S. griseus* y *C. repandus* fue significativamente mayor bajo *P. juliflora* que en los sitios abiertos (*S. griseus*: ~ 2 a 1 veces superior; *C. repandus*: ~ 3 a 1 veces superior) y fue significativamente mayor en los excluidores para pequeños vertebrados que en el tratamiento control (~ 2 a 1 veces superior en ambos casos) ($\chi^2 = 3,43$; g.l. = 1; $p = 0,07$).

- *Interacción 431 (especie/mesohábitat/sitio)*: La supervivencia de las plántulas de ambas especies de cactus fue significativamente mayor bajo *P. juliflora* que en los sitios abiertos

sin sombra y fue significativamente mayor en el sitio méxico que el sitio xérico ($\chi^2 = 6,72$; g.l. = 1; $p = 0,002$).

En el sitio méxico, el análisis de las curvas de supervivencia para ambas especies de cactus (método de Kaplan & Meier), mostró diferencias en la supervivencia de plántulas entre todos los tratamientos (*S. griseus*: $\chi^2 = 303,9$; g.l. = 3; $p < 0,0001$; *C. repandus*: $\chi^2 = 59,2$; g.l. = 3; $p < 0,0001$). En conjunto, 25% de las plántulas de *S. griseus* murió dentro de los primeros 15 días del experimento (160 plántulas) y 50% de las plántulas supervivientes superó los 96 días (320 plántulas). Por el contrario, 25% de las plántulas de *C. repandus* murió dentro de los primeros 13 días (60 plántulas) y 50% de las plántulas que sobrevivieron superó los 13 días (120 plántulas). Para ambas especies de cactus, registramos la mayor mortalidad de plántulas en el tratamiento control de los sitios abiertos (*S. griseus*: 98,7%; *C. repandus*: 100%; Fig. 8) y registramos la menor mortalidad de plántulas en los excludores para pequeños vertebrados que instalamos bajo los arbustos de *P. juliflora* (*S. griseus*: 20,6%; *C. repandus*: 56,7%). En ambos mesohábitats, los valores de temperatura y humedad relativa fueron similares entre ambos tratamientos (Tabla 4). Sin embargo, obtuvimos menores valores de temperatura bajo los arbustos de *P. juliflora* que en los sitios abiertos y, en ambos casos, la temperatura de los tratamientos control fue mayor a la de los excludores para pequeños vertebrados (+2,9°C y +7,5°C, respectivamente). Por otra parte, en ambos mesohábitats los valores de intensidad de luz fueron menores en los excludores para vertebrados, sugiriendo la existencia de condiciones semi-sombreadas para la supervivencia y crecimiento de las plántulas (Tabla 4). No registramos valores de saturación de los sensores HOBO en estos tratamientos (valores > 900 lumens/ft²; Tabla 4).

En el sitio xérico, el análisis de las curvas de supervivencia (método de Kaplan & Meier), mostró diferencias en la supervivencia de plántulas de ambas especies entre todos los tratamientos (*S. griseus*: $\chi^2 = 220,1$; g.l. = 3; $p < 0,0001$; *C. repandus*: $\chi^2 = 216,8$; g.l. = 3; $p < 0,0001$). En este sitio, 25% de las plántulas de *S. griseus* murió dentro de los primeros 54 días del experimento (160 plántulas), mientras 25% de plántulas de *C. repandus* murió dentro de los primeros 13 días del experimento (120 plántulas) y 50% de las plántulas supervivientes alcanzó los 84 días (240 plántulas). Para ambas especies de cactus, registramos la mayor mortalidad de plántulas en el tratamiento control de los sitios abiertos (*S. griseus*: 80,6%; *C. repandus*: 96,7%; Fig. 8) y registramos la menor mortalidad de las plántulas en los excluidores para pequeños vertebrados bajo los arbustos de *P. juliflora* (*S. griseus*: 7,5%; *C. repandus*: 15,8%). En ambos mesohábitats, los valores de temperatura y humedad relativa fueron relativamente similares entre ambos tratamientos (Tabla 4). No obstante, registramos altos valores de temperatura en los sitios abiertos, donde la temperatura del tratamiento control fue relativamente mayor a la que registramos en los excluidores para pequeños vertebrados (+3,6°C). No encontramos esta tendencia en los tratamientos que ubicamos bajo los arbustos de *P. juliflora*. Por otra parte, registramos altos valores de intensidad de luz en los tratamientos control de los sitios abiertos, los cuales superaron los valores de saturación de los sensores HOBO (valores > 900 lumens/ft²; Tabla 4), mientras que los valores de intensidad de luz en los excluidores para vertebrados no superaron los valores de saturación de los sensores sugiriendo la existencia de condiciones semi-sombreadas en estos tratamientos (Tabla 4).

Discusión

Nuestros resultados muestran que el establecimiento de ambas especies de cactus columnares involucra complejas interacciones entre el cactus, sus dispersores y consumidores de semillas, pero sobre todo, con las condiciones ambientales de los parches de vegetación donde llegan las semillas y pueden emerger las plántulas.

En cada sitio, la lluvia de semillas producida durante el periodo de fructificación simultáneo de ambas especies fue espacialmente homogénea y temporalmente dinámica. Aún cuando, registramos una relativamente alta proporción de trampas con semillas capturadas bajo arbustos de *P. juliflora*, el efecto significativo del mesohábitat no fue consistente a lo largo de los cinco meses, sugiriendo que dependiendo del mes las semillas de ambas especies de cactus podrían ser depositadas en el suelo independientemente del mesohábitat (bajo arbustos de *P. juliflora*, sitios abiertos, bajo cactus aislados o alguna combinación entre ellos). No obstante, el periodo de cinco meses en los cuales evaluamos la intensidad de la lluvia de semillas fue relativamente bajo. Deben ser conducidas investigaciones a largo plazo para evaluar los ciclos anuales completos y las variaciones interanuales de los eventos reproductivos de ambas especies y sus consecuencias sobre la lluvia de semillas que producen sus dispersores. Por otra parte, es importante establecer el efecto de *Marmosa robinsoni* Bangs (Didelphidae) sobre la sombra de semillas de ambos cactus columnares. Las heces de este marsupial conteniendo semillas pueden ser encontradas ocultas en los espacios que forman las raíces superficiales de *P. juliflora*, pequeños troncos caídos y otros sitios con sombra (Zambrano 2001; R. Márquez, com. pers.), sin que exista información cuantificada sobre los patrones de deposición de semillas, su supervivencia o el emergimiento de las plántulas.

En conjunto, la proporción de trampas con semillas fue mayor en el sitio xérico que en el sitio méxico, sugiriendo que la lluvia de semillas producida por las aves y los murciélagos que consumen los frutos de ambos cactus, podría ser mayor en los cardonales que en los espinares del enclave. No obstante, la baja proporción de individuos reproductivos o la variabilidad temporal y espacial en la producción de frutos podría explicar la baja proporción de trampas que capturaron semillas en el sitio méxico que estudiamos. Ambas explicaciones sugieren una baja disponibilidad de frutos en el sitio méxico, lo cual podría disminuir la presencia de sus principales consumidores y afectar la lluvia de semillas que ellos producen. De hecho, muchas especies de cactus columnares presentan una producción de flores y frutos con altas variaciones interanuales en la duración e intensidad de los eventos reproductivos (Godínez-Álvarez *et al.* 2003), los cuales están positivamente correlacionados con la dieta de los principales consumidores de sus frutos (Sosa & Soriano 1996; Ruíz *et al.* 1997). Aunque existe información sobre los patrones fenológicos de los cactus columnares que crecen en el enclave, así como de las variaciones estacionales en la dieta de sus principales consumidores (Soriano *et al.* 1999; Sosa & Soriano 1996), la demografía y la importancia de la dispersión de semillas sobre la dinámica poblacional de ambas especies de cactus columnares es aún desconocida.

Los cactus columnares y las leguminosas arbustivas son los elementos dominantes de la estructura y fisonomía del enclave semiárido de Lagunillas (Sarmiento 1975; Soriano & Ruíz 2002). En este ecosistema semiárido, al menos dos murciélagos glosófagos (*G. longirostris* y *Leptonycteris curasoae* Miller) y 19 especies de aves frugívoras han sido reportados como consumidores de los frutos de *S. griseus* y *C. repandus* (Soriano *et al.* 1999; Sosa & Soriano 1996; Soriano & Ruíz 2002). Nuestros resultados sugieren que tanto

aves como murciélagos pueden dispersar las semillas en cantidades variables y, parcialmente, determinan el destino de las semillas que son consumidas por ellos. De hecho, en el sitio xérico la proporción de trampas con semillas durante la noche fue mayor a la que obtuvimos en el día, sugiriendo la importancia de los murciélagos en la dispersión de las semillas a potenciales sitios favorables para la germinación y el establecimiento de las plántulas. No obstante, al igual que el mesohábitat, el efecto de la actividad de los dispersores de semillas no fue consistente a lo largo de los cinco meses. Sin embargo, dos de los tres meses en los cuales detectamos un efecto significativo o marginalmente significativo del mesohabitat corresponden a los dos meses en los cuales detectamos un efecto significativo de la actividad de los dispersores (marzo y junio, Tabla 1). Esto indica que en ambos meses la proporción de trampas que capturaron semillas durante la noche (murciélagos) fue mayor a la del día (aves); y, en conjunto, fue mayor bajo la copa de *P. juliflora* que en los otros mesohábitats. Algunas especies de murciélagos frugívoros tienden a dispersar las semillas que consumen en vuelo o depositarlas bajo arbustos perennes, los cuales usan como sitios de percheo para ahorrar energía durante algunos periodos de la noche (Charles-Dominique 1991). Así, nuestros resultados pueden ser explicados por el patrón de movimiento de los murciélagos que consumen los frutos de ambos cactus, sugiriendo que estos animales usan los arbustos de *P. juliflora* como sitios de percha en algún periodo de la noche y permiten la llegada de semillas bajo su copa. Por otra parte, estudios experimentales han reportado que los murciélagos pueden consumir en mayor proporción los frutos de *C. repandus* que las aves, mientras que los frutos de *S. griseus* son consumidos en proporciones similares en ambos grupos (Soriano & Ruíz 2002). Esta tendencia podría explicar la mayor frecuencia de trampas que capturaron semillas de *C.*

repandus durante la noche, mostrando la importancia específica de los murciélagos para la dispersión de las semillas de esta especie. A diferencia de *C. repandus* y *S. griseus*, registramos ocasionalmente semillas de *P. tillianus* en las trampas de semillas, lo cual podría ser explicado por la errática floración y fructificación que aparentemente caracteriza a esta especie (Sosa & Soriano 1996) o, probablemente, por la alta propagación vegetativa de estos cactus, la cual podría disminuir la proporción de individuos reproductivos durante su tenue y prolongado periodo de fructificación.

Aunque la proporción de trampas que capturaron semillas durante la noche fue alta, no podemos subestimar el efecto de las aves frugívoras en la disposición espacial de las semillas que consumen. De hecho, en ambos sitios registramos el mayor número de semillas capturadas en trampas instaladas bajo arbustos de *P. juliflora* durante el periodo diurno (sitio xérico: 188 semillas/trampa; sitio méxico: 95 semillas/trampa), lo cual sugiere que la contribución de las aves al patrón espacial de las semillas podría ser un mayor número de semillas depositadas bajo un potencial sitio favorable; no obstante, además de la potencial contribución de las aves a la lluvia de semillas, el efecto del mesohábitat no fue consistente a lo largo de los cinco meses que llevamos a cabo el estudio. Otros procesos podrían explicar la baja proporción de trampas que capturaron semillas durante el día, por ejemplo, movimientos verticales de las poblaciones de aves frugívoras en el enclave o fuertes desplazamientos competitivos (“encuentros agresivos”, Soriano *et al.* 1999); sin embargo, podría ser consecuencia del insuficiente muestreo temporal y espacial de la lluvia de semillas que estos animales producen.

Una vez que las semillas llegan al suelo, éstas se encuentran disponibles para diferentes depredadores o consumidores, los cuales pueden disminuir su presencia y afectar

al establecimiento de algunas especies de cactus columnares (Godínez-Álvarez *et al.* 2002). En el sitio méxico, la remoción de las semillas fue independiente de la actividad diurna o nocturna de los consumidores o del tipo de mesohabitat donde pueden llegar las semillas. Aunque la tasa de remoción fue inicialmente baja, después de 8-9 horas, aproximadamente el 30% de las semillas fueron removidas, sobre todo, por individuos de *P. fallax*, junto con otras dos especies de hormigas y las dos especies de lagartos terrestres que existen en el enclave. Estas últimas están caracterizadas por un estricto comportamiento diurno (La Marca & Soriano 2004), lo cual sugiere que su efecto sobre la remoción de semillas durante la noche fue nulo. Estos resultados sugieren que la supervivencia de las semillas es independiente del periodo del día y del mesohabitat y que los principales consumidores de las mismas son hormigas. Por el contrario, en el sitio xérico, la actividad diurna o nocturna de los consumidores, el mesohábitat y el tipo de excluidor tuvieron un efecto significativo sobre las tasas de remoción de las semillas. Después de 8-9 horas de iniciado el experimento, aproximadamente el 50% de las semillas fueron removidas del tratamiento control y los excluidores para vertebrados. Estos resultados mostraron los siguientes aspectos: i) las hormigas fueron las principales consumidoras de las semillas; de hecho, registramos seis especies de hormigas transportando las semillas, entre las cuales, la más importante fue *P. fallax*, ii) si consideramos la tasa de remoción como un indicador de la actividad de búsqueda de alimento de *P. fallax*, ésta fue beneficiada por las condiciones de sombra producidas por la copa de *P. juliflora*, permitiendo una mayor remoción de semillas bajo su copa (*sensu* Bestelmeyer & Schooley 1999) y, por tanto, menor supervivencia de las semillas, y iii) el efecto de pequeños vertebrados sobre la remoción de semillas fue bajo; sin embargo, registramos individuos de *A. provitae* consumiendo ocasionalmente las

semillas del tratamiento control bajo la copa de *P. juliflora*, zona a la cual probablemente acceden para evitar las altas temperaturas que ocurren en los suelos descubiertos de vegetación. Por otra parte, aunque la tasa de remoción fue alta bajo la copa de *P. juliflora*, registramos la presencia de semillas remanentes, las cuales podrían encontrar bajo estos arbustos, condiciones favorables para su germinación. De hecho, la remoción completa de los grupos de doce semillas no fue recurrente en todos los casos y registramos una ligera tendencia de mayor consumo de las semillas durante la noche. Estos resultados sugieren que la supervivencia de las semillas en el sitio xérico involucra interacciones biológicas más complejas que en el sitio mésico. Un estudio comparativo del efecto de la sombra de *P. juliflora* y las diferentes cantidades de semillas contenidas en las heces de aves y murciélagos sobre las tasas de remoción producidas por *P. fallax* podría complementar y dilucidar muchos de estos tópicos.

En zonas semiáridas tropicales de México, la hormiga cosechadora *Pogonomyrmex bartatus* (F. Smith) (Myrmicinae) ha sido reportada como una importante consumidora de semillas de cactus columnares. Esta hormiga puede remover grandes cantidades de las semillas que llegan al suelo (Godínez-Álvarez *et al.* 2002; Ríos-Casanova *et al.* 2006). Esta especie de hormiga no se encuentra en el enclave semiárido de Lagunillas debido probablemente al grado de aislamiento y a la vegetación húmeda que rodea el enclave, la cual puede evitar la llegada de esta especie (Pérez 2007). Hormigas de los géneros *Pheidole* y *Solenopsis* han sido reportadas como importantes consumidoras de las semillas de *S. griseus*, las cuales pueden ser responsables de la remoción del 90% de estas semillas (Ibáñez & Soriano 2005). Nuestros resultados sustentan la importancia de hormigas del género *Pheidole* como la principal causa de mortalidad de las semillas en el suelo; sin

embargo, no respaldan la importancia de hormigas del género *Solenopsis* como fuertes consumidoras de las semillas. De hecho, no registramos individuos de ninguna especie de *Solenopsis* removiendo las semillas de los experimentos. No obstante, su ausencia puede ser explicada por dos razones. Primero, llevamos a cabo los experimentos de remoción en el periodo seco que ocurre entre los meses de mayo y julio y que caracteriza el patrón bimodal de precipitación en el enclave. Escogimos este periodo debido a que la fructificación conjunta de *S. griseus* y *C. repandus* ocurre durante estos meses. Sin embargo, en otras regiones semiáridas muchas especies de *Solenopsis*, tales como *S. electra* Forel son abundantes durante el periodo de lluvias (Chaco, Argentina; Bestelmeyer & Wiens 1996), mientras que otras, tales como *S. xyloni* McCook son especies comunes de viejos abanicos aluviales (Valle de Tehuacán, México, Ríos-Casanova *et al.* 2006). Así, probablemente la ausencia de *Solenopsis* es una consecuencia de su baja abundancia durante el periodo de estudio o está asociado a factores históricos del origen y desarrollo de los suelos en el enclave. Segundo, el método de muestreo utilizado por Ibáñez & Soriano (2005) se basó en el procedimiento estándar propuesto por Mares & Rosenzweig (1978) para evaluar los efectos comunitarios de la granivoría. Bajo este procedimiento, 10 g. de semillas de cactus fueron colocados en dispositivos de tres tratamientos distribuidos a lo largo de transectos lineales y la remoción fue detectada por diferencias de peso. Nuestros resultados obtenidos con las trampas de semillas sugieren que 10 g. de semillas es una cantidad inusual y es poco probable que represente la verdadera disponibilidad de semillas en el suelo. Esta elevada oferta de semillas puede haber estimulado respuestas denso-dependientes de algunas hormigas, entre ellas hormigas de *Solenopsis*, las cuales fueron atraídas por la cantidad de semillas más que la identidad del recurso. En este estudio,

utilizamos grupos de doce semillas, que fue el número máximo de semillas capturadas en una trampa durante el primer mes de fructificación compartida de ambos cactus, sugiriendo que, probablemente, las hormigas de *Solenopsis* son indiferentes o incapaces de detectar esta cantidad de semillas sobre el suelo o que son desplazadas competitivamente por *P. fallax*, la hormiga dominante en el suelo en estos hábitats.

En este estudio establecimos que *P. fallax* puede ser considerado como el principal agente de mortalidad de las semillas de los cactus en el suelo. Junto con ella, otras siete morfoespecies de *Pheidole* han sido encontradas en el enclave, aunque en abundancias bajas y variables (Pérez 2007). Muchas de las especies del género *Pheidole* son consideradas, desde un punto de vista gremial, como mirmícinas generalizadas, las cuales, tienen requerimientos de hábitat y alimento relativamente flexibles comparadas con otros grupos de hormigas con dietas más especializadas (Andersen 1995; Bestelmeyer & Wiens 1996). Esto sugiere que las semillas de cactus pueden ser un ítem complementario en la dieta de *P. fallax*, la cual incluye, además de las semillas de cactus columnares, restos de otros insectos (arácnidos y otros formícidos) y material vegetal seco como botones florales y semillas de gramíneas. Además, encontramos algunas semillas de cactus intactas en los basureros o áreas de desecho de sus nidos, sugiriendo que las semillas no son utilizadas completamente y, probablemente, no representan el alimento principal de esta hormiga; sin embargo, es poco probable que favorezcan la dispersión secundaria de estas semillas debido a que no registramos plántulas de cactus en los basureros de los nidos. Por otra parte, nuestros resultados sugieren que la riqueza de hormigas asociadas a las semillas de cactus columnares es relativamente baja (hasta seis especies). Estos resultados sustentan parcialmente los estudios basados en la metodología propuesta por Mares & Rosenzweig's

(1978), los cuales han reportado que los ensambles de hormigas granívoras pueden ser menos diversos en las zonas áridas de Sudamérica que en los hábitats similares de Norte América. No obstante, nuestros resultados están basados exclusivamente en las hormigas asociadas a las semillas de cactus columnares, las cuales no representan a todas las formas y tamaños de semillas disponibles en el enclave.

La germinación de las semillas de *S. griseus* y *C. repandus* bajo condiciones sombreadas fue relativamente rápida, sugiriendo que bajo condiciones hídricas favorables, aquellas semillas que sobreviven a la remoción producida por *P. fallax* pueden encontrar bajo la copa de *P. juliflora*, condiciones adecuadas para su germinación. Este no es un resultado novedoso. Se conoce que la presencia de arbustos perennes con densas copas es una condición necesaria para la germinación de semillas y el establecimiento de muchas especies de cactus columnares (McAuliffe 1984; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Godínez-Álvarez *et al.* 2005). No obstante, estos son los primeros datos para dos especies de cactus columnares que crecen en los enclaves semiáridos de Los Andes de Venezuela, los cuales apoyan la existencia del fenómeno del síndrome nodriza en estas zonas semiáridas tropicales. Además, nuestros resultados sugieren que la sombra producida por *P. juliflora* es más importante para la germinación de las semillas que el tipo de suelo donde ellas pueden germinar. Por otra parte, nuestros valores de capacidad de germinación (CG) en condiciones de campo, fueron relativamente bajos (con sombra: 47-83%; sin sombra: 5-13%) comparados con aquellos reportados bajo condiciones de laboratorio (86-88%, Naranjo *et al.* 2003). Registramos que tanto el tiempo de imbibición mínimo (T_{mi}) y el tiempo en el cual 50% de las semillas que componen la CG (T_{50}) germinan, oscilan entre el sexto y décimo día, indicando que las semillas en ambos mesohábitats y tipos de suelo

pueden germinar dentro de la primera semana; sin embargo, las semillas en los sitios abiertos podrían encontrar condiciones altamente estresantes de temperatura y evapotranspiración, factores que pueden explicar su baja capacidad de germinación y de establecimiento. Junto con la disponibilidad de agua, otras condiciones como la inmadurez del embrión, la edad de la semilla y la salinidad del suelo tienden a ser los factores más importantes para la germinación de las semillas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Así, la sombra producida por los arbustos de *P. juliflora* podría sustancialmente reducir la evapotranspiración del suelo, favoreciendo la germinación de las semillas que llegan a estas condiciones (Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 1998). Desafortunadamente, conocemos poco sobre este proceso en los ecosistemas semiáridos andinos, así como los efectos de la hojarasca sobre la germinación y el establecimiento de los cactus columnares.

En conjunto, la supervivencia de las plántulas bajo *P. juliflora* fue significativamente mayor a la que registramos en los sitios abiertos. En cada sitio (mésico/xérico) y mesohábitat (bajo *P. juliflora*/sitios abiertos), la supervivencia de las plántulas fue mayor en los excluidores para pequeños vertebrados que en los tratamientos control (plántulas expuestas), lo cual podría sugerir la existencia de depredadores de las plántulas. Sin embargo, las mediciones ambientales obtenidas con los sensores HOBO, mostraron que las condiciones abióticas en estos excluidores (temperatura, humedad relativa e intensidad de luz) fueron diferentes a las condiciones que experimentaron las plántulas expuestas o desprotegidas. De hecho, la malla metálica de estos excluidores generó condiciones semi-sombreadas y menores oscilaciones de temperatura para las plántulas de ambas especies (Tabla 4). Estas modificaciones en las condiciones ambientales podrían explicar la alta supervivencia de las plántulas en estos excluidores, así como, la alta

mortalidad de las plántulas en los tratamientos control. Por otra parte, cerca de las plántulas de ambos tratamientos registramos nidos de *A. rugosus*, una especie de hormiga cortadora de hojas en estos hábitats, las cuales no atacaron las plántulas de los cactus. Observamos estas hormigas transportando otro tipo de material vegetal, como flores de *Cnidoscolus urens* (L.) J.C. Arthur y *Jatropha gossypifolia* L. (Euphorbiaceae) o láminas foliares de otras especies, los cuales probablemente son más adecuadas para el cultivo de sus jardines de hongos, que las plántulas de los cactus. Así, si consideramos que una planta nodriza puede facilitar el establecimiento de plántulas, al amortiguar las altas temperaturas y los niveles de evapotranspiración del suelo (Franco & Nobel 1989; Godínez-Álvarez *et al.* 2003), es altamente probable, que los excluidores para pequeños vertebrados funcionaran como “pequeñas cajas nodriza” y permitieran la mayor supervivencia de estas plántulas.

A pesar del sesgo producido por los excluidores para vertebrados, las curvas de supervivencia en los tratamientos control mostraron una alta mortalidad de las plántulas de ambas especies de cactus en los sitios abiertos, las cuales experimentaron las condiciones más estresantes (sin sombra de *P. juliflora* y sin excluidor) y mostraron curvas de supervivencia Tipo III. Bajo los arbustos de *P. juliflora*, las curvas de supervivencia de las plántulas de *C. repandus* en los tratamientos control fueron también Tipo III, aunque en menor intensidad que en las áreas expuestas (Fig. 8); mientras que las curvas de supervivencia de las plántulas de *S. griseus* en los mismos tratamientos fueron Tipo II, es decir, una tasa de mortalidad constante e independiente de la edad de las plántulas (Fig. 8). Se han reportado curvas de supervivencia para tres especies de cactus columnares (*Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britt. & Rose, *Neobuxbaumia macrocephala* Weber (Dawson) y *N. tetetzo* (Coulter)), las cuales presentan curvas de supervivencia Tipo III,

cuya intensidad disminuye cuando crecen bajo sus plantas nodriza (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Este es el primer caso reportado de una especie de cactus columnar con una curva de supervivencia Tipo II. Inicialmente, conocemos que en el enclave algunas poblaciones de ambas especies muestran distribuciones de tamaño estables con una alta proporción de individuos <0,5 m de altura, lo cual sugiere la regeneración continua y el reemplazo constante de los individuos adultos de estas poblaciones (Larrea-Alcázar & Soriano 2006). Un estudio poblacional sobre las consecuencias de este tipo de crecimiento para el establecimiento de las plántulas es imperativo.

Aunque nuestros datos sustentan la existencia del denominado síndrome nodriza, probablemente éste no es el único mecanismo que permite la regeneración natural de los cactus columnares en el enclave. En ambos sitios existe evidencia de propagación vegetativa de ambas especies de plantas suculentas, la cual podría explicar la existencia de juveniles y cactus adultos en sitios abiertos con escasa vegetación. Sin embargo, otras razones podrían explicar el establecimiento de plántulas en los sitios abiertos, por ejemplo, aunque la tasa de germinación de ambas especies en condiciones sin sombra fue baja, existen semillas que pueden germinar en tales condiciones, sugiriendo que algunos individuos toleran condiciones ambientales desprotegidas (Nobel *et al.* 1986). Por otro lado, diferentes irregularidades de la superficie del suelo, como rocas o ramas caídas, y otras plantas anuales o arbustos perennes podrían actuar como potenciales plantas nodriza para las plántulas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). De hecho, la estrecha asociación espacial entre ambas especies de cactus columnares y otras seis especies de plantas, entre ellas *A. farnesiana*, sugieren su importancia como potenciales plantas nodriza para el establecimiento y la regeneración natural de *S. griseus* y *C. repandus* (Capítulo II).

En resumen, este estudio provee un escenario detallado de los procesos de establecimiento sexual de dos cactus columnares que crecen en un enclave semiárido de Los Andes de Venezuela, los cuales incluyen diferentes fases sucesivamente conectadas (desde la lluvia de semillas producida por aves y murciélagos hasta la supervivencia de las plántulas en sitios favorables bajo la copa de *P. juliflora*). Proponemos que la sombra de semillas producida por murciélagos glosófagos, las interacciones entre *P. fallax* y las semillas de los cactus y, sobre todo, las condiciones ambientales que existen en los sitios donde pueden emerger y crecer las plántulas, afectan diferencialmente los patrones de reclutamiento de ambas especies de cactus columnares. Nuestros resultados apuntan a que muchos de estos procesos son relativamente similares entre el sitio xérico y méxico que estudiamos. Sugerimos que las variaciones en la asociación espacial entre ambos cactus y sus plantas nodrizas (Capítulo II), podrían ser atribuidos a limitaciones de distancia en la dispersión de las semillas producidas, probablemente, por variaciones interanuales en la floración y fructificación de ambos cactus. Además de precisar las razones que permiten la existencia de individuos lejos de la protección de arbustos perennes, nuestros resultados muestran que el establecimiento de las plántulas es favorecido por la presencia de arbustos de *P. juliflora*, sugiriendo la importancia de la facilitación para la regeneración natural de ambos cactus columnares. No obstante, la presencia de cactus columnares en sitios abiertos completamente descubiertos de vegetación apunta a que la necesidad o requerimiento de los cactus por una planta nodriza puede ser altamente facultativo.

Agradecemos a J. Murillo, C.J. Figueredo, A. Pérez, J. Márquez, C. Aranguren, R. Casado y R. Pelayo por su valiosa asistencia en el campo y al personal del Jardín Botánico Carlos Lizcano por su apoyo en el montaje y el control de las pruebas de germinación. El trabajo fue subvencionado con fondos otorgados por The Rufford Small Grant for Nature Conservation (RSG, Beca 17.01.06), la Red Latinoamericana de Botánica (Beca RLB-02-D2) y parcialmente por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA, Proyecto C-1306-05-01-E). Todas las subvenciones son gentilmente agradecidas.

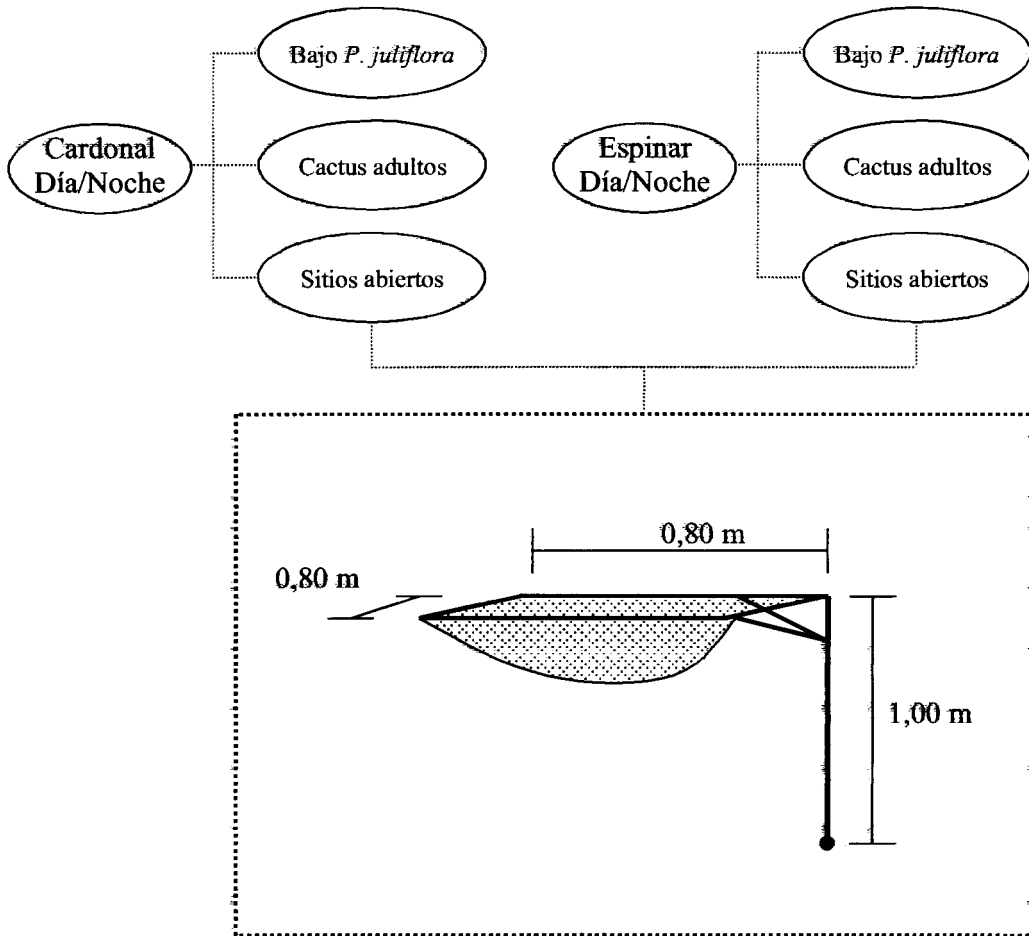


Figura 1. Esquema general del diseño experimental y el detalle de las trampas utilizadas para evaluar la lluvia de semillas de cactus columnares durante el día (aves) y la noche (murciélagos) a lo largo del periodo de fructificación simultáneo de *Stenocereus griseus* y *Cereus repandus*. Ver la sección de métodos para mayores detalles.

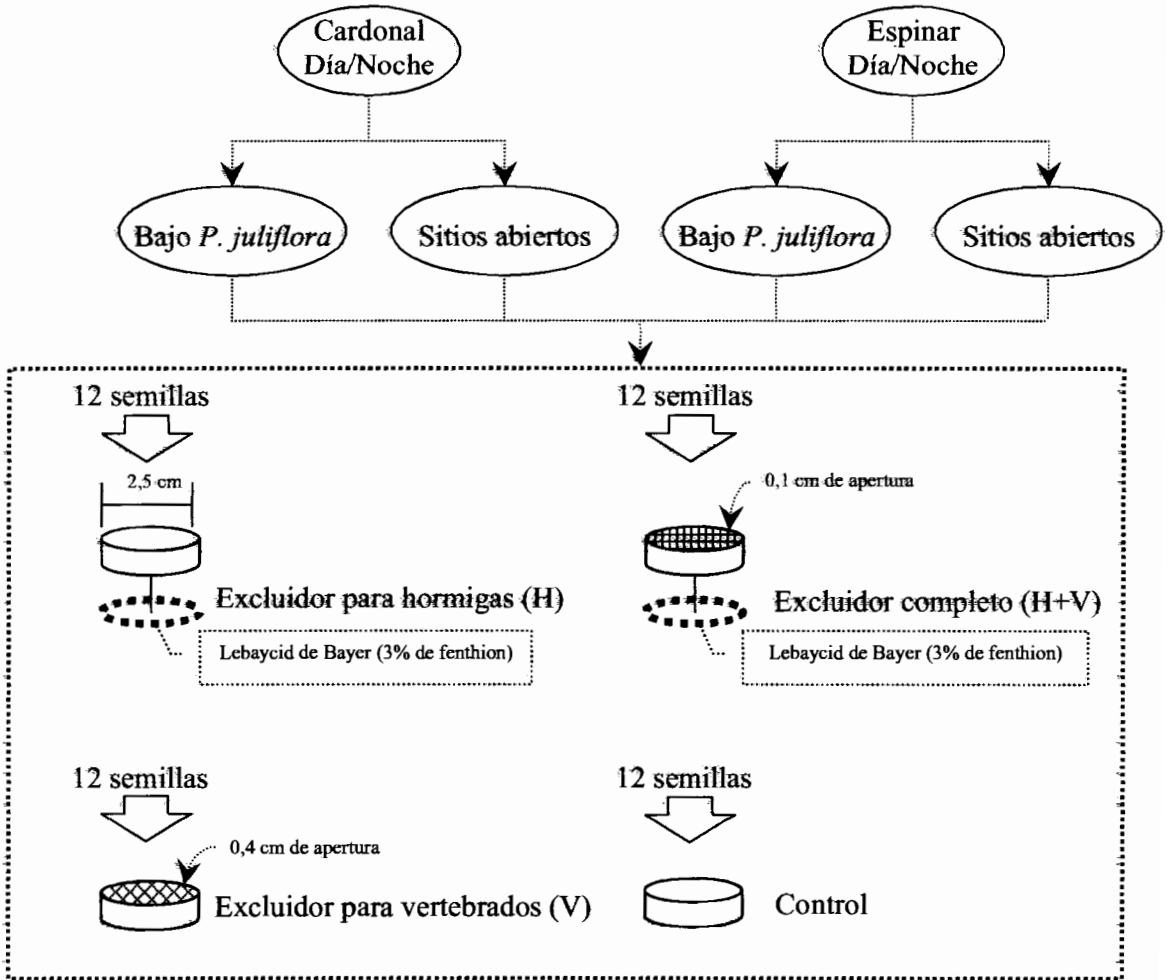


Figura 2. Esquema general del diseño experimental y el detalle de los dispositivos utilizados para evaluar la remoción de semillas por hormigas y pequeños vertebrados. Los dispositivos para excluir el efecto de pequeños vertebrados y los dispositivos control fueron enterrados hasta el nivel del suelo e incluían una o dos pequeñas ramas para facilitar el ingreso y la salida de las hormigas que podrían remover o consumir las semillas. Ver la sección de métodos para mayores detalles.

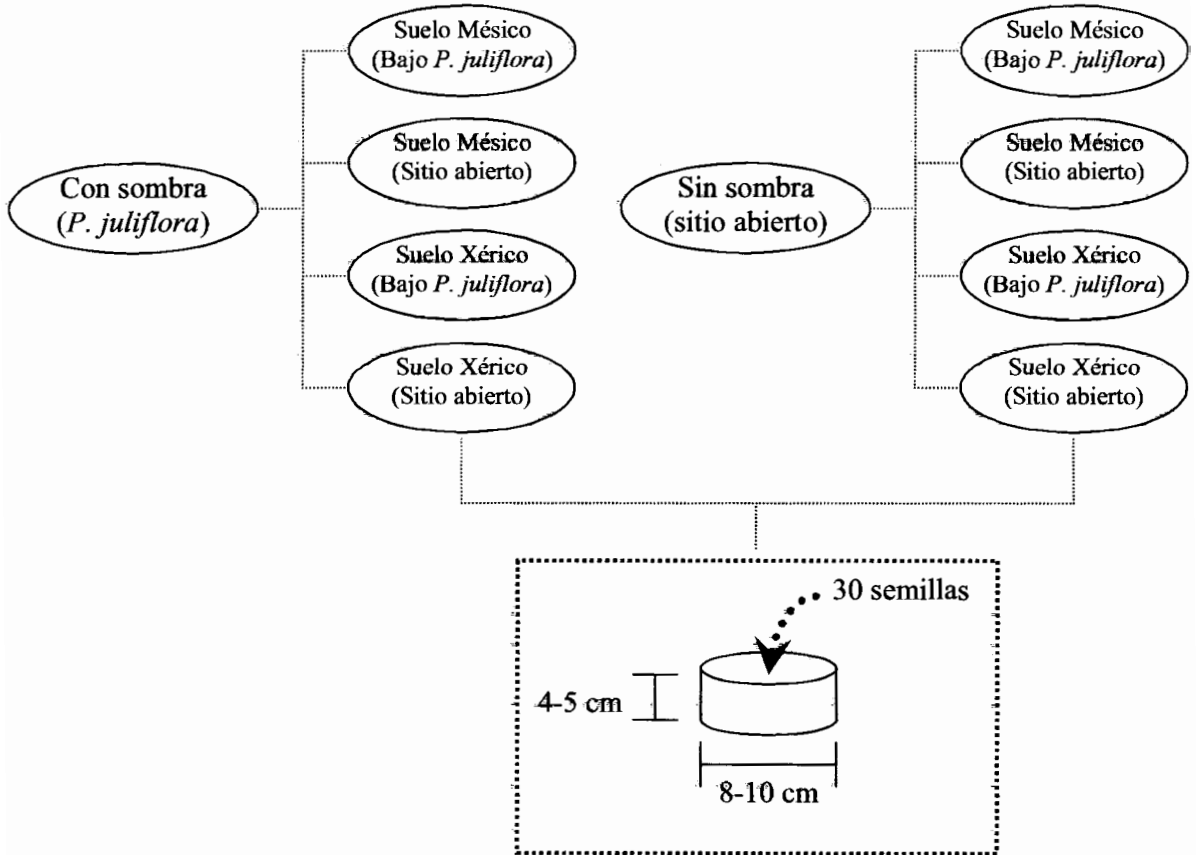


Figura 3. Esquema general del diseño experimental utilizado para evaluar el efecto de la sombra producida por *Prosopis juliflora* y el tipo de suelo en la tasa de germinación de semillas de cactus columnares. Los envases plásticos fueron perforados en la base para evitar que el agua de riego o lluvia se acumule. Ver la sección de métodos para mayores detalles.

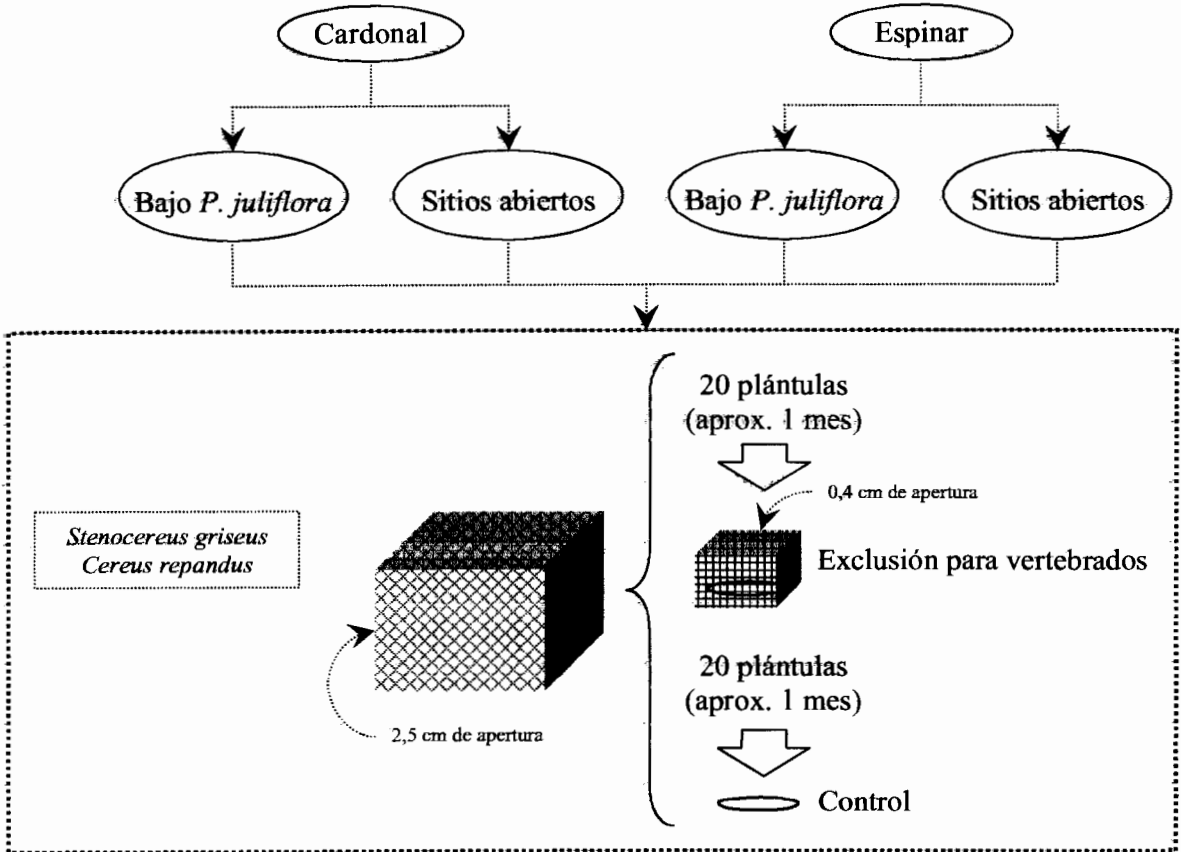


Figura 4. Esquema general del diseño experimental y el detalle de los tratamientos utilizados para evaluar la supervivencia de plántulas. Las jaulas fueron sujetadas al suelo con cabillas las cuales les proporcionaron mayor estabilidad. Ver la sección de métodos para mayores detalles.

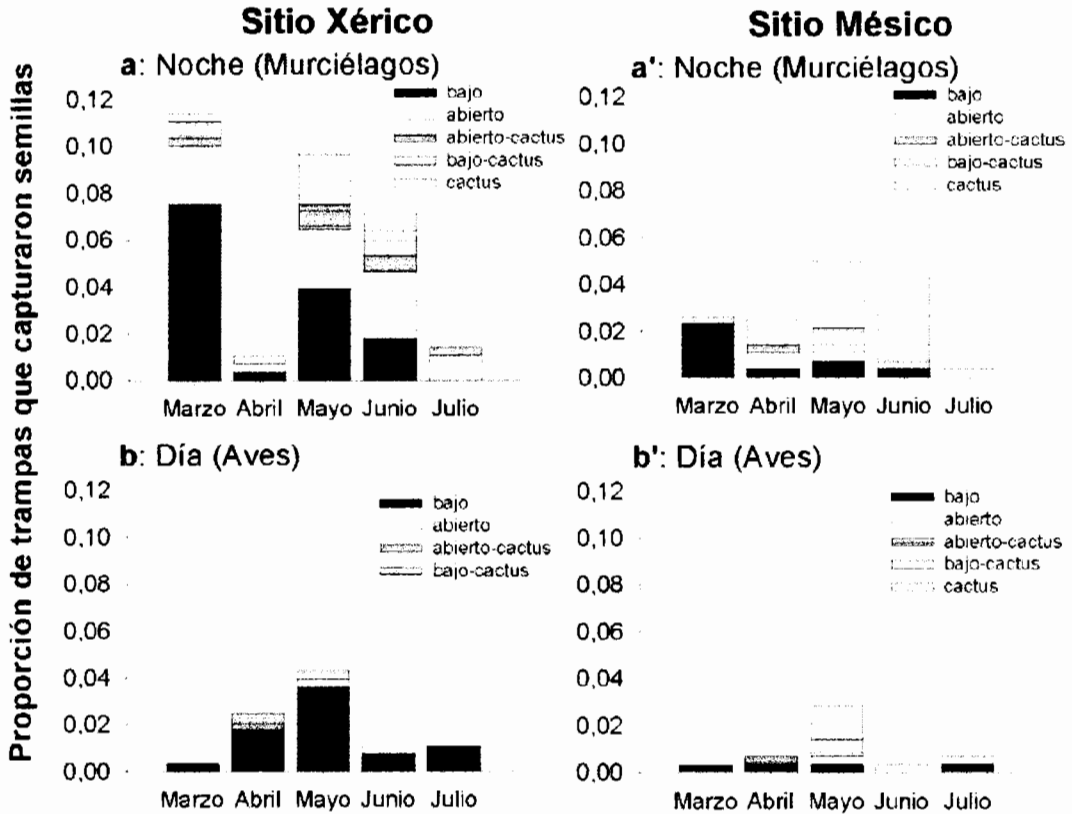


Figura 5. Proporción de trampas que contenían semillas en dos hábitats contrastantes del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Los valores mostrados son la proporción de trampas con semillas recolectadas al amanecer (**a**, **a'**: Noche) y al atardecer de cada día (**b**, **b'**: Día). En cada sitio, sesenta trampas de semillas funcionaron durante cinco días sucesivos a lo largo del periodo de fructificación conjunto de *Stenocereus griseus* y *Cereus repandus* (marzo-julio, 2005). Las trampas de semillas fueron instaladas bajo arbustos aislados de *Prosopis juliflora* (**bajo**), cactus adultos (**cactus**), sitios abiertos (**abierto**) o combinaciones entre ellas.

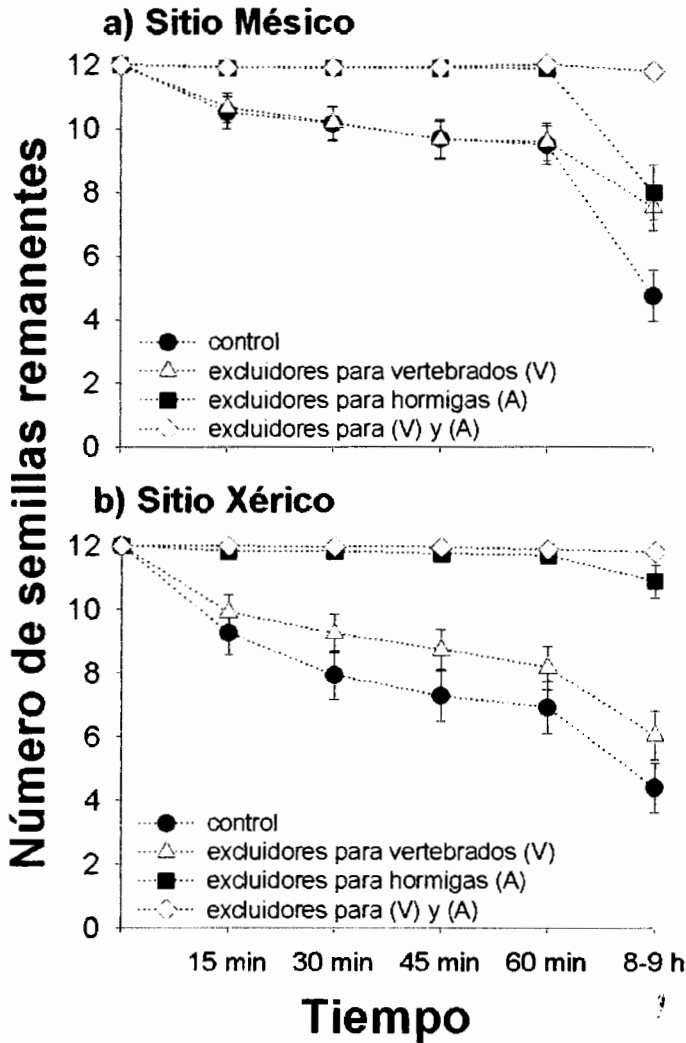


Figura 6. Remoción de semillas de *Cereus repandus* en dos hábitats contrastantes del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Los valores mostrados son la media \pm 2EE de las semillas que permanecieron en diferentes tratamientos llevados a cabo para evaluar la intensidad de la remoción en ambos sitios.

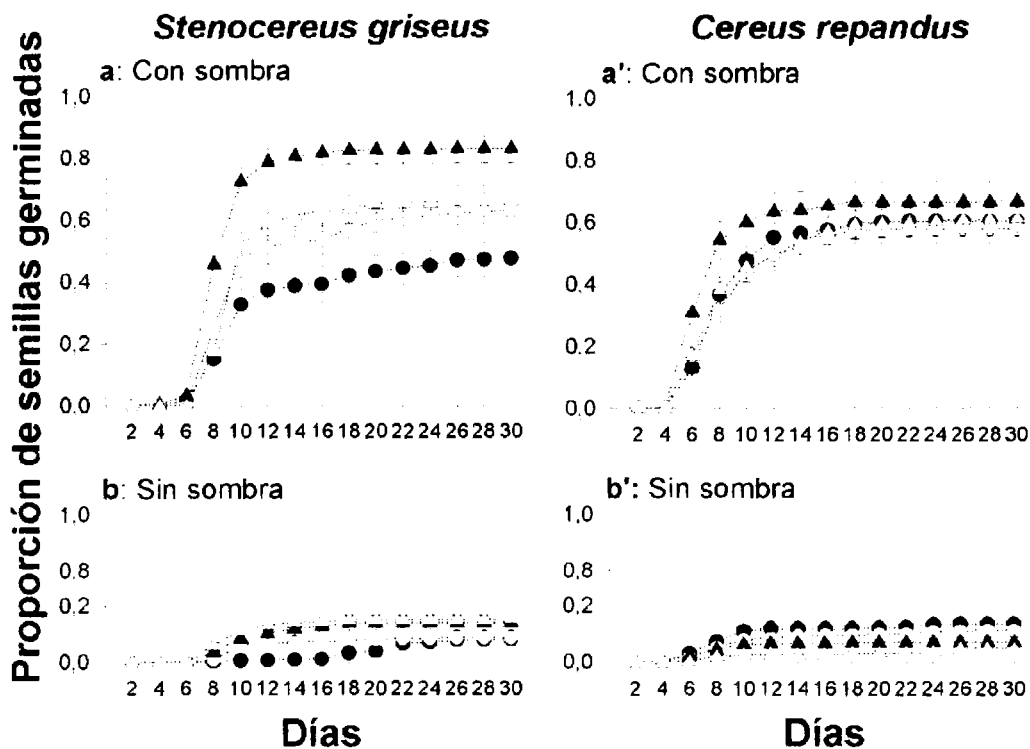


Figura 7. Germinación de semillas de *Stenocereus griseus* y *Cereus repandus* bajo diferentes condiciones de sombra (**a**, **a'**: con sombra producida por un arbusto aislado de *Prosopis juliflora*; **b**, **b'**: sitios abiertos sin sombra) y tipo de suelo (▲: suelo colectado bajo la copa de *P. juliflora* en el sitio xérico; △: suelo extraído desde áreas abiertos en el sitio xérico; ●: suelo colectado bajo la copa de *P. juliflora* en el sitio méxico; ○: suelo extraído desde áreas abiertos en el sitio méxico). Los valores mostrados son la media \pm EE de la proporción de semillas germinadas en cada tratamiento.

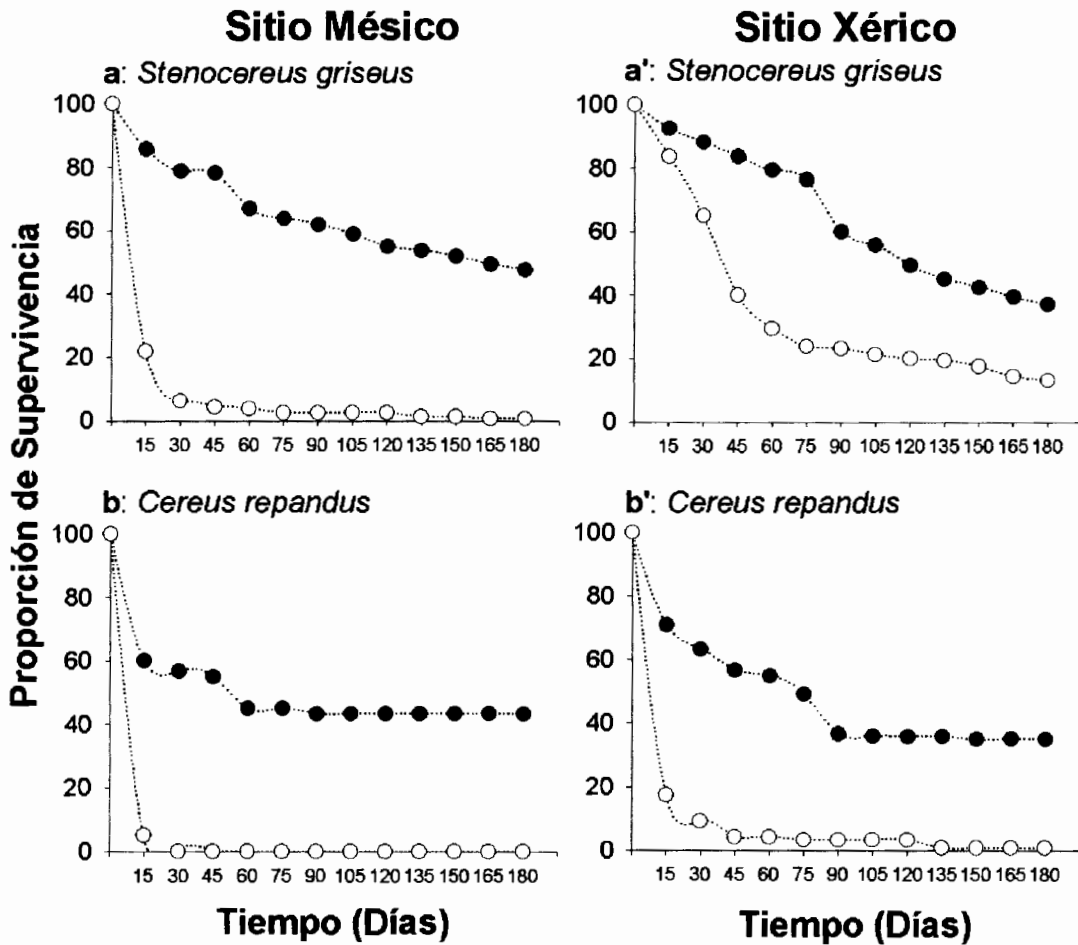


Figura 8. Curvas de supervivencia de plántulas de *Stenocereus griseus* (a, a') y *Cereus repandus* (b, b') dos hábitats contrastantes del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Los valores mostrados son las proporciones de plántulas supervivientes en los tratamientos control instalados bajo arbustos aislados de *Prosopis juliflora* (●) y en sitios abiertos (○).

Tabla 1. Resultados de los ANOVAs de 3-vías para analizar las diferencias en la proporción de trampas con semillas capturadas con relación al sitio (mésico/xérico), la actividad del dispersor (diurno/nocturno) y el mesohábitat (bajo arbustos aislados de *Prosopis juliflora*, cactus adultos, sitios abiertos o dos combinaciones entre ellos). Para todos los análisis el sitio fue considerado como una variable fija y la actividad del dispersor y el mesohábitat como variables aleatorias. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

Mes	Efecto	SC	g.l.	SCM	F	p	
Marzo	Sitio	141,2	2	70,58	8,05	*	
	Actividad	168,2	1	168,20	19,18	**	
	Mesohábitat		207,9	4	51,97	5,93	*
			114,0	13	8,77		
Abril	Sitio	431,4	2	215,68	8,10	*	
	Actividad	11,3	1	11,25	0,42	0,527	
	Mesohábitat		223,1	4	55,78	2,10	0,139
			346,1	13	26,62		
Mayo	Sitio	725,0	2	362,50	17,59	**	
	Actividad	36,5	1	36,45	1,77	0,206	
	Mesohábitat		310,4	4	77,59	3,77	*
			267,9	13	20,61		
Junio	Sitio	669,7	2	334,83	25,09	**	
	Actividad	140,5	1	140,45	10,53	*	
	Mesohábitat		161,1	4	40,28	3,02	0,057
			173,5	13	13,34		
Julio	Sitio	318,7	2	159,34	5,93	*	
	Actividad	0,0	1	0,00	0,00	1,000	
	Mesohábitat		81,0	4	20,25	0,75	0,573
			349,2	13	26,86		

Tabla 2. Resultados del ANOVA de medidas repetidas para evaluar el efecto de la actividad del consumidor de semillas (diurno/nocturno), el mesohábitat (bajo *Prosopis juliflora*/sitios abiertos) y el tipo de excluidor sobre el número de semillas removidas en un sitio méxico y un sitio xérico del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. El valor de *p* para la inclusión en la tabla fue de 0,05.

Fuente	g.l.	SCM	F	p
<i>SITIO MÉXICO</i>				
<i>ENTRE GRUPOS</i>				
Exclusión	3	1540,6	59,32	<0,0001
Error	624	25,9		
<i>DENTRO DEL GRUPO</i>				
Tiempo	4	1142,1	233,36	<0,0001
Tiempo*Actividad	4	73,2	14,95	<0,0001
Tiempo*Exclusión	12	158,7	32,42	<0,0001
Tiempo*Actividad*Exclusión	12	11,96	2,44	0,004
Error	2496	4,89		
<i>SITIO XÉRICO</i>				
<i>ENTRE GRUPOS</i>				
Actividad	1	305,7	7,82	0,001
Mesohábitat	1	288,6	7,39	0,006
Exclusión	3	4406,6	112,84	<0,0001
Actividad*Exclusión	3	544,9	13,95	<0,0001
Mesohábitat*Exclusión	3	102,6	2,62	0,049
Actividad*Mesohábitat*Exclusión	3	124,8	3,19	0,023
Error	624	39,1		
<i>DENTRO DEL GRUPO</i>				
Time	4	551,4	166,09	<0,0001
Time*Actividad	4	10,99	3,31	0,010
Time*Exclusión	12	111,68	33,64	<0,0001
Time*Actividad*Mesohabitat	4	11,27	3,39	0,008
Error	2496	3,32		

Tabla 3. Análisis comparativo de la germinación de semillas de *Stenocereus griseus* y *Cereus repandus* bajo diferentes condiciones de sombra y tipo de suelo, usando los criterios de capacidad de germinación (CG), tiempo de imbibición mínimo (T_{mi}) y el tiempo en el cual el 50% de las semillas que componen la CG germinan (T_{50}). Suelo (A): Suelo extraído bajo la copa de *Prosopis juliflora* in el sitio méxico; Suelo (B): Suelo extraído desde sitios abiertos en el sitio méxico; Suelo (C): Suelo extraído bajo la copa de *Prosopis juliflora* in el sitio xérico; Suelo (D): Suelo extraído desde sitios abiertos en el sitio xérico.

		Con sombra (bajo <i>P. juliflora</i>)				Sin sombra (sitios abiertos)			
		Suelo				Suelo			
		(A)	(B)	(C)	(D)	(A)	(B)	(C)	(D)
<i>S. griseus</i>	CG	47	63	83	66	8	9	14	15
	T_{mi} (días)	6	8	6	8	8	8	8	8
	T_{50} (días)	8-10	8-10	6-8	8-10	20	8-10	8-10	8-10
<i>C. repandus</i>	CG	60	58	67	61	13	11	7	5
	T_{mi} (días)	6	8	4	8	8	8	8	8
	T_{50} (días)	6-8	6-8	6-8	6-8	6-8	8	6-8	8-10

Tabla 4. Valores promedio (min-max) de las variables ambientales registradas por los sensores HOBO (H08-004-02) bajo arbustos aislados de *Prosopis juliflora* (Bajo) y sitios abiertos (Abierto) en un sitio mésico y un sitio xérico del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. E: excluidores para pequeños vertebrados, C: tratamiento control, Sat: Valores Saturados de Luz (>900 lumens/ft²).

	Temperatura (°C)	Humedad Relativa (%)	Intensidad de Luz (lumens/ft ²)
<i>SITIO MÉSICO</i>			
Bajo/E	28,2 (19,8 - 47,9)	63,9 (19,3 - 100)	343,2 (1 - 709)
Bajo/C	29,0 (19,4 - 55,4)	61,3 (19,3 - 93,8)	374,6 (1 - 754)
Abierto/E	30,7 (18,7 - 61,3)	65,7 (22,0 - 96,3)	320,5 (1 - 735)
Abierto/C	30,9 (17,5 - 64,2)	66,1 (19,4 - 100)	399,1 (2 - Sat)
<i>SITIO XÉRICO</i>			
Bajo/E	29,6 (22,1 - 46,4)	60,3 (20,6 - 89,9)	312,7 (1 - 709)
Bajo/C	29,7 (22,1 - 46,9)	58,6 (20,0 - 88,3)	340,2 (1 - 754)
Abierto/E	30,5 (21,7 - 51,8)	59,3 (20,9 - 85,5)	298,0 (1 - 735)
Abierto/C	30,7 (20,1 - 55,4)	60,9 (20,8 - 88,3)	365,6 (2 - Sat)

Síntesis General

Debido a las altas temperaturas y la baja disponibilidad de agua en el suelo que caracteriza a los ecosistemas áridos y semáridos, varias especies de cactáceas columnares requieren de la presencia de una planta nodriza para el establecimiento inicial de sus plántulas (Niering *et al.* 1963; Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Reyes-Olivas *et al.* 2002; Rossi & Villagra 2003; Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Suzán-Azpiri & Sosa 2006). La asociación de los cactus columnares con sus plantas nodriza origina una disposición espacial agregada de estos últimos (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991a, 1991b), la cual, en ausencia de facilitación, puede ser explicada por la distribución en parche de los recursos en los ambientes que habitan (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Se han propuesto diferentes mecanismos para explicar la asociación espacial entre cactus columnares y sus plantas nodriza, entre ellos, una mayor acumulación de semillas bajo estos arbustos perennes comparados con la que ocurre en sitios abiertos (Godínez-Álvarez *et al.* 2002; Sosa & Fleming 2002) y, principalmente, la amortiguación de las altas temperaturas y la disminución de la evapotranspiración que la sombra de estas plantas perennes produce, las cuales favorecerían la germinación de las semillas y la emergencia y supervivencia de las plántulas (Franco & Nobel 1989; Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

En esta tesis demostramos la existencia y variaciones de asociaciones espaciales positivas entre dos especies de cactus columnares, *Stenocereus griseus* y *Cereus repandus*, y dos especies de leguminosas arbustivas, *Prosopis juliflora* y *Acacia farnesiana*, que crecen en un enclave semiárido del norte de la Cordillera de Los Andes. No obstante, detectamos que otras especies de plantas perennes, tales como *Jatropha gossypifolia*,

Cassia emarginata, *Croton rhamnifolius*, *Cordia curassavica* y *Capsicum frutescens*, pueden también afectar la disposición espacial de los cactus (Tablas 3a-3e, Capítulo II), lo cual podría explicar la presencia de individuos lejos de la protección de la copa de ambas leguminosas arbustivas. Sin embargo, algunas irregularidades del suelo, como rocas o ramas caídas, también podrían permitir la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, aspecto que no fue evaluado en este trabajo. Además de estas explicaciones, la presencia de cactus en sitios abiertos con poca vegetación sugiere que algunos individuos podrían ser capaces de tolerar condiciones ambientales desprotegidas (Nobel *et al.* 1986) o que su presencia podría ser el resultado de la capacidad de propagación vegetativa de estos cactus, cuya dinámica, sus consecuencias genéticas y sus posibles efectos sobre la demografía de estas especies son aún desconocidas.

Por otra parte, a diferencia de *S. griseus* y *C. repandus*, nuestros resultados sugieren que la disposición espacial de *Pilosocereus tillianus*, la especie de cactus columnar endémica para el enclave, podría ser independiente de la presencia de potenciales plantas nodriza para su establecimiento. Su baja presencia bajo la copa de ambas leguminosas arbustivas podría ser explicada por limitaciones de distancia en la dispersión de sus semillas producidas, probablemente, por los patrones erráticos de floración y fructificación que caracterizan esta especie (Sosa & Soriano 1996). Además, su aún desconocida capacidad de propagación vegetativa podría ser suficiente para mantener el crecimiento de sus poblaciones y permitir el establecimiento de sus individuos en diferentes parches de vegetación. Sin embargo, otros mecanismos podrían explicar su baja presencia bajo la copa de las leguminosas arbustivas, por ejemplo, registramos las mayores abundancias de esta especie en ambos sitios méxicos, los cuales contienen suelos franco-arcillosos con altas

concentraciones de calcio, magnesio y mayor disponibilidad de agua que los sitios xéricos (Tabla 2, Capítulo II). Estas propiedades del suelo podrían favorecer el establecimiento de esta especie en suelos esencialmente calcáreos y restringir su presencia en suelos pobres en calcio y con baja disponibilidad de agua, donde el requerimiento de sitios favorables para su establecimiento podría ser mayor. En contraste con la abundancia de *P. tillianus*, la abundancia de *C. repandus* fue mayor en los sitios xéricos (Tabla 1, Capítulo II), sugiriendo una relación inversamente proporcional entre la abundancia de ambos cactus columnares. Aunque ambas especies han sido incluidas en la tribu Cereeae (Andersen 2001), recientemente un análisis filogenético ha demostrado que aunque varios géneros de esta tribu, entre ellos *Pilosocereus* y *Cereus*, forman un clado, la relación de este último con los otros géneros es débilmente sustentada por un carácter homoplásico (tubo floral y pericarpelos descubiertos, Terrazas & Arias 2003).

Una de las mayores hipótesis que sustenta la asociación espacial entre cactus columnares y sus plantas nodriza, es que esta interacción es el resultado del mayor establecimiento de plántulas bajo la copa de estos arbustos comparados con suelos abiertos con poca vegetación, lo cual, junto con la amortiguación de la temperatura y la reducción de la evapotranspiración, es el resultado de las modificaciones de las propiedades del suelo (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Flores & Jurado 2003; Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Nuestros resultados sugieren que los arbustos de *P. juliflora* son capaces de modificar las propiedades químicas del suelo bajo su copa (materia orgánica, N, P y K, entre otros) y pueden disminuir las altas temperaturas que alcanza el suelo, con claros contrastes entre las condiciones ambientales que ocurren bajo estos arbustos y aquellos que caracterizan los sitios descubiertos de vegetación. No obstante, aún falta por determinar si las

modificaciones producidas por *P. juliflora* también incluyen la reducción de la evapotranspiración del suelo, incluyendo su capacidad para generar levantamiento hidráulico modificando las condiciones hídricas bajo la copa de sus arbustos (Dawson 1993). Por otra parte, nuestros resultados sugieren que los arbustos de *P. juliflora* son utilizados por aves y murciélagos como sitios de percha, permitiendo una relativa mayor acumulación de semillas comparadas con otros mesohabitats; no obstante, la capacidad de estos arbustos para modificar los patrones espaciales de la lluvia de semillas, es aún difusa, y requiere de evaluaciones a largo plazo. Por el contrario, nuestros resultados sobre la remoción de semillas pueden ser considerados como concluyentes. Junto con dos especies de lagartos (*Ameiva provिताae* y *Cnemidophorus lemniscatus*), seis especies de hormigas, entre ecitoninas, mirmicinas y formicinas, transportaron y/o consumieron las semillas de los cactus. Entre ellas, *Pheidole fallax* fue la principal causa de mortalidad de las semillas, cuya dinámica e intensidad de la remoción de semillas que produce, depende de algunos factores que favorecen su actividad, como por ejemplo, las condiciones de sombra producidas por la copa de los arbustos de *P. juliflora* (Capítulo III, Anexo II). A pesar de la alta remoción, existen semillas que sobreviven y pueden encontrar bajo la copa de *P. juliflora* condiciones adecuadas para su germinación. De hecho, la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas fue significativamente mayor bajo la copa de estos arbustos, con contrastes que apuntan a que *S. griseus* puede ser la especie que obtiene mayor beneficio de la presencia de *P. juliflora* y de su papel como planta nodriza. Esta evidencia sugiere que la necesidad o requerimiento de *S. griseus* y *C. repandus* por una planta nodriza podría ser altamente facultativa. La presencia de cactus en sitios abiertos descubiertos de vegetación (Capítulos I & II) y la reducida pero evidente capacidad de las

semillas para germinar en condiciones altamente estresantes (Fig. 7, Capítulo III) sustentan esta afirmación.

Individuos de *P. juliflora* han sido reportados como plantas nodriza para otras especies de cactus columnares que crecen en el desierto de Sonora, *Carnegiea gigantea* (Hutto *et al.* 1986) y *Stenocereus thurberi* (Nolasco *et al.* 1997); y, junto con ella, otras cinco especies del género *Prosopis* han sido referidas como plantas nodriza para diferentes especies de cactus columnares y plantas con otras formas de crecimiento, entre ellas, *P. laevigata* (Willd.) Johnst. en los desiertos de Chihuahua y el Valle de Tehuacán en México, *P. ferox* en el desierto de El Monte en Argentina, *P. glandulosa* (Benson) Johnst. en el desierto de Chihuahua en México y el matorral espinoso de Texas en Estados Unidos; y, *P. articulata* y *P. velutina* Woot. en el desierto de Sonora en Estados Unidos (Flores & Jurado 2003; Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Además de su amplia distribución que incluye zonas templadas y tropicales del Neotropico, su abundancia en el enclave de Lagunillas y su presencia en otros ecosistemas semiáridos de la Cordillera de Los Andes y en la zona continua a lo largo de la costa Caribe, incluyendo algunas islas, hacen de *P. juliflora* un sistema apropiado para comparaciones biogeográficas sobre la importancia de la facilitación para el establecimiento de cactus columnares y otras plantas suculentas con diferentes formas de crecimiento. Así, nuestro entendimiento de las interacciones positivas entre cactus columnares y sus plantas nodriza en el Neotropico Sudamericano es aún limitado (Larrea *et al.* 2005; López & Valdivia, en prensa). Al confirmar que las asociaciones entre cactus columnares y leguminosas arbustivas influyen las disposiciones espaciales de las primeras este trabajo contribuye con información ecológica que incrementa nuestro conocimiento sobre este tema y puede permitirnos predecir los impactos

de las perturbaciones humanas que, como en otras regiones semiáridas del mundo, afectan progresivamente la dinámica de las comunidades de vegetación xerófila que caracteriza los ecosistemas semiáridos andinos.

ANEXOS

Anexo I – Asociaciones espaciales entre cactus globosos y leguminosas arbustivas en dos hábitats contrastantes del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela

Formato Journal of Arid Environments

Daniel M. Larrea-Alcázar¹, Pascual J. Soriano^{1,2} & Johnny J. Murillo²

¹Programa de Postgrado en Ecología Tropical, PET

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, ICAE

²Departamento de Biología

Universidad de Los Andes, Venezuela

Resumen

Examinamos las asociaciones espaciales entre dos cactus globosos, *Mammillaria mammillaris* (L) Karsten y *Melocactus schatzlii* Till & Gruber, y dos leguminosas arbustivas (*Acacia farnesiana* (Willd.) L. y *Prosopis juliflora* DC.), en un sitio xérico con un avanzado proceso de desertización y un sitio méxico severamente afectado por el pastoreo caprino. Registramos bajo arbustos aislados de ambas leguminosas la abundancia, ubicación, tamaño y el estado de conservación de ambos cactus globosos y las comparamos con sitios abiertos. Obtuvimos muestras de suelo para evaluar si ambos arbustos pueden modificar las propiedades químicas y físicas del suelo bajo su copa. En total, registramos 457 individuos de *M. schatzlii* y *M. mammillaris* bajo arbustos aislados de *A. farnesiana* (31,6%) y *P. juliflora* (51,4%), mientras que en sitios abiertos encontramos 93 individuos de ambas especies (16,9%). En el sitio xérico, el tipo de mesohabitat (bajo un arbusto aislado/sitios abiertos) y la especie de cactus tuvieron un efecto significativo sobre el número de cactus globosos. En este sitio, detectamos que los individuos de *M. schatzlii* crecen espacialmente asociados a ambas especies de leguminosas, mientras que individuos de *M. mammillaris* únicamente están asociados a individuos de *P. juliflora*. En el sitio

mésico, la abundancia de ambas especies de cactus globosos fue independiente del tipo de mesohabitat y la especie de cactus. En este sitio registramos individuos de *M. mammillaris* dañados por pisoteo de chivos, sugiriendo que la presencia de estos animales puede modificar su disposición espacial y, probablemente, afectar su supervivencia. Nuestros resultados sugieren una estrecha relación espacial entre *M. schatzlii*-*A. farnesiana* y *M. mammillaris*-*P. juliflora* en el sitio xérico. Discutimos la importancia de las interacciones positivas para la regeneración natural de ambos cactus globosos, así como la fragilidad de *M. mammillaris* al daño físico causado por el pisoteo de chivos.

Palabras Clave: Andes, Cactaceae, coexistencia de especies, *Mammillaria mammillaris*, *Melocactus schatzlii*, Venezuela.

1. Introducción

Diferentes estudios han analizado las asociaciones espaciales entre arbustos perennes y plantas suculentas en zonas áridas y semiáridas (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991; de Viana *et al.* 2001; Tewksbury & Lloyd 2001; Flores & Jurado 2003; Larrea & Soriano 2006). Estas investigaciones sugieren que muchas plantas suculentas crecen espacialmente asociadas a plantas siempreverdes, tales como leguminosas arbustivas, las cuales pueden modificar las propiedades químicas y físicas del suelo bajo su copa (vs. sitios abiertos) (Valiente-Banuet *et al.* 1991; Rossi & Villagra 2003) y funcionar como sitios seguros para el establecimiento de diferentes especies de plantas suculentas, entre ellas, especies de cactáceas (Suzán-Azpiri & Sosa 2006). Aunque la asociación entre cactus columnares y arbustos perennes ha sido bien documentada, nuestro conocimiento sobre la importancia del denominado “síndrome nodriza” como un proceso que puede modificar la disposición espacial de otras formas de crecimiento, tales como cactáceas globulares, es aún limitado (Mandujano *et al.* 2002; Reyes-Olivas *et al.* 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2003). De hecho, la presencia de cactus globosos en sitios descubiertos de vegetación, sugiere que estas plantas probablemente no requieren de plantas benefactoras y puedan tolerar condiciones ambientales altamente estresantes (Nobel *et al.* 1986). La protección de la alta radiación solar y la excesiva pérdida de agua son las principales ventajas de crecer bajo una planta nodriza, mostrando que la protección ofrecida por plantas con densas copas puede determinar la disposición espacial y la regeneración natural de muchas cactáceas (Franco & Nobel 1989; Nobel *et al.* 1992; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991). Por tanto, aquellos cactus globosos que requieren una planta nodriza para su establecimiento podrían manifestar una asociación

espacial positiva con arbustos perennes en aquellos sitios donde ambas formas de vida y las especies que las representan coexisten.

Bertness & Callaway (1994) propusieron que el efecto de una especie sobre otra puede ser positivo, bajo condiciones de estrés, y neutral o negativo, bajo condiciones más benignas (hipótesis del gradiente de estrés). Restricciones en la adquisición de recursos y aminoración de los factores limitantes son posibles explicaciones para interpretar estos cambios ecológicos (Callaway 1997; Callaway & Walker 1997). Aunque la disponibilidad de agua es el principal factor limitante en las zonas áridas, muchas de ellas son también afectadas por fuertes procesos de desertización y pastoreo extensivo, lo cual sugiere que las asociaciones espaciales entre las plantas que coexisten en estas zonas pueden ser afectadas, tanto por la disponibilidad de agua, como por el cambio de uso de la tierra. En este sentido, en el norte de Los Andes de Sudamérica existe un conjunto de pequeños enclaves semiáridos los cuales están caracterizados por una reducida disponibilidad de agua en el suelo, junto con una fuerte presencia de ganado caprino y ovino, así como avanzados procesos de desertización. Estas diferencias en la intensidad del uso de la tierra y en la disponibilidad de agua producen un mosaico de estrés hídrico, con condiciones estresantes que se manifiestan sobre terrazas secas (sitios xéricos), lejos de cuerpos de agua efímeros o persistentes, donde las condiciones pueden ser menos estresantes (sitios méxicos) (Sarmiento 1972; Soriano & Ruíz 2002). Asociaciones espaciales positivas entre leguminosas arbustivas y cactus columnares han sido referidas para uno de los mayores enclaves semiáridos de esta zona (Larrea-Alcázar & Soriano 2006); sin embargo, no existe información que indique si otras asociaciones con leguminosas arbustivas están ocurriendo, las cuales podrían involucrar plantas suculentas con diferentes formas de crecimiento.

En el presente estudio, examinamos las asociaciones espaciales entre dos especies de cactus globosos (*Mammillaria mammillaris* (L.) Karsten y *Melocactus schatzlii* Till & Gruber) y dos especies de leguminosas arbustivas (*Acacia farnesiana* (Willd.) L. y *Prosopis juliflora* DC.) en dos sitios contrastantes (mésico vs. xérico) del enclave semiárido de Lagunillas en Los Andes de Venezuela. Específicamente, evaluamos las siguientes preguntas: 1) ¿Existe mayor asociación espacial que lo esperado por azar entre estas especies?, 2) ¿Cambian estos patrones de disposición espacial cuando comparamos dos hábitats contrastantes del enclave?. Evaluamos la hipótesis que la abundancia de cactus globosos podría ser mayor bajo la copa de ambas leguminosas arbustivas comparada con sitios abiertos parcial o completamente descubiertos. Predecimos que la asociación espacial entre ambas formas de vida podría ser positiva en un sitio xérico más que en uno mésico, donde la presencia de ganado caprino y ovino podría, además, afectar la disposición espacial de los cactus.

2. Sitio de Estudio

Implementamos el estudio en el enclave semiárido de Lagunillas en Los Andes de Venezuela (262 Km²; Soriano & Ruíz 2002). La precipitación media anual oscila entre 450 y 550 mm, con periodos de lluvia entre abril-mayo y septiembre-octubre. El régimen de temperaturas es isotérmico con una temperatura media anual de 22°C. La vegetación del área corresponde a un arbustal espinoso y contiene diferentes comunidades vegetales xerófilas que van desde sitios xéricos o “cardonales” hasta sitios mésicos o “espinares” (Soriano & Ruíz 2002). En ambos sitios, los elementos dominantes del estrato superior son leguminosas arbustivas, tales como *P. juliflora* y *A. farnesiana*, y cactáceas columnares,

tales como *Stenocereus griseus* (Haw.) F. Busxb., *Cereus repandus* (L.) Backeb., y *Pilosocereus tillianus* Gruber & Schaftzl. El estrato inferior, junto con pequeños arbustos y plantas efímeras, está caracterizado por la presencia de *M. mammillaris* y *M. schatzlii*. Los sitios xéricos contienen alta abundancia de cactus columnares, así como grandes porciones de suelo desnudo, mientras que los sitios méxicos albergan alta abundancia de leguminosas arbustivas, las cuales forman densos arbustales espinosos asociados a las lagunas o a efímeros cursos de agua que existen en el enclave. Elegimos como sitio xérico un cardonal abierto, el cual presenta un avanzado proceso de desertización y está ubicado cerca de la localidad de San Juan de Lagunillas (8°30'10'' N y 71°21'53'' W) y como sitio méxico un espinar bajo interrumpido (Rico *et al.* 1996), el cual está fuertemente perturbado por la presencia de ganado caprino y ovino (aproximadamente 7-8 ha. para 90-100 chivos) y se encuentra ubicado cerca de la Laguna de Caparú (8°29'17'' N y 71°20'16'' W), a 3 Km al sudeste la localidad de San Juan de Lagunillas (Edo. Mérida). Escogimos ambos sitios debido a que son las localidades que contienen las mayores poblaciones de *M. schatzlii* y *M. mammillaris* en el enclave.

3. Materiales y Métodos

3.1. Valoración de la asociación espacial

En ambos sitios seleccionamos arbustos aislados de *A. farnesiana* (xérico: 18 ind.; méxico: 4 ind.) y *P. juliflora* (xérico: 14 ind.; méxico: 18 ind.), los cuales escogimos en base al parcial o completo aislamiento del follaje de su copa. Bajo cada arbusto, establecimos pequeñas parcelas de 50 cm de ancho que instalamos a lo largo del diámetro de su copa. Fijamos la orientación de las parcelas en dirección norte-sur para evitar sesgos de muestreo

debido a que algunas especies pueden establecerse en alguna posición en particular o mostrar preferencias en su orientación (Mandujano *et al.* 2002). Replicamos aleatoriamente estas parcelas en sitios abiertos utilizando transectos de 100 m de longitud sobre los cuales ubicamos números aleatorios hasta completar la misma cantidad de parcelas que muestreamos bajo los arbustos aislados. Debido a que cada arbusto varía en el diámetro de su copa, dividimos el radio de cada una de ellas en cinco segmentos (0-20%, 21-40%, 41-60%, 61-80% y 81-100%), los cuales corresponden a la distancia proporcional desde el tronco principal hasta el borde del follaje de la copa. Registramos en cada caso el número de individuos, la especie y la ubicación del cada cactus globoso, así como el diámetro (cm) de cada individuo y la presencia o ausencia de daño físico. Clasificamos todos los individuos de *M. schatzlii* y *M. mamillaris* en cuatro clases de diámetro para examinar la existencia de mejores condiciones de suelo para el establecimiento de los cactus bajo ambas leguminosas arbustivas comparados con sitios abiertos.

3.2. *Propiedades químicas del suelo*

Obtuvimos muestras de suelo de 5-7 cm de profundidad, las cuales extrajimos bajo arbustos aislados de ambas especies de leguminosas, considerando los cinco segmentos proporcionales del centro al borde del follaje de su copa (0-20%, 21-40%, 41-60%, 61-80% y 81-100%). Combinamos cinco muestras de cada distancia para obtener diez muestras representativas para cada sitio y especie (*A. farnesiana* y *P. juliflora*). De manera similar, obtuvimos cinco muestras de suelo de sitios abiertos, las cuales agrupamos para obtener una muestra representativa para cada sitio. Todas las muestras de suelo nos permitieron conocer las propiedades químicas y físicas del suelo en ambos sitios. El contenido de

materia orgánica fue determinado usando el método Walkley-Black. La concentración de nitrógeno fue establecida con la técnica de digestión de micro-Kjeldahl. El contenido de fósforo fue determinado con el método Kurt-Bray y la concentración de potasio fue establecida mediante la técnica de detección colorimétrica. Únicamente consideramos estos cuatro parámetros debido a que son los elementos que tienden a variar bajo la copa de *P. juliflora* (ver Tabla 2, Capítulo II) y, probablemente, también bajo los arbustos de *A. farnesiana*. Todos los análisis fueron llevados a cabo por el Laboratorio de Suelos de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

3.3. Análisis de Datos

En cada sitio, analizamos las diferencias de la abundancia de los cactus usando un ANOVA de 2-vías, el cual implementamos usando Modelos Lineales Generalizados (GLM). La variable dependiente fue el número de cactus globosos, mientras que las variables independientes fueron el mesohabitat (bajo arbusto aislado/sitios abiertos) y la especie de cactus (*M. schatzlii*/*M. mammillaris*). En cada sitio, utilizamos pruebas de χ^2 para evaluar la hipótesis nula que el número cactus globosos bajo cada arbusto es proporcional a la cobertura producida por cada especie de leguminosa. Obtuvimos los datos de cobertura y la proporción de suelo desnudo de un trabajo previo realizado en la zona (Capítulo II). Calculamos el cociente entre los valores observados y esperados para establecer el índice de asociación propuesto por Drezner (2006). Condujimos pruebas de residuales estandarizados (PRE) para examinar la significancia de cada celda, presumiendo que

cualquier valor $>|2|$ aporta significativamente a la desviación de la distribución normal de los residuales (Greig-Smith 1983).

Utilizamos pruebas de Kolmogorov-Smirnov ($D_{m,n}$) para evaluar las diferencias en la abundancia de cactus globosos bajo la copa los arbustos aislados y en sitios abiertos. $D_{m,n}$ es igual a $\max |S_m(X) - S_n(X)|$, donde $S_m(X)$ es la distribución de frecuencias observada de los cactus bajo una especie m y $S_n(X)$ es la distribución relativa acumulada de cactus globosos en sitios abiertos n (Siegel & Castellan 1995). Calculamos la significancia del valor de $D_{m,n}$ observado usando la relación $\chi^2 = 4D_{m,n}^2 (mn/m+n)$, el cual es similar a la distribución χ^2 con g.l.=2 (Goodman 1954). En todos casos, usamos un nivel de rechazo de 0,05. Finalmente, utilizamos diferentes pruebas de χ^2 para evaluar la hipótesis nula que el número de cactus globosos es proporcional a la distribución de las cuatro clases de tamaño. Aplicamos este análisis para explorar la existencia de mejores micrositos bajo la copa de ambas leguminosas arbustivas comparadas con sitios abiertos.

4. Resultados

4.1. Valoración de la asociación espacial

En total, registramos 550 individuos de cactus globosos, de los cuales, 457 individuos de *M. schatzlii* y *M. mammillaris* crecían bajo arbustos aislados de *A. farnesiana* (174 ind.; 31,6%) y *P. juliflora* (283 ind.; 51,4%), y 93 de ellos en sitios abiertos (16,9%).

En el sitio xérico, detectamos un efecto significativo del mesohábitat ($F_{(1,36)} = 21,8$; $p < 0,0001$) y la especie de cactus ($F_{(1,36)} = 14,8$; $p = 0,0003$; Fig. 1) en el número de individuos que crecen bajo la copa de arbustos de *A. farnesiana*. Bajo la copa de estos arbustos, el número de individuos de *M. schatzlii* fue significativamente mayor (4

ind./arbusto \pm 4,58; media \pm DE) al de *M. mammillaris* (1,2 ind./arbusto \pm 2,09) y, en conjunto, la abundancia de cactus globosos bajo la copa de *A. farnesiana* (4,3 ind \pm 4,7) fue significativamente mayor a la registrada en sitios abiertos (0,9 ind. \pm 1,3). De manera similar, también detectamos un efecto significativo del mesohábitat ($F_{(1,28)} = 16,2$; $p < 0,0001$) y la especie de cactus ($F_{(1,28)} = 4,7$; $p = 0,03$; Fig. 1) en el número de individuos que crecen bajo la copa de arbustos de *P. juliflora*. En este caso, el número de individuos de *M. schatzlii* fue significativamente menor (4,1 ind./arbusto \pm 4,24) al de *M. mammillaris* (5,96 ind./arbusto \pm 9,8) y, en conjunto, la abundancia de cactus globosos bajo estos arbustos fue significativamente mayor (7,6 ind. \pm 9,7) al que registramos en sitios abiertos (0,4 ind. \pm 1,2). Por otra parte, detectamos que el número de cactus globosos bajo ambas especies de leguminosas arbustivas fue significativamente mayor a los valores esperados por la cobertura de cada especie ($\chi^2 = 688,8$; g.l.= 2; $p < 0,0001$). Con este análisis detectamos que los individuos de *M. schatzlii* crecen espacialmente asociados a arbustos de *A. farnesiana* (Cociente_{obs/exp} = 1,72; PRE = |6,14|) y *P. juliflora* (Cociente_{obs/exp} = 1,63; PRE = |3,54|), mientras que individuos de *M. mammillaris* están únicamente asociados a los arbustos de *P. juliflora* (Cociente_{obs/exp} = 5,14; PRE = |23,2|; Fig. 2). Ambas especies de cactus mostraron un número significativamente menor de individuos en los sitios abiertos cuando los comparamos con los valores esperados por azar (PRE $>$ |2|; Fig. 2). No registramos individuos con daño físico en ninguno de los mesohábitats.

En el sitio méxico, no detectamos un efecto significativo del mesohábitat y la especie de cactus en el número de individuos que crecen bajo la copa de arbustos de *A. farnesiana* y *P. juliflora* ($p > 0,05$ en ambos casos). Sin embargo, el número de cactus que registramos bajo ambas especies de leguminosas arbustivas fue significativamente mayor a

los valores esperados por su cobertura ($\chi^2 = 143,2$; g.l.= 2; $p < 0,0001$). En este sitio, encontramos que los individuos de *M. schatzlii* y *M. mamillaris* están únicamente asociados a los arbustos de *P. juliflora* (Cociente_{obs/exp} = 2,77 y 3,87; PRE = |5,63| y |9,45|, respectivamente; Fig. 2). Por otra parte, no registramos individuos de *M. schatzlii* con daño físico en ninguno de los mesohábitats; sin embargo, bajo *P. juliflora* la proporción de individuos de *M. mamillaris* con daño físico (pisoteo; 73,8%) fue significativamente mayor a la proporción de individuos intactos (26,2%; prueba de Proporciones, $p < 0,0001$), mientras que no encontramos diferencias entre la proporción de individuos dañados e intactos bajo los arbustos de *A. farnesiana* y en los sitios abiertos, (prueba de Proporciones, $p = 0,68$ y $p = 0,34$; respectivamente).

En el sitio xérico, el análisis sobre las diferencias de la abundancia de ambos cactus con relación a la distancia del tronco principal y los sitios abiertos, mostró que la distribución observada de *M. mamillaris* bajo *A. farnesiana* y *P. juliflora* es significativamente mayor a su distribución acumulada en sitios abiertos ($\chi^2 = 14,8$ y $\chi^2 = 35,3$; respectivamente, con g.l.= 2 y $p < 0,0001$ en ambos casos). Bajo arbustos de *A. farnesiana*, encontramos la mayor desviación en las distribuciones acumuladas en distancias intermedias con relación al tronco principal de estos arbustos (21-40%, $D_{m,n} = |0,43|$), mientras que bajo *P. juliflora*, el valor de mayor desviación fue encontrado cerca del borde del follaje de la copa (61-80%, $D_{m,n} = |0,66|$). En el sitio méxico, detectamos que solamente la distribución acumulada de *M. schatzlii* bajo *P. juliflora* fue significativamente mayor a su distribución observada en los sitios abiertos ($\chi^2 = 16,9$; g.l.= 2; $p < 0,0001$), donde registramos que el mayor valor de desviación corresponde a distancias intermedias con relación al tronco principal de estos arbustos perennes (41-60%, $D_{m,n} = |0,5|$).

En ambos sitios, el tamaño promedio (diámetro) de *M. schatzlii* y *M. mamillaris* bajo la copa de ambas especies arbustivas no fue diferente de aquellas que crecen en sitios abiertos (Tabla 1). En el sitio xérico, el análisis del número total de cactus pertenecientes a las cuatro categorías de tamaño mostró alta presencia de individuos de 1-6 cm de diámetro, los cuales registramos principalmente bajo arbustos de *P. juliflora* y reflejan la alta presencia de *M. mamillaris* en esta categoría de tamaño ($\chi^2 = 54,6$; g.l.= 6; $p < 0,0001$; Fig. 3a). No detectamos diferencias por categoría de tamaño en el sitio méxico ($\chi^2 = 8,1$; g.l.= 6; $p = 0,25$; Fig. 3b).

4.2. Propiedades químicas del suelo

En ambos sitios, los contenidos de materia orgánica y las concentraciones de nitrógeno, fósforo y potasio fueron mayores bajo la copa de ambas especies de leguminosas que en sitios abiertos, las cuales variaron con relación a la distancia del tronco principal de estos arbustos (Tabla 2). Registramos altas concentraciones de nitrógeno y materia orgánica bajo los arbustos que crecen en el sitio méxico comparados con aquellos que registramos en el sitio xérico (Tabla 2). Encontramos altas concentraciones de fósforo bajo *P. juliflora* en el sitio xérico (17,5 ppm – 37,1 ppm; min – max), las cuales fueron mayores a los que obtuvimos para *A. farnesiana* en este sitio (9.1 ppm – 10.5 ppm) y, además, fueron superiores a las concentraciones que existen bajo ambos arbustos en el sitio méxico (*P. juliflora*: 3,5 ppm – 14,7 ppm; *A. farnesiana*: 0,0 ppm – 3.5 ppm). Finalmente, las concentraciones de potasio bajo ambas leguminosas arbustivas fueron levemente superiores en el sitio méxico (Tabla 2).

5. Discusión y Conclusiones

Nuestros resultados apoyan la hipótesis inicial sobre la existencia de asociaciones espaciales entre cactus globosos y leguminosas arbustivas en el sitio xérico estudiado. Encontramos una estrecha asociación espacial entre *M. schatzlii* y *M. mammillaris* y ambas leguminosas arbustivas en el sitio xérico, el cual presenta un avanzado proceso de desertización que sugiere un elevado estrés hídrico para el crecimiento de las plantas en este hábitat. La asociación de estos cactus con leguminosas arbustivas podría permitir la acumulación de mayor biomasa bajo la copa de estos arbustos que en sitios abiertos (Fig. 3), junto con una disposición poco estocástica de las poblaciones de ambos cactus. Este patrón sugiere que algunos mecanismos podrían operar y explicar nuestros resultados, entre ellos, la amortiguación de las altas temperaturas y las modificaciones de las propiedades del suelo bajo la copa de estas leguminosas pueden ser mencionadas (Valiente-Banuet *et al.* 1991; Rossi & Villagra 2003). De hecho, encontramos altas concentraciones de materia orgánica, nitrógeno, fósforo y potasio bajo ambas especies de leguminosas arbustivas, las cuales podrían explicar el patrón agregado de la disposición espacial de ambos cactus. Las concentraciones de materia orgánica y nitrógeno que registramos bajo los arbustos duplicaron los valores obtenidos en los sitios abiertos, lo cual apunta a la importancia de ambas leguminosas como “islas de fertilidad” y sus consecuencias sobre el establecimiento de ambos cactus (Tabla 2). Estas modificaciones del suelo podrían explicar parcialmente la distribución unimodal de *M. mammillaris* bajo la copa de ambas leguminosas. Por otra parte, aunque muchos estudios han evaluado las asociaciones espaciales entre plantas suculentas y sus potenciales plantas nodriza (ver Godínez-Álvarez *et al.* 2003 para una lista detallada de las asociaciones reportadas), ninguno de ellos reporta asociaciones espaciales

que pudieran ser especie-específicos (*sensu* Callaway 1998). Si estas asociaciones ocurren, otros mecanismos como la depredación diferencial de semillas, las relaciones hídricas que resultan del levantamiento hidráulico o la presencia de aleloquímicos en las hojas, ramas o raíces de las leguminosas podrían reducir la presencia de alguna de estas dos especies y explicar nuestros resultados. Sin embargo, esta es una hipótesis inicial y debe ser interpretada con cautela. Así, las siguientes preguntas permanecen abiertas: i) ¿Existe una relación especie-específica entre ambos cactus globosos y sus potenciales plantas nodriza? y ii) ¿Cómo afecta el proceso de desertización del sitio xérico estas interacciones?.

Por otra parte, nuestros datos sustentan evidencia previa sobre la existencia del fenómeno del síndrome nodriza en el enclave (Larrea-Alcázar & Soriano 2006). El número de cactus globosos bajo la copa de *P. juliflora* y *A. farnesiana* fue significativamente mayor a los valores esperados por su cobertura. Así, las modificaciones químicas del suelo producidas por ambas especies sugieren que estos parches de fertilidad podrían ser ocupados, tanto por plantas suculentas con diferentes formas de crecimiento, como por otras especies contribuyendo, así, a incrementar la diversidad local en estos hábitats. Sin embargo, la presencia de cactus globosos en sitios abiertos, muchas veces completamente desprovistos de vegetación, también sugiere que estas especies no están restringidas a áreas bajo la copa de arbustos perennes. Sobre este tema, Nobel *et al.* (1986) han sugerido que algunas plantas suculentas pueden tolerar drásticas condiciones ambientales y Godínez-Álvarez *et al.* (2003) sugieren que algunas rocas, diferentes irregularidades de la superficie del suelo o algunas plantas podrían actuar como efímeras plantas benefactoras favoreciendo la germinación y la supervivencia de algunos cactus, lo cual parece ser un hecho para una especie de *Melocactus* (*M. curvispinus*; J. Nassar, com. pers.). No obstante, la sombra

producida por las densas copas de especies de leguminosas arbustivas ha sido propuesta como el principal factor que permite el establecimiento de nuevos individuos, debido a que es capaz de amortiguar las elevadas temperaturas que ocurren en los hábitats semiáridos y, sobre todo, puede reducir la evapotranspiración del suelo (Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Suzán *et al.* 1996). Muchas especies de cactus globosos no cuentan con mecanismos que les permitan controlar la temperatura y se ven obligados a aumentar o reducir su temperatura de acuerdo con la temperatura ambiental (Nobel *et al.* 1986). Especies completamente cubiertas por espinas, tales como *Mammillaria pectinifera* (Rodríguez 1998) son encontradas bajo plantas nodriza y en sitios abiertos, sugiriendo que las espinas pueden ser una efectiva protección en contra de la elevada radiación solar. Nuestros resultados muestran que ambos cactus globosos son encontrados en mayor cantidad bajo la copa de ambas especies leguminosas, lo cual sustenta la hipótesis que estas especies de plantas suculentas pueden requerir de plantas nodriza para su establecimiento en el sitio xérico. Arbustos de ambas especies de leguminosas pueden ser temporalmente usados por pequeños lagartos, *Cnemidophorus lemniscatus* L. y *Ameiva provिताae* García-Pérez, los cuales pueden consumir ocasionalmente las semillas de cactus columnares (Capítulo III) y, probablemente, también frutos y semillas de ambos cactus globosos. De esta forma, el inicio de la asociación espacial entre *M. schatzlii* y *M. mammillaris* y sus potenciales plantas nodriza podría depender de los mecanismos de dispersión de semillas y de la deposición no aleatoria de las mismas.

Encontramos una significativa pero débil asociación espacial entre *M. schatzlii* y *M. mammillaris* y arbustos aislados de *P. juliflora* en el sitio méxico (Fig. 2), lo cual sugiere la importancia relativa de la facilitación para el establecimiento de estas especies en este

hábitat. No obstante, el sitio méxico que estudiamos está caracterizado por una elevada presencia de ganado caprino y ovino, los cuales podrían afectar los patrones de regeneración natural de los cactus. De hecho, la proporción de individuos de *M. mammillaris* parcial o completamente dañados fue alta en este sitio (73,8%), sugiriendo la fragilidad de esta especie al pisoteo por chivos y su posible efecto sobre la disposición espacial de sus poblaciones. Estos animales frecuentemente usan la sombra de los arbustos de *P. juliflora* para evitar las altas temperaturas del medio día, probablemente pisoteando los pequeños cactus que encuentran bajo estos arbustos. Curiosamente, no registramos individuos de *M. schatzlii* con marcas provocadas por el pisoteo de estos animales sugiriendo que esta especie podría ser más resistente a este tipo de daño físico. Así, nuestros resultados sobre la asociación espacial entre *M. mammillaris* y ambas especies de leguminosas arbustivas debe ser interpretada con cautela debido a la sensibilidad de esta especie al daño físico, mientras que nuestros datos sobre la asociación espacial entre *M. schatzlii* sustentan parcialmente la hipótesis de la importancia de la facilitación en sitios xéricos. De hecho, aunque algunas especies de cactus globosos tienen una alta tolerancia fisiológica al calor (Smith *et al.* 1984), nuestros resultados sugieren que los individuos de *M. schatzlii* en este sitio podrían requerir de una planta nodriza en algún estado de su desarrollo.

En conclusión, diferentes estudios han reportado asociaciones espaciales positivas entre arbustos perennes y diferentes cactáceas en todas sus formas de crecimiento (Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Flores & Jurado 2003). Este es el primer estudio que reporta la existencia de estas asociaciones entre pequeñas plantas suculentas y leguminosas arbustivas en una zona semiárida andina. Esto sugiere la importancia de la facilitación para

la regeneración natural de estos cactus, sobre todo, en ambientes abióticamente estresantes. Pocos estudios han reportado especies de leguminosas arbustivas como plantas benefactoras para pequeños cactus globosos, entre ellos, *Olneya tesota* y *Lycium andersonii* (Suzán *et al.* 1996) pueden ser mencionados. Así, nuestros resultados sugieren la importancia biogeográfica de *P. juliflora* y *A. farnesiana*, las cuales crecen en todos los enclaves semiáridos y en la parte costera de Venezuela. Esta información es esencial para incrementar nuestro conocimiento sobre estas interacciones ecológicas, así como la importancia de estas especies leguminosas y la facilitación, para la conservación *in situ* de estos cactus, la forma de vida que ellos representan y la diversidad local de este ecosistema semiárido tropical.

Agradecemos a C.J. Figueredo y C. Aranguren por su valiosa asistencia en el campo y a M. Muñoz por su predisposición para llevar a cabo los análisis de las muestras de suelo. Queremos reconocer los comentarios y sugerencias realizadas R. López a las versiones preliminares del manuscrito. El trabajo fue subvencionado con fondos otorgados por The Rufford Small Grant for Nature Conservation (RSG, Beca 17.01.06), la Red Latinoamericana de Botánica (Beca RLB-02-D2) y parcialmente por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA, Proyecto C-1306-05-01-E). Todas las subvenciones son gentilmente agradecidas.

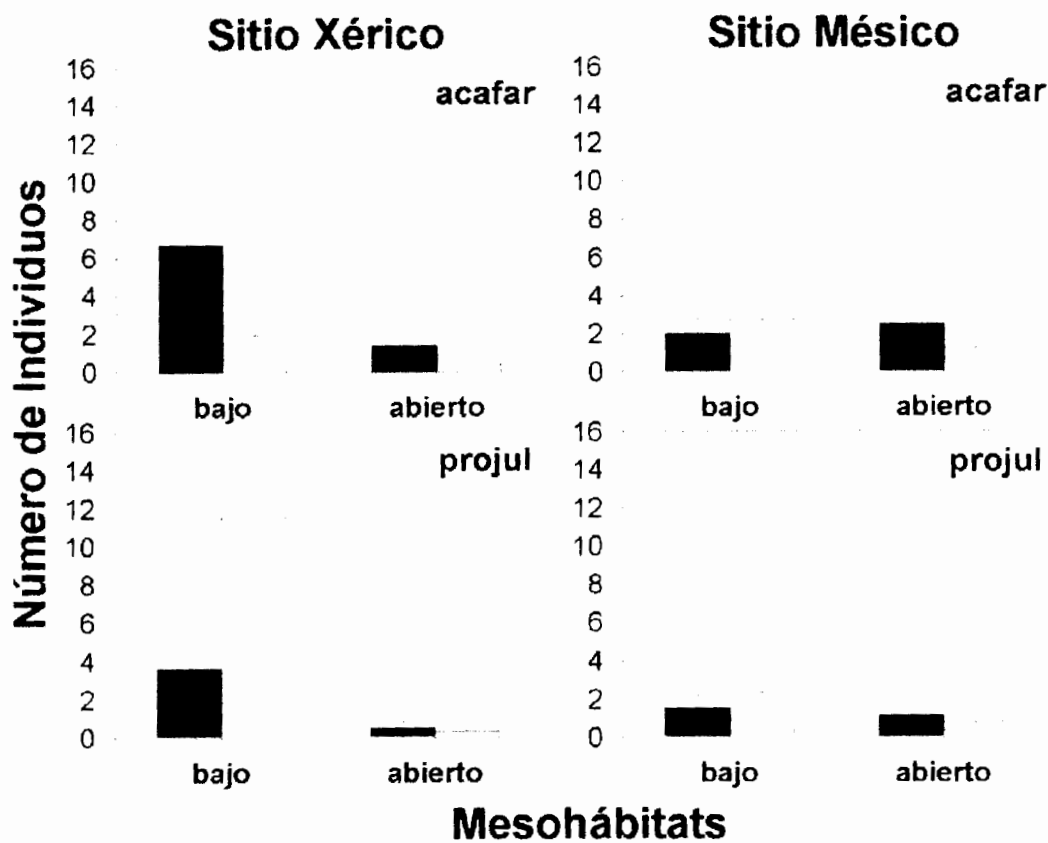


Figura 1. Número de individuos de *Melocactus schatzlii* (barras negras) y *Mammillaria mammillaris* (barras grises) creciendo bajo arbustos de *Acacia farnesiana* (**acafar**) y *Prosopis juliflora* (**projul**) en un sitio mésico y un sitio xérico del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela.

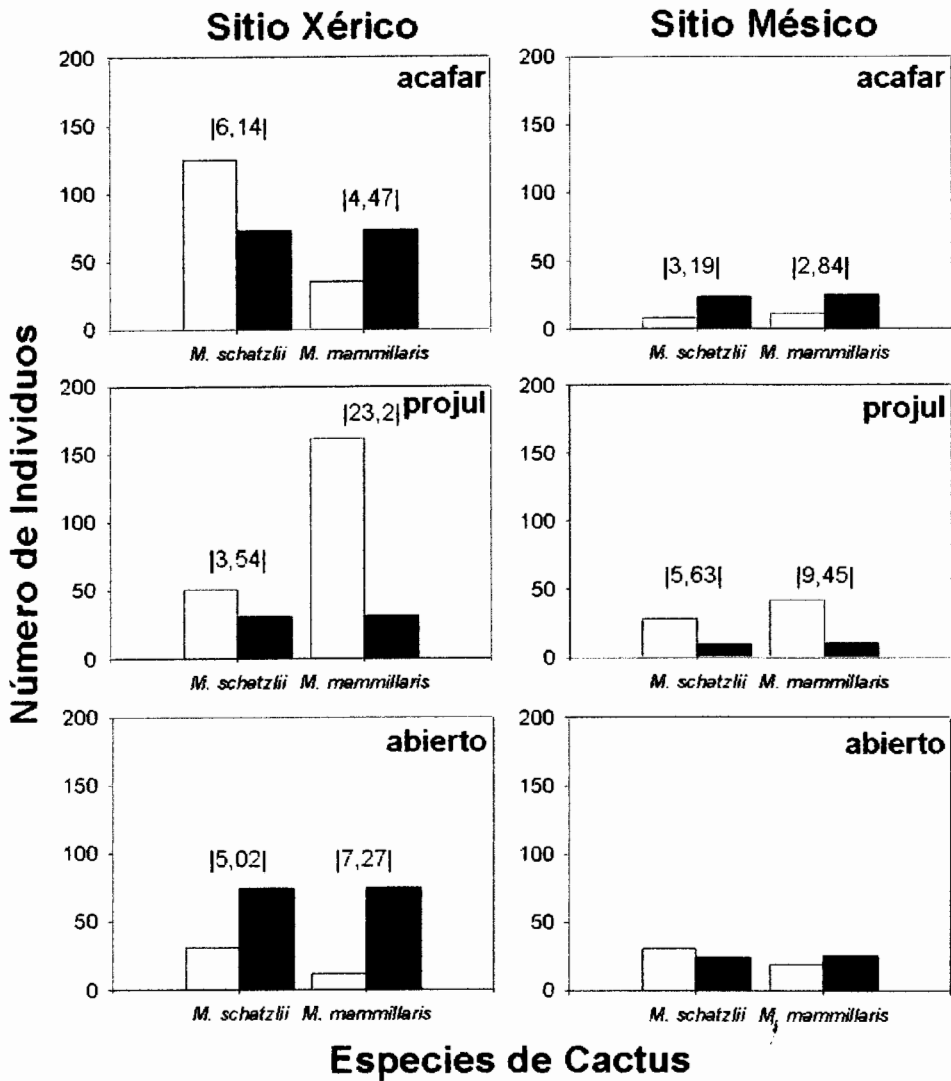


Figura 2. Valores observados (*barras grises*) y esperados (*barras negras*) de *Melocactus schatzlii* y *Mammillaria mammillaris* creciendo bajo arbustos de *Acacia farnesiana* (**acafar**), *Prosopis juliflora* (**projul**) y sitios abiertos (**abierto**) en dos hábitats contrastantes (mésico/xérico) del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Los valores absolutos mostrados son significativos para el 5% de la distribución normal de los residuales.

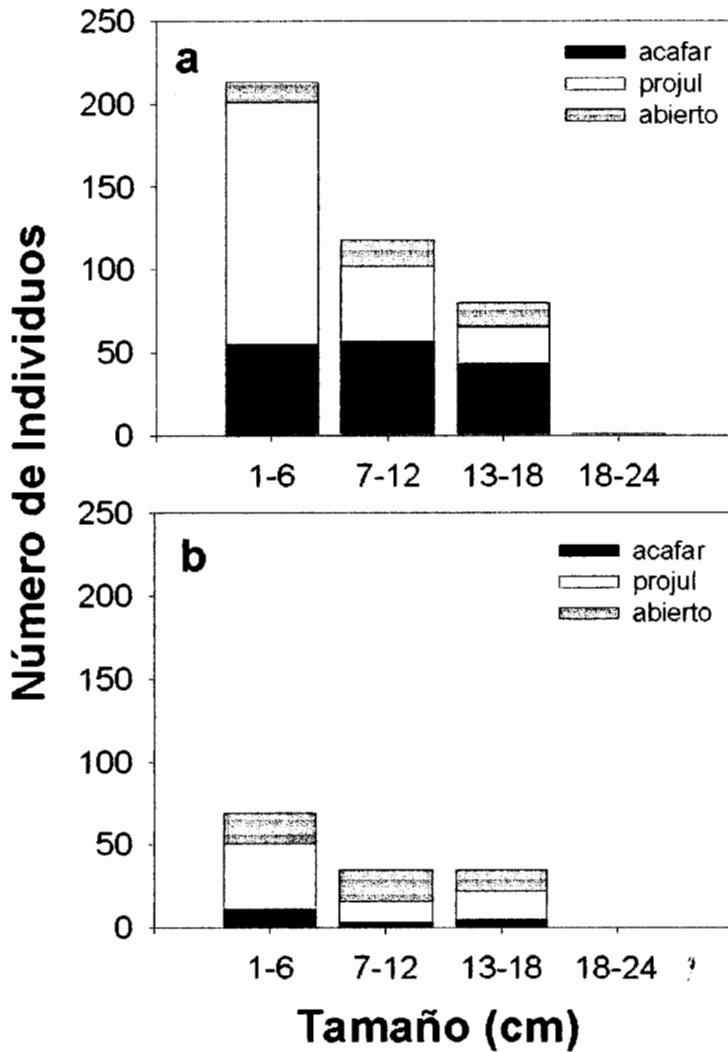


Figura 3. Número total de cactus globosos pertenecientes a cuatro categorías de tamaño creciendo bajo arbustos de *Acacia farnesiana* (**acafar**), *Prosopis juliflora* (**projul**) y en sitios abiertos (**abierto**) en un sitio xérico (**a**) y un sitio méxico (**b**) de Los Andes de Venezuela.

Tabla 1. Media (\pm EE) y distancias mínimas y máximas (diámetro, cm) de *Melocactus schatzlii* y *Mammillaria mammillaris* creciendo bajo arbustos aislados de *Acacia farnesiana* y *Prosopis flexuosa* y en sitios abiertos en dos hábitats contrastantes del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela.

Sitio y Especie de Cactus	Especie de Leguminosa Arbustiva y Sitios Abiertos					
	<i>Acacia farnesiana</i>		<i>Prosopis juliflora</i>		Sitios Abiertos	
	Media	Min-Max	Media	Min-Max	Media	Min-Max
SITIO XÉRICO						
<i>Melocactus schatzlii</i> (n = 202)	10,6 (0,35)	2,5 – 21,5	10,9 (0,49)	2,5 – 17	12,3 (0,48)	4 – 18
<i>Mammillaria mammillaris</i> (n = 209)	4,6 (0,24)	2,5 – 7	4,9 (0,1)	1,7 – 8	4,7 (0,38)	2,5 – 8
SITIO MÉSICO						
<i>Melocactus schatzlii</i> (n = 67)	12,1 (0,69)	8 – 14	12,7 (0,33)	8 – 16,5	11,4 (0,51)	3 – 15
<i>Mammillaria mammillaris</i> (n = 72)	4,4 (0,24)	3 – 6	4,5 (0,15)	2 – 6,5	4,5 (0,3)	3 – 7,5

Tabla 2. Propiedades del suelo bajo arbustos aislados de *Acacia farnesiana* y *Prosopis juliflora* y sitios abiertos con poca vegetación en dos hábitats contrastantes del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela (MO: Materia Orgánica; N: Nitrógeno; P: Fósforo; K: Potasio). Cinco muestras de suelo para agrupadas por tratamiento para obtener muestras compuestas de cada condición y localidad.

		Distancia proporcional al tronco principal del arbusto					Sitios Abiertos
		0-20%	21-40%	41-60%	61-80%	81-100%	
<i>SITIO XÉRICO</i>							
<i>A. farnesiana</i>	MO%	3,29	2,40	1,95	2,13	1,87	1,07
	N%	0,14	0,14	0,13	0,11	0,11	0,07
	P(ppm)	10,5	9,1	9,1	9,1	9,1	26,6
	K(ppm)	0,41	0,50	0,35	0,36	0,47	0,33
<i>P. juliflora</i>	MO%	3,46	3,82	4,80	3,73	2,39	
	N%	0,21	0,20	0,16	0,14	0,11	
	P(ppm)	37,1	28,0	25,2	18,9	17,5	
	K(ppm)	0,77	0,64	0,77	0,84	0,52	
<i>SITIO MÉSICO</i>							
<i>A. farnesiana</i>	MO%	5,89	6,79	6,69	4,73	4,89	4,44
	N%	0,25	0,26	0,25	0,23	0,23	0,18
	P(ppm)	1,89	3,50	4,90	0,00	2,80	8,40
	K(ppm)	1,04	0,98	1,02	0,97	1,06	0,91
<i>P. juliflora</i>	MO%	5,89	6,88	5,63	4,64	4,55	
	N%	0,32	0,35	0,30	0,22	0,24	
	P(ppm)	13,3	14,7	8,40	3,50	8,40	
	K(ppm)	1,07	1,66	1,04	0,90	1,06	

Anexo II – Remoción de semillas de cactus columnares por *Pheidole fallax* (Myrmicinae)

Formato Acta Oecologica

Daniel M. Larrea-Alcázar & Pascual J. Soriano

Programa de Postgrado en Ecología Tropical, PET

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, ICAE

Universidad de Los Andes, Venezuela

Resumen

Examinamos la asociación espacial de los nidos de *Pheidole fallax* (Formicidae: Myrmicinae) con especies de plantas dominantes que crecen en un espinar y un cardonal del enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela. Determinamos si esta hormiga remueve diferencialmente las semillas de *Stenocereus griseus* (Haw.) F. Busxb. y *Cereus repandus* (L.) Backeb., las especies de cactus columnares más abundantes del enclave. Evaluamos el efecto de la presencia de pulpa fresca o residuos de ella en las heces del principal consumidor de los frutos (*Glossophaga longirostris* Miller, Chiroptera: Glossophaginae) sobre la tasa de remoción de las semillas de ambos cactus. Incluimos un análisis del comportamiento de dominancia de *P. fallax* con relación a las especies de hormigas que pueden ser atraídas por las semillas y/o la pulpa. Nuestros resultados sugieren que en el espinar los nidos están espacialmente asociados a individuos de *Prosopis juliflora* DC. y *S. griseus*, mientras que en el cardonal, además de estas especies, los nidos se encuentran asociados a individuos de *Croton ovalifolius* Vahl. y *C. repandus*. En ambos sitios, la remoción de las semillas de *S. griseus* fue significativamente mayor a las de *C. repandus*, sugiriendo el consumo preferencial de las semillas de esta especie. Registramos siete especies de hormigas que fueron atraídas por las semillas y/o la pulpa en alguna de las

cuatro condiciones que ofrecimos sobre el suelo. Obreras y hormigas soldados de *P. fallax* fueron las únicas que llegaron a controlar las semillas de los tratamientos con o sin pulpa fresca (>10 ind.) y fueron las principales consumidoras de las semillas dispersadas, con o sin rastros de pulpa. No obstante, además de *P. fallax*, individuos de cuatro de las siete especies de hormigas registradas removieron ocasionalmente algunas de las semillas de los tratamientos (*Acromyrmex rugosus* (F. Smith), *Camponotus* sp. 2, *Ectatomma ruidum* Roger y *Pheidole* sp. 1). Postulamos que la remoción de semillas por *P. fallax* involucra complejas interacciones que van desde interacciones competitivas debidas a la presencia o no de pulpa, la identidad de la semilla y la presencia de elementos leñosos cerca de sus nidos.

Palabras clave: Andes, cactáceas columnares, depredación de semillas, hormigas, Venezuela, zonas semiáridas.

Introducción

La regeneración natural de los cactus columnares depende de la dispersión de sus semillas a sitios favorables que permitan la germinación y el establecimiento de las plántulas (Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2000; Godínez-Álvarez *et al.* 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Sin embargo, otros procesos pueden disminuir la presencia de las semillas que llegan al suelo, entre ellos, las altas tasas de remoción producidas por hormigas completa o facultativamente granívoras (Godínez-Álvarez *et al.* 2002; Ibáñez & Soriano 2004), muchas de las cuales son omnívoras desde el punto de vista de su dieta y mirmicinos generalizados desde el punto de vista de su actividad y dominancia (Bestelmeyer & Wiens 1996). En general, las hormigas granívoras tienden a remover las semillas dependiendo de su tamaño, morfología y, sobre todo, su disponibilidad en el suelo. No obstante algunas de ellas pueden ser extremadamente selectivas, especializándose sobre una o unas pocas especies de semillas (Brown 1979; Andersen *et al.* 2000). La actividad de estas hormigas puede ser limitada por las altas temperaturas que alcanzan los suelos en los ecosistemas semiáridos y se ha demostrado que la sombra producida por arbustos perennes, una forma de vida dominante de estos hábitats, puede favorecer su actividad en periodos de alto estrés térmico (>30-35°C, Davidson 1998; Bestelmeyer 2000, Capítulo III) y, así, proveer condiciones favorables para la presencia de sus nidos (Bestelmeyer & Schooley 1999).

En hábitats tropicales húmedos, muchas especies de hormigas remueven las semillas embebidas en las heces de vertebrados frugívoros, muchas veces actuando como dispersores secundarios de estas semillas (Pizo & Oliveira 1999; Pizo *et al.* 2005). En los ecosistemas semiáridos, los frutos carnosos de los cactus columnares son los únicos que ofrecen altas recompensas de agua y carbohidratos a sus consumidores (Ramoni-Perazzi &

Bianchi-Ballesteros 2004), el cual obtienen consumiendo la pulpa de las bayas dehiscentes que caracterizan a estos frutos. Así, las semillas arriban al suelo bajo diferentes condiciones, por ejemplo, algunas pueden llegar embebidas o no en pequeñas porciones de pulpa sin pasar por el tracto digestivo de algún dispersor, mientras que otras son dispersadas por especies de vertebrados quienes defecan las semillas con o sin rastros de pulpa. Esto sugiere que semillas con diferentes características de presencia o ausencia de pulpa podrían atraer diferentes especies de hormigas, las cuales podrían consumir la pulpa y/o remover las semillas, afectando los patrones de disposición espacial de la sombra de semillas generada por los consumidores primarios de los frutos de los cactus.

En el enclave semiárido de Lagunillas (Venezuela), las semillas de los cactus columnares, tales como *Stenocereus griseus* (Haw.) F. Busxb. y *Cereus repandus* (L.) Backeb., son consumidas por *Pheidole fallax* Mayr (Ibáñez & Soriano 2004, Capítulo III). No obstante, además de su importancia comparada con otros grupos taxonómicos (aves y roedores) conocemos poco sobre la dinámica de la remoción de las semillas producida por estas hormigas. En este trabajo evaluamos en dos hábitats contrastantes (espinar vs. cardonal) algunos aspectos ecológicos sobre la remoción de semillas producida por *P. fallax*. Específicamente, examinamos las siguientes preguntas: 1) ¿Están espacialmente asociados los nidos de *P. fallax* con las principales especies de arbustos perennes y cactus columnares que crecen en el enclave, 2) ¿Existen diferencias en la remoción de las semillas de *S. griseus* y *C. repandus*? y 3) ¿Cuál es el efecto de la presencia de la pulpa o rastros de ella en las heces de los principales consumidores de los frutos sobre la remoción de las semillas?.

Sitio de Estudio

Implementamos el estudio en el enclave semiárido de Lagunillas en Los Andes de Venezuela (262 Km²; Soriano & Ruíz 2002). La precipitación media anual oscila entre 450 y 550 mm, con periodos de lluvia entre abril-mayo y septiembre-octubre. El régimen de temperaturas es isotérmico con una temperatura media anual de 22°C. La vegetación del área corresponde a un arbustal espinoso (Ataroff & Sarmiento 2003) y contiene diferentes comunidades vegetales que van desde sitios xéricos o “cardonales”, fuertemente dominados por especies de cactus columnares como *S. griseus*, *C. repandus* y *Pilosocereus tillianus* Gruber & Schaftzl., hasta sitios méxicos o “espinares”, los cuales se caracterizan por una mayor cobertura y abundancia de especies de leguminosas arbustivas como *Prosopis juliflora* DC. y *Acacia farnesiana* (Willd) L. (Soriano & Ruíz 2002). No existen diferencias en el régimen de precipitación entre ambos hábitats y los contrastes en la vegetación xerófila son consecuencia del tipo de suelo, su capacidad para almacenar agua y, sobre todo, la cercanía o no de cuerpos de agua (Capítulo II). Escogimos como sitio xérico un cardonal ubicado cerca de la hacienda Los Corrales (8°28'21" N y 71°28'18" W), a 2,5 Km al noroeste de la localidad de Los Araques y una altitud aproximada de 690 m, mientras que elegimos como sitio méxico un espinar bajo ubicado cerca de la laguna de Caparú (8°29'17" N y 71°20'16" W), a 3 Km al sudeste de la localidad de San Juan de Lagunillas y una altitud aproximada de 780 m. En ambos sitios, la vegetación natural es lentamente reemplazada por cultivos y tierras de pastoreo, junto con la extracción de grandes arbustos perennes, actividades que incrementan los procesos de erosión y desertización de ambas zonas.

Métodos

Asociación espacial entre nidos y plantas dominantes

Para determinar la asociación espacial entre los nidos de *P. fallax* y las especies de arbustos perennes o cactus columnares, medimos la distancia de los nidos a los arbustos perennes y cactus columnares más cercanos (d_i). Comparamos esta distancia con una distribución esperada por azar la cual obtuvimos con 100 puntos aleatorios ubicados sobre transectos lineales de 100 m de longitud (cardonal: 16 transectos; espinar: 18 transectos), midiendo la distancia de cada punto al arbusto perenne y cactus columnar más cercano (d_j).

Examinamos la hipótesis que la asociación espacial entre los nidos de *P. fallax* y las especies de arbustos perennes o cactus columnares puede ser dependiente de la distancia. Así, si los nidos están espacialmente asociados a alguna de estas especies, la distancia d_i debería ser significativamente menor a la distancia d_j . Para ubicar los nidos utilizamos dulces como cebos para atraer a las hormigas, los cuales colocamos cada 10 m a lo largo de cada transecto lineal. Para comparar las distancias d_i y d_j utilizamos un ANOVA de 1-vía en cada sitio y pruebas de Tukey para las comparaciones *a posteriori* (Zar 1996).

Preferencia de consumo

Evaluamos mediante un experimento de campo si los individuos de *P. fallax* muestran preferencias de consumo por las semillas de *S. griseus* o *C. repandus*. Utilizamos en estos experimentos semillas pasadas por el tracto digestivo del principal consumidor de los frutos de ambas especies (*Glosophaga longirostris* Miller, Chiroptera: Glossophaginae; Soriano & Ruíz 2002). Obtuvimos las semillas en condiciones de laboratorio ofreciendo pulpa fresca de 20-25 frutos a 6-8 individuos de *G. longirostris*. Colectamos las semillas de las

heces de los murciélagos, las cuales secamos en papel filtro y almacenamos en pequeñas bolsas hasta que llevamos a cabo los experimentos. En cada sitio, instalamos cuatro grupos de 12 semillas (dos grupos para cada especie de cactus) alrededor de nidos focales (16 nidos/sitio). Ubicamos cada grupo de semillas a 0,40 m de distancia de la entrada de cada nido y fijamos su orientación en función de los cuatro puntos cardinales (Norte/Sur/Este/Oeste) para evitar sesgos de muestreo debido a que algunas obreras podrían buscar las semillas en un sitio en particular o mostrar preferencias de orientación en la búsqueda de su alimento. Rotamos la ubicación de cada especie de manera que cada orientación quedó replicada ocho veces. Registramos el número de semillas removidas en intervalos de 15 min. durante una hora. Consideramos como semilla removida aquella que no localizamos dentro de 20-25 cm de radio con relación a la ubicación inicial de las semillas. Realizamos todos los experimentos entre las 09:00 y 12:00 horas y utilizamos diferentes nidos en cada sitio para evitar respuestas aprendidas de los individuos de cada nido.

Analizamos las diferencias en la remoción de semillas utilizando un ANOVA de medidas repetidas de 3-vías. Consideramos como variables independientes el sitio (cardinal/espinar), la orientación (Norte/Sur/Este/Oeste) y la especie de cactus (*S. griseus*/*C. repandus*) y como variable dependiente el número de semillas removidas. Debido a que los datos no cumplieron el supuesto de esfericidad (prueba de Mauchly), utilizamos pruebas multivariadas para verificar la significancia de las interacciones (pruebas de Wilks' Lambda, Pillai-Bartlett, Hotelling-Lawley) y pruebas de Tukey para las comparaciones *a posteriori* (Zar 1996).

Condición del recurso y comportamiento de dominancia

Obtuvimos semillas embebidas en heces frescas de murciélagos y en pulpa fresca de frutos maduros de *C. repandus* para determinar el efecto de la presencia de la pulpa en la remoción de semillas por *P. fallax*. De manera complementaria, utilizamos estos experimentos para examinar el comportamiento de dominancia de *P. fallax* con relación a otras especies de hormigas que podrían ser atraídas por las semillas, pulpa fresca o rastros de ella en las heces. En cada sitio, instalamos cuatro tratamientos experimentales con 20 semillas en cada uno de ellos, los cuales dispusimos de la siguiente manera: a) semillas frescas con pulpa, b) semillas frescas sin pulpa, c) semillas dispersadas con rastros de pulpa, d) semillas dispersadas sin rastros de pulpa. En cada caso, eliminamos la pulpa de las semillas manualmente sin aplicar ningún tipo de lavado. Consideramos como unidad experimental los cuatro tratamientos operando juntos, los cuales ubicamos a 0,50-0,60 m de distancia entre ellas. En cada sitio, instalamos 40 unidades experimentales cada 10 m a lo largo de dos transectos lineales de 200 m de longitud. En cada tratamiento, colocamos las semillas sobre una tapa plástica plana de 3,0-3,5 cm de diámetro para facilitar la detección de las semillas durante los controles. Registramos el número de semillas removidas en intervalos de 20 min. durante 2 horas, incluyendo una medición final luego de 5-6 horas de iniciado el experimento. En cada intervalo, registramos todas las especies de hormigas que fueron atraídas por las semillas y/o la pulpa, incluyendo el número de individuos por cada especie y la remoción o no de las semillas de los tratamientos. Examinamos el comportamiento de dominancia de las hormigas en base a dos criterios: ocurrencia y control. Consideramos como *ocurrencia* la presencia de un taxón de hormigas representado por al menos un individuo y como *control* cuando la presencia de un taxon de hormigas

superaba los 10 individuos. Si más de una especie de hormiga era atraída por las semillas, consideramos que el taxón numéricamente superior ejercía control sobre las semillas (modificado de Besltelmeyer 2000). Colectamos especímenes de todas las especies que observamos sobre las semillas, las cuales fueron identificadas hasta especies o morfoespecie. Las identificaciones fueron realizadas por Antonio J. Pérez, Departamento de Biología, Universidad de Los Andes (ULA) y fueron validadas por John E. Latke, Museo del Instituto Zoología Agrícola, Universidad Central de Venezuela (UCV), Maracay, Venezuela.

Analizamos los datos utilizando un ANOVA de medidas repetidas, considerando como variables independientes el sitio (cardonal/espinar) y la condición del recurso (semillas con pulpa/semillas sin pulpa/semillas dispersadas con rastros de pulpa/semillas dispersadas sin rastros de pulpa) y como variable dependiente el número de semillas removidas. Debido a que los datos no cumplieron el supuesto de esfericidad (prueba de Mauchly), utilizamos pruebas multivariadas para verificar la significancia de las interacciones (pruebas de Wilks' Lambda, Pillai-Bartlett, Hotelling-Lawley) y pruebas de Tukey para las comparaciones *a posteriori* (Zar 1996). En todos los casos, utilizamos el programa Statistica, versión 6,0 (StatSoft 2001), con un nivel de rechazo de 0,05.

Resultados

Asociación espacial entre nidos y plantas dominantes

Encontramos diferencias significativas entre las distancias d_i y d_j en el cardonal ($F_{(5,162)} = 20,39$; $p < 0,0001$), donde ubicamos 27 nidos de *P. fallax* utilizando los 100 puntos al azar. Detectamos que los nidos están espacialmente asociados a dos especies de arbustos

perennes (*P. juliflora* y *Croton ovalifolius* Vahl.) y dos especies de cactus columnares (*S. griseus* y *C. repandus*; Tabla 1). De manera similar, registramos diferencias significativas entre las distancias d_i y d_j en el espinar ($F_{(5,327)} = 17,64$; $p < 0,0001$), donde encontramos 49 nidos de *P. fallax* usando los 100 puntos al azar. A diferencia del cardonal detectamos que los nidos están espacialmente asociados únicamente a individuos de *P. juliflora* y *S. griseus* (Tabla 1).

Preferencia de consumo

La remoción de las semillas fue independiente de su orientación al nido; sin embargo, encontramos un efecto significativo de la especie de cactus y el tiempo (Tabla 2). En conjunto, después de una hora la remoción de semillas de *S. griseus* (8,8 semillas \pm 3,89; media \pm DE) fue significativamente mayor a la remoción de semillas de *C. repandus* (5,7 semillas \pm 4,47) (prueba de Tukey = 57,78; $p = 0,0002$). En el cardonal, la remoción de semillas de *S. griseus* (7,9 semillas \pm 4,39) fue ~25% superior a la remoción de *C. repandus* (5,9 semillas \pm 4,83), mientras que en el espinar la remoción de semillas de *S. griseus* (9,8 semillas \pm 3,09) fue ~41% superior a la remoción de *C. repandus* (5,7 semillas \pm 4,15). No obstante, en ambos sitios registramos remoción completa de las 12 semillas, sobre todo, de semillas de *S. griseus* (cardonal: *S. griseus*: 12 casos, 37,5%; *C. repandus*: 8 casos, 25%; espinar: *S. griseus*: 18 casos, 56,3%; *C. repandus*: 5 casos, 15,6%).

Condición del recurso y comportamiento de dominancia

Encontramos un efecto significativo del sitio, la condición del recurso y el tiempo (Tabla 3). Después de 5-6 horas de iniciado el experimento, la remoción de semillas en el cardonal

(18,6 semillas \pm 4,01; media \pm DE) fue significativamente mayor a la que registramos en el espinar (12,9 semillas \pm 7,81) (prueba de Tukey = 15,87; $p < 0,0001$, Fig. 1). Por otra parte, la remoción de las semillas en los tratamientos con o sin pulpa fresca (17,4 semillas \pm 5,63; 17,7 semillas \pm 5,38; respectivamente) fue significativamente mayor a la remoción de los tratamientos con semillas consumidas por murciélagos con o sin rastros de pulpa (13,9 semillas \pm 8,08; 13,9 semillas \pm 6,99; respectivamente) (prueba de Tukey = 10,39; $p = 0,03$; prueba de Tukey = 9,78; $p = 0,004$; Fig. 1). En ambos sitios, registramos remoción completa de las semillas, principalmente en los tratamientos con o sin pulpa fresca (Tabla 4).

Registramos siete especies de hormigas que fueron atraídas por las semillas en alguna de las cuatro condiciones ofrecidas sobre el suelo, de las cuales, cinco llegaron a remover algunas o gran parte de las semillas de los tratamientos. En cada sitio, la presencia de pulpa o rastros de ella en las heces de los murciélagos atrajeron varias especies de hormigas, las cuales con excepción de *P. fallax* no llegaron a controlar las semillas y/o la pulpa (<10 ind.). El reclutamiento de estas hormigas fue solitario (*Camponotus* sp. 3, *Pseudomyrmex* sp. 1, *Pheidole* sp. 1) o parcial (2-8 individuos) (*Ectatomma ruidum* Roger, *Acromyrmex rugosus* (F. Smith), *Camponotus* sp. 2). Estas hormigas consumieron la pulpa y ocasionalmente removieron las semillas de los tratamientos (Tabla 5). Por el contrario, registramos frecuentemente a individuos de *P. fallax* controlando las semillas de los tratamientos con o sin pulpa fresca (>10 ind.). El reclutamiento de estas hormigas fue masivo e incluyó soldados (2-6 ind.) y obreras de los nidos (>25 ind.). Observamos a soldados y obreras consumiendo la pulpa *in situ*, mientras que el transporte de las semillas fue realizado por obreras solitarias (Tabla 5). Ocasionalmente, observamos obreras (4-6

ind.) transportando pequeños pedazos de pulpa (1,5-2,0 cm) hasta los nidos. Registramos también obreras de *Pheidole* sp. 1 sobre las semillas con pulpa fresca; sin embargo, estas hormigas no llegaron a controlar las semillas bajo esta condición (<10 ind.). Las semillas que fueron consumidas por murciélagos embebidas o no en sus heces atrajeron menor número de especies de hormigas comparadas con las semillas embebidas o no en pulpa fresca. El principal taxón que registramos sobre estos tratamientos fue *P. fallax*, cuyas obreras transportaron las semillas de manera solitaria sin la participación de hormigas soldados ni respuestas numéricas que sugieran algún tipo reclutamiento parcial o masivo para el transporte de las mismas (Tabla 5).

Discusión

Nuestros resultados sugieren la importancia de especies arbustivas (*P. juliflora* y *C. ovalifolius*) y cactus columnares (*S. griseus* y *C. repandus*) como hábitats favorables para el establecimiento de los nidos de *P. fallax*. En ambos sitios (espinar/cardonal), el microclima favorable que podría generarse bajo el follaje de los arbustos perennes o las densas ramificaciones de los cactus podría contribuir a la heterogeneidad ambiental, produciendo mesohábitats sombreados con menores oscilaciones de temperatura comparados con sitios abiertos completamente expuestos o con poca vegetación. Las asociaciones espaciales de los nidos con arbustos y cactus columnares, sugieren que *P. fallax* puede ser una hormiga con pocas adaptaciones para tolerar microclimas cálidos, que necesita usar hábitats sombreados para evitar las altas temperaturas que alcanzan los suelos. De hecho, otras especies de *Pheidole*, como *P. gilvescens*, *P. militicida* y *P. xerophila*, reducen drásticamente su actividad después de los 30°C (Hölldobler & Wilson 1990). Esto podría

explicar la asociación espacial de los nidos con un mayor número de especies de plantas leñosas en el cardonal, el cual contiene mayor proporción de suelo desnudo que el espinar (Tabla 1). Sin embargo, la incapacidad para tolerar las altas temperaturas podría ser una desventaja competitiva si consideramos que existen hormigas que aparentemente poseen adaptaciones que les permiten tolerar las altas temperaturas, entre ellas, *Camponotus* sp. 2 puede ser mencionada. No obstante, su baja tolerancia a las altas temperaturas podría ser compensada con la alta dominancia de los recursos a los que accede cuando provoca el reclutamiento masivo de obreras y soldados del nido. En este sentido, aunque no existe un registro completo de todos los ítems que incluye la dieta de esta hormiga, podemos mencionar que, junto con semillas de cactus columnares, estas hormigas transportan hasta sus nidos restos de otros formícidos, arácnidos, ortópteros y coleópteros, entre otros. El caso de las semillas de los cactus columnares es interesante, debido a que los principales dispersores de estas semillas, entre ellos, *G. longirostris* (Sosa & Soriano 1996) y *Melanerpes rubricapillus* (Cabanis) (Picidae) y *Mimus gilvus* (Vieillot) (Mimidae) (Soriano et al. 1999) pueden depositar las semillas bajo la copa de arbustos de *P. juliflora* favoreciendo parcialmente la acumulación de semillas en estas áreas (Capítulo III). Esto sugiere que estas semillas podrían encontrar un sitio altamente desfavorable para su supervivencia; no obstante, el escenario es menos drástico debido a que la asociación entre los nidos y las plantas leñosas no es circular, es decir, los nidos están asociados a alguna especie de arbusto o cactus columnar; sin embargo, no todos los cactus o arbustos perennes tienen un nido en sus cercanías.

Por otra parte, la sombra producida por arbustos y cactus columnares podría “retener” a estas hormigas durante el lapso en el cual el suelo alcanza sus máximos valores

de temperatura (10:00-14:00 h), mientras que en otros periodos del día más benignos, como por ejemplo, durante la noche, su importancia podría diluirse y las actividades de búsqueda y obtención de alimento podrían ser independientes de la presencia o no de un hábitat sombreado. Aunque esta evidencia sugiere fluctuaciones diarias en el ámbito de hogar de la colonia, no registramos territorialidad en su comportamiento; de hecho, junto con nidos de esta especie bajo arbustos de *P. juliflora* localizamos nidos de *E. ruidum*, *A. rugosus*, *Camponotus* sp. 2 y *Pheidole* sp. 1, sugiriendo la importancia de esta especie leñosa como sitio favorable para el establecimiento de nidos (*sensu* disposición en parche, Wilson 1958; Kaspari 1996) y, posiblemente, la coexistencia de estas hormigas.

Aún cuando las hormigas granívoras o facultativamente granívoras poseen un amplio rango en su dieta, ellas pueden discriminar semillas en algún grado (Hölldobler & Wilson 1990). No obstante, experimentos evaluando preferencias de consumo de especies de semillas de cactus taxonómicamente semejantes son aún escasos. Nuestros resultados sugieren que *P. fallax* remueve con cierta preferencia las semillas de *S. griseus* comparadas con las de *C. repandus*; sin embargo, consideramos que cualquier interpretación sobre estos resultados puede ser estrictamente especulativa. Por otra parte, el consumo de ambas semillas fue independiente de su orientación al nido, lo que sugiere que el patrón de búsqueda de alimento podría ser relativamente homogéneo; sin embargo, una característica de los nidos es la posición lateral del basurero o sitio de desecho, el cual se ubica entre 0,20 y 0,60 m de distancia a la entrada del nido y es el sitio donde las hormigas obreras acumulan restos vegetales (semillas, pequeñas ramas y pedazos de hojas secas) y animales (cuerpos de formícidos y arácnidos, entre otros) que, aparentemente, ya no son de utilidad para la colonia. Aunque conocemos el rol de *P. fallax* como el principal agente de

mortalidad de las semillas de cactus columnares en el suelo, aún desconocemos la importancia de estas semillas para su dieta y la mantención de sus colonias.

Las semillas de los cactus columnares pueden llegar al suelo a través de sus dispersores, quienes las defecan libres o embebidas en pequeños rastros de la pulpa original del fruto; sin embargo, otras semillas pueden alcanzar el suelo sin haber pasado por el tracto digestivo de un dispersor, al caer directamente de los frutos envueltos o no en porciones de pulpa fresca. Nuestros resultados muestran que dependiendo de estas características las semillas y/o la pulpa pueden originar interacciones competitivas de ocurrencia y control entre 7 especies de hormigas, de las cuales cinco pueden llegar a remover las semillas bajo estas condiciones. Sin embargo, las semillas en todos los tratamientos fueron removidas principalmente por *P. fallax*, lo que muestra su mayor dominancia con relación a otras especies de hormigas. Aunque se trata de hormigas con castas representadas por miembros de pequeño tamaño (obreras: 2 mm; soldados: 3-4 mm), observamos que la presencia de la pulpa fresca activa el reclutamiento masivo de co-específicos, cuya rápida acumulación de obreras y soldados les permite defender eficazmente este recurso. No obstante, no registramos reclutamiento masivo ni la participación de soldados en la remoción de aquellas semillas que pasaron por el tracto digestivo de *G. longirostris*. Estas semillas fueron removidas únicamente por obreras, quienes las transportan de manera solitaria hasta los nidos. Estos resultados sugieren que las interacciones entre hormigas y las semillas de los cactus involucran complejas interacciones interespecíficas, revelando que las semillas con pulpa fresca pueden ser más atractivas para las hormigas que aquellas semillas embebidas en las heces de los consumidores primarios de los frutos. De hecho, aún cuando limpiamos manualmente la

pulpa de las semillas para instalar los tratamientos “sin pulpa fresca”, es probable que las semillas no hayan quedado completamente limpias y, así, la consistencia mucilaginoso que aún conservaban las semillas pueda explicar la atracción de diferentes especies de hormigas y sus altas tasas de remoción por *P. fallax*.

En resumen, nuestros resultados sugieren los siguientes aspectos: 1) los nidos de *P. fallax* están espacialmente asociados a las plantas dominantes que crecen en el enclave, sugiriendo la baja tolerancia de esta hormiga a las altas temperaturas, 2) esta hormiga mirmicina tiende a remover con cierta preferencia las semillas de *S. griseus* que las de *C. repandus*; sin embargo, aún desconocemos la importancia de estas semillas para la dieta y el mantenimiento de la colonia y 3) la presencia de pulpa fresca atrae hasta siete especies de hormigas originando interacciones competitivas de ocurrencia y control del recurso; no obstante, ninguna de ellas, a excepción de *P. fallax*, llegan a controlar las semillas y/o la pulpa, demostrando el fuerte comportamiento de dominancia de esta hormiga. Estos resultados aportan información sobre la dinámica de la remoción de semillas de cactus columnares producida por *P. fallax* y de la importancia de las interacciones hormiga-semilla como procesos que determinan interacciones competitivas entre algunos miembros del ensamblaje de hormigas terrestres que caracteriza a este ecosistema semiárido andino.

Agradecemos a J. Murillo, C.J. Figueredo, R. Pelayo y A. Pérez por su valiosa asistencia en el campo. El trabajo fue subvencionado con fondos otorgados por The Rufford Small Grant for Nature Conservation (RSG, Beca 17.01.06), la Red Latinoamericana de Botánica (Beca RLB-02-D2) y parcialmente por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA, Proyecto C-1306-05-01-E).

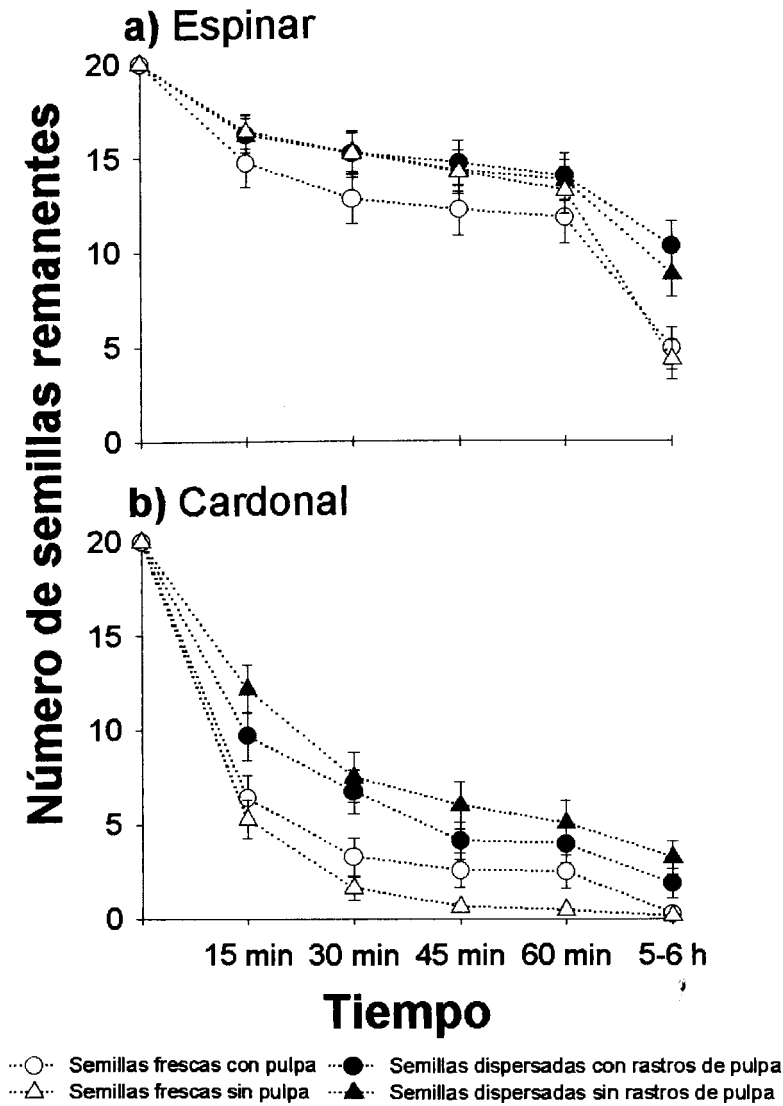


Figura 1. Remoción de grupos de 20 semillas de *Cereus repandus* (Cactaceae) que fueron ofrecidas bajo diferentes condiciones de presencia de pulpa fresca o residuos de esta luego de pasar por el tracto digestivo de su principal dispersor.

Tabla 1. Comparaciones entre la distancia promedio de los nidos de *Pheidole fallax* (Myrmicinae) a las especies de arbustos perennes y cactus columnares más cercanos (*di*) y la distribución esperada por azar (*dj*) (espinar: n=49; cardonal: n=27). Los valores mostrados son la media \pm DE. **P<0,01

Sitio	<i>Dj</i>	<i>Di</i>	Prueba de Tukey
Espinar	3,16 m \pm 1,59	1,50 m \pm 0,88 (<i>stegri</i>)	**
		2,36 m \pm 1,18 (<i>projul</i>)	**
		2,73 m \pm 1,20 (<i>crorha</i>)	0,30
		3,08 m \pm 0,71 (<i>piltil</i>)	0,98
		3,26 m \pm 0,62 (<i>cerrep</i>)	0,98
Cardonal	3,45 m \pm 1,53	1,23 m \pm 0,98 (<i>croova</i>)	**
		1,38 m \pm 1,22 (<i>projul</i>)	**
		2,03 m \pm 1,67 (<i>stegri</i>)	**
		2,07 m \pm 1,25 (<i>cerrep</i>)	**
		> 3,50 m (<i>piltil</i>)	0,98

Arbustos perennes: *projul*=*Prosopis juliflora*; *crorha*=*Croton rhamnifolius*; *croova*=*Croton ovalifolius*.
 Cactus Columnares: *stegri*=*Stenocereus griseus*; *cerrep*=*Cereus repandus*; *piltil*=*Pilosocereus tillianus*.

Tabla 2. Resultados del ANOVA de medidas repetidas para evaluar el efecto del sitio (cardonal/espinar), la orientación (Norte/Sur/Este/Oeste) y la especie de cactus (*Stenocereus griseus*/*Cereus repandus*) sobre la remoción de semillas. El valor de la probabilidad para la inclusión en la tabla fue de 0,05. Adj p: Probabilidades obtenidas de las pruebas multivariadas obtenidas para verificar la significancia de las interacciones.

Fuente	g.l.	SCM	F	p	
<i>ENTRE GRUPOS</i>					
Intercepto	1	19887,7	344,19	<0,0001	
Especie	1	911,1	15,76	0,0001	
Error	112	57,8			
<i>DENTRO DEL GRUPO</i>					
Tiempo	3	169,4	61,64	<0,0001	Adj p <0,0001
Tiempo*Especie	3	7,55	2,75	0,04	0,43
Error	336	2,75			

Tabla 3. Resultados del ANOVA de medidas repetidas para evaluar el efecto del sitio (cardonal/espinar) y la condición del recurso sobre la remoción de semillas de *Cereus repandus* (Cactaceae). La condición del recurso esta referida a la presencia o no de pulpa fresca o residuos de esta luego de que las semillas pasan por el tracto digestivo de *Glossophaga longirostris* (Glossophaginae). El valor de la probabilidad para la inclusión en la tabla fue de 0,05. Adj p: Probabilidades obtenidas de las pruebas multivariadas obtenidas para verificar la significancia de las interacciones.

Fuente	g.l.	SCM	F	p	
<i>ENTRE GRUPOS</i>					
Intercepto	1	210704,0	1266,57	<0,0001	
Sitio	1	30861,7	185,51	<0,0001	
Condición	3	1050,8	6,32	0,0003	
Error	312	166,4			
<i>DENTRO DEL GRUPO</i>					
Tiempo	4	2559,9	162,34	<0,0001	Adj p <0,0001
Tiempo*Sitio	4	352,1	22,33	<0,0001	<0,0001
Tiempo*Sitio*Condición	12	58,5	3,71	<0,0001	0,006
Error	1248	15,8			

Tabla 4. Remoción completa de grupos de veinte semillas de *Cereus repandus* (Cactaceae) que fueron ofrecidas bajo diferentes condiciones de presencia de pulpa fresca o residuos de esta luego de pasar por el tracto digestivo de *Glossophaga longirostris* (Glossophaginae). Cada valor representa el número de casos observados y su relación porcentual al número de réplicas para cada tratamiento (n=40).

	Cardonal	Espinar
Semillas con pulpa fresca	39 (0,98)	21 (0,53)
Semillas sin pulpa fresca	37 (0,93)	20 (0,50)
Semillas dispersadas con rastros de pulpa	30 (0,75)	12 (0,30)
Semillas dispersadas sin rastro de pulpa	24 (0,60)	12 (0,30)

Tabla 5. Resultados sobre la *ocurrencia* y el *control* de grupos de 20 semillas de *Cereus repandus* (Cactaceae), las cuales fueron ofrecidas bajo diferentes condiciones de presencia o ausencia de pulpa. Los valores indican el número de veces en el cual un taxon fue observado. P=hormigas que consumieron pequeñas porciones de pulpa o rastros de ella; CR=hormigas que limpiaron la pulpa o las semillas y después removieron las semillas; R=hormigas que removieron las semillas; I=hormigas que inspeccionaron o manipularon las semillas, pulpa o heces, pero no removieron las semillas.

Condición del Recurso	Ocurrencia (< 10 ind./taxon)	Control (>10 ind./taxon)
<i>ESPINAR</i>		
Semillas con pulpa fresca	<i>Ectatomma ruidum</i> Roger (P)(14) <i>Camponotus</i> sp. 2 (P)(2)	<i>Pheidole fallax</i> (CR)(21)
Semillas sin pulpa fresca	<i>Acromyrmex rugosus</i> (F. Smith)(P)(1) <i>Ectatomma ruidum</i> Roger (CR)(1)	<i>Pheidole fallax</i> (CR)(18)
Semillas dispersadas con rastros de pulpa	<i>Pheidole fallax</i> (R)(7) <i>Pheidole</i> sp. 1 (R)(1) <i>Acromyrmex rugosus</i> (F. Smith)(R)(1)	-
Semillas dispersadas sin rastro de pulpa	<i>Pheidole fallax</i> (R)(7) <i>Pheidole</i> sp. 1 (R)(1)	-
<i>CARDONAL</i>		
Semillas con pulpa fresca	<i>Camponotus</i> sp. 2 (P)(32) <i>Ectatomma ruidum</i> Roger (A)(11) <i>Camponotus</i> sp. 3 (P)(5) <i>Pseudomyrmex</i> sp. 1 (I)(3)	<i>Pheidole fallax</i> (CR)(68)
Semillas sin pulpa fresca	<i>Camponotus</i> sp. 2 (P)(17) <i>Pseudomyrmex</i> sp. 1 (I)(4) <i>Ectatomma ruidum</i> Roger (CR)(3) <i>Camponotus</i> sp. 3 (P)(1) <i>Pheidole</i> sp. 1 (I)(1)	<i>Pheidole fallax</i> (CR)(41)
Semillas dispersadas con rastros de pulpa	<i>Pheidole fallax</i> (R)(13) <i>Camponotus</i> sp. 2 (P)(5) <i>Camponotus</i> sp. 3 (I)(1) <i>Ectatomma ruidum</i> Roger (CR)(1)	-
Semillas dispersadas sin rastro de pulpa	<i>Pheidole fallax</i> (R)(17) <i>Camponotus</i> sp. 2 (R)(7) <i>Camponotus</i> sp. 3 (I)(1) <i>Ectatomma ruidum</i> Roger (R)(1)	-

Bibliografía

- Andersen, A.N. (1995). A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, **22**, 15-29.
- Andersen, A.N., Azcárate, F.M. & Cowie, I.D. (2000). Seed selection by an exceptionally rich community of harvester ants in the Australian seasonal tropics. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 975-984.
- Andersen, E.F. (2001). *The cactus family*. Timber Press, Portland, Oregon, USA.
- Armas, C., Ordiales, R. & Pugnaire, F.I. (2004). Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, **85**, 2682-2686.
- Arriaga, L., Maya, Y., Diaz, S. & Cancin, J. (1993). Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 349-356.
- Ataroff, M. & Sarmiento, L. (2003). *Diversidad de Los Andes de Venezuela*. I Mapa de Unidades Ecológicas del Estado Mérida. CD-ROM, Ediciones del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Bertness, M.D. & Callaway, R.M. (1994). Positive interactions in communities. *Trends and Ecology and Evolution*, **9**, 191-193.
- Bestelmeyer, B.T. & Wiens, J.A. (1996). The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications*, **6**, 1225-1240.

- Bestelmeyer, B.T. & Schooley, R.L. (1999). The ants of the southern Sonoran desert: community structure and the role of tree. *Biodiversity and Conservation*, **8**, 643-657.
- Bestelmeyer, B.T. (2000). The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South America ant community. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 998-1009.
- Briones, O., Montaña, C. & Ezcurra, E. 1996. Competition between three Chihuahuan desert species: evidence from plant-distance relations and root distribution. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 453-460.
- Brown, J.H., Reichman, O.J. & Davidson, D.W. (1979). Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 201-227.
- Callaway, R.M. (1995). Positive interactions among plants. *Botanical Review*, **61**, 306-349.
- Callaway, R.M. (1997). Positive interactions in plant communities and the individualist-continuum concept. *Oecologia*, **112**, 143-149.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**, 1958-1965.
- Callaway, R.M. (1998). Are positive interactions species-specific?. *Oikos*, **82**, 202-207.
- Campos, C.M. & Ojeda, R.A. (1997). Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments*, **35**, 707-714.
- Carrillo-García, A., Bashan, Y. & Bethlenfalvay, G.J. (2000)a. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Plant Soil*, **218**, 207-214.

- Carrillo-García, A., Bashan, Y., Díaz, E. & Bethlenfalvay, G.J. (2000)b. Effects of resource-island soils, competition, and inoculation with *Azospirillum* on survival and growth of *Pachycereus pringlei*, the Giant Cactus of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology*, **8**, 65-73.
- Camargo-Ricalde, S.L., Dhillon, S.S. & Grether, R. (2002). Community structure of endemic *Mimosa* species and environmental heterogeneity in a semi-arid Mexican valley. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 697-704.
- Charles-Dominique, P. (1991). Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **7**, 243-256.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, **82**, 3295-3308.
- Cody, M.L. (1993). Do Cholla cacti (*Opuntia* spp. Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert?. *Journal of Arid Environments*, **24**, 139-154.
- Davidson, D.W. (1998). Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, **23**, 484-490.
- Dawson, T.E. (1993). Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, **95**, 565-574.
- de Viana, M.L., Suhring, S. & Manly, B. (2001). Application of randomization methods to study the association of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) with potential nurse plants. *Plant Ecology*, **156**, 193-197.

- Drezner, T.D. (2006). Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments*, **65**, 46-61.
- Ehleringer, J.R. (1984). Intraspecific competitive effects on water relations, growth and reproduction in *Encelia farinosa*. *Oecologia*, **63**, 153-158.
- Fleming, T.H. & Sosa, V. (1994). Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy*, **75**, 845-851.
- Flores, J. & Jurado, E. (2003). Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments?. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 911-916.
- Flores-Martínez, A., Ezcurra, E. & Sánchez-Colón, S. (1994). Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology*, **82**, 325-330.
- Fowler, N. (1986). The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review and Ecological Systematic*, **17**, 89-110.
- Franco, A.C. & Nobel, P.S. (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, **77**, 870-886.
- Godínez-Álvarez, H. & Valiente-Banuet, A. (1998). Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*, **39**, 21-31.
- Godínez-Álvarez, H. & Valiente-Banuet, A. (2000). Fruit-feeding behavior of *Leptoncyteris curasoeae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica*, **32**, 552-556.

- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. & Rojas-Martínez, A. (2002). The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*, **83**, 2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T. & Ortega-Baes, P. (2003). Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*, **69**, 173-203.
- Godínez-Álvarez, H. & Valiente-Banuet, A. (2004). Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology*, **174**, 109-118.
- Godínez-Álvarez, H., Ríos-Casanova, L. & Pérez, F. (2005). Characteristics of seedling establishment of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, **50**, 375-407.
- Goel, U., Saxena, D.B. & Kumar, B. (2005). Comparative study of allelopathy as exhibited by *Prosopis juliflora* Swarts and *Prosopis cineraria* (L) Druce. *Journal of Chemical Ecology*, **15**, 591-600.
- Goldberg, D.E., Rajaniemi, T., Gurevitch, J. & Stewart-Oaten, A. (1999). Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology*, **80**, 1118-1131.
- Goodman, L.A. (1954). Kolmogorov-Smirnov tests for psychological research. *Psychological Bulletin*, **51**, 160-168.
- Greig-Smith P. (1983). *Quantitative Plant Ecology*. 3rd ed. Blackwell, Oxford, UK.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990). *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Howe, H.F. & Miriti, M.N. (2004). When seed dispersal matters. *BioScience*, **54**, 651-660.

- Hutto, R.L., McAuliffe, J.R., Hogas, L. (1986). Distributional associates of the Saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Southwestern Naturalist*, **31**, 469-476.
- Ibáñez, J. & Soriano, P.J. (2005). Hormigas, aves y roedores como depredadores de semillas en un ecosistema semiárido andino de Venezuela. *Ecotropicos*, **17**, 38-51.
- Janzen, D.H. (1986). Chihuahuan desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 595-636.
- Kaspari, M. (1996). Testing resource-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages. *Oikos*, **76**, 443-454.
- La Marca, E. & Soriano P.J. (2004). *Reptiles de los Andes de Venezuela*. Fundación Polar, Conservación Internacional, CODEPRE-ULA, Fundacyte Mérida, BIOGEOS. Mérida, Venezuela.
- Lambers H., Chapin F. & Pons T.L. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag New York Inc.
- Larrea-Alcázar, D.M. & Soriano, P.J. (2006). Spatial associations, size-distance relationship and population structure of two dominant life forms in a semiarid enclave of the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, **186**, 137-149.
- López R.P. & Valdivia S. The importance of shrub cover for four cactus species differing in growth form in an Andean semi-desert. *Journal of Vegetation Science* (en prensa).
- Maestre, F.T., Bautista, S. & Cortina, J. (2003). Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in mediterranean semiarid grasslands. *Ecology*, **84**, 3186-3197.
- Maestre, F.T., Valladares, F. & Reynolds, J.F. (2005). Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, **93**, 748-757.

- Mandujano, M., Montaña, C. & Eguiarte, L.E. (1996). Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: why are sexually derived recruitments so rare?. *American Journal of Botany*, **83**, 63-70.
- Mandujano, M.C., Flores-Martínez, A., Golubov, J. & Ezcurra, E. (2002). Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *Southwestern Naturalist*, **47**, 162-168.
- Mares, M. & Rosenzweig, M. (1978). Granivory in North and South American deserts: rodents, birds and ants. *Ecology*, **59**, 235-241.
- McAuliffe, J.R. (1984). Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia*, **64**, 319-321.
- McAuliffe, J.R. (1988). Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *American Naturalist*, **131**, 459-490.
- McAuliffe, J.R. (1990). A rapid survey method for the estimation of density and cover in desert plant communities. *Journal of Vegetation Science*, **1**, 653-656.
- McAuliffe, J.R. (1994). Landscape evolution, soil formation and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecological Monographs*, **64**, 111-148.
- Mills, L.S., Soule, M.E. & Doak, D.F. (1993). The keystone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience*, **43**, 219-224.
- Molina-Brener, F., Rojas-Martínez, A., Fleming, T.H. & Valiente-Banuet, A. (2004). Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *Journal of Arid Environments*, **56**, 117-127.
- Montiel, S. & Montaña, C. (2000). Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant Ecology*, **146**, 221-229.

- Montiel, S. & Montaña, C. (2003). Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahuan Desert. *Plant Ecology*, **166**, 241-248.
- Naranjo, M.E., Rengifo, R. & Soriano, P.J. (2003). Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 19-25.
- Nakano, H., Nakajima, E., Fujii, Y., Yamada, K., Shigemori, H. & Hasegawa, K. (2004). Leaching of the allelopathic substance, -tryptophan from the foliage of mesquite (*Prosopis juliflora* (Sw.) DC.) plants by water spraying. *Plant Growth Regulation*, **40**, 49-52.
- Niering, W.A., Whittaker, R.H. & Lowe, C.H. (1963). The saguaro: A population in relation to environment. *Science*, **142**, 15-23.
- Nobel, P.S., Geller, G.N., Kef S.C. & Zimmerman, A.D. (1986). Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near soil surface. *Plant, Cell and Environment*, **9**, 279-287.
- Nobel, P.S. (1988). *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Nobel, P.S., Miller, P.M. & Graham, E.A. (1992). Influence of rocks on soil temperature, soil water potential, and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia*, **92**, 90-96.
- Nolasco, H., Vega-Villasante, F. & Díaz-Rondero, A. (1997). Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments*, **36**, 123-132.
- Noor, M., Salam, U. & Khan, A.M. (1995). Allelopathic effects of *Prosopis juliflora* Swartz. *Journal of Arid Environments*, **31**, 83-90.

- Pérez, A. (2007). *Composición y estructura del ensamblaje de hormigas del enclave semiárido de Lagunillas, Mérida*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Petit, S. (2001). The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments*, **49**, 521-531.
- Pielou, E.C. (1962). The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. *Journal of Ecology*, **50**, 357-367.
- Pizo, M.A. & Oliveira, P.S. (1999). Removal of seeds from vertebrate faeces by ants: Effects of seed species and deposition site. *Canadian Journal of Zoology*, **77**, 1595-1602.
- Pizo, M.A., Guimaraes, Jr., P.R., Oliveira, P.S. (2005). Seed removal by ants from faeces produced by different vertebrate species. *Ecoscience*, **12**, 136-140.
- Pugnaire, F.I., Haase, P. & Puigdefabregas, J. (1996). Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, **77**, 1420-1426.
- Pugnaire, F.I. & Luque, M.T. (2001). Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, **93**, 42-49.
- Ramoni-Perazzi, P. & Bianchi-Ballesteros, G. (2004). The cactus *Stenocereus griseus* (Haworth), 1812: an interesting case from the point of view of seed dispersion syndromes. *Caribbean Journal of Science*, **40**, 17-22.
- Reyes-Olivas, A., García-Moya, E. & López-Mata, L. (2002). Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments*, **52**, 431-445.

- Reynolds, J.F., Virginia, R.A., Kemp, P.R., de Soyza, A.G. & Tremmel, D.C. (1999). Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource islands development. *Ecological Monographs*, **69**, 69-106.
- Rico, R., Rodríguez, L.E., Pérez, R. & Valero, A. (1996). Mapa y análisis de la vegetación xerófila de las lagunas de Caparú, cuenca media del río Chama, Estado Mérida. *Plántula*, **1**, 83-94.
- Ríos-Casanova, L., Valiente-Banuet, A. & Rico-Gray, V. (2006). Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacán Valley, Mexico. *Acta Oecologica*, **29**, 316-323.
- Rodríguez, C. (1998). *¿Explica la morfología de la cubierta de espinas la distribución del hábitat de algunas especies de cactáceas?: los casos de Mammillaria pectinifera y M. carnea en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, México D.F.
- Rossi, B.E. & Villagra, P.E. (2003). Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understory species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 543-550.
- Ruedas, M., Valverde, T. & Zabala-Hurtado, J.A. (2006). Análisis of factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in their degree of rarity. *Acta Oecologica*, **29**, 155-164.
- Ruiz, A., Santos, M., Soriano, P.J., Cavelier, J. & Cadena, A. (1997) Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glosophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de La Tatacoa, Colombia. *Biotropica*, **29**, 469-479.

- Sarmiento, G. (1972). Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *Journal of Ecology*, **60**, 367-410.
- Sarmiento, G. (1975). The dry formations of South America and their floristic connections. *Journal of Biogeography*, **2**, 233-251.
- Schupp, E.W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, **82**, 399-409.
- Siegel, S. & Castellan, N.J. (1995). *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Book Company, New York.
- Smith, S.D., Patten, D.T. & Monson, R.K. (1987). Effects of artificially imposed shade on a Sonoran Desert ecosystem: microclimate and vegetation. *Journal of Arid Environments*, **13**, 65-82.
- Soriano, P.J., Naranjo, M.E., Rengifo, C., Figuera, M., Rondón, M. & Ruíz, L. (1999). Aves consumidoras de frutos de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotropicos*, **12**, 91-100.
- Soriano, P.J. & Ruíz, A. (2002). The role of bats and birds in the reproduction of columnar cacti in the Northern Andes. *Evolution, ecology and conservation of columnar cacti and their mutualists* (eds T.H. Fleming & A. Valiente-Banuet), pp. 241-263. Arizona University Press, Tucson.
- Sosa, M. & Soriano, P.J. (1996). Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *Journal of Tropical Ecology*, **12**, 805-818.

- Sosa, V. & Fleming, T.H. (2002). Why are columnar cacti associated with nurse plant?. *Evolution, ecology and conservation of columnar cacti and their mutualists* (eds T.H. Fleming & A. Valiente-Banuet), pp. 306-323. Arizona University Press, Tucson.
- StatSoft, Inc. (2001). STATISTICA (data analysis software system), version 6.
www.statsoft.com.
- Suzán, H., Nabhan, G.P. & Pattern, D.T. (1996). The importance of *Olneya tesota* as nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 635-644.
- Suzán-Azpiri, H. & Sosa, V.J. (2006). Comparative performance of the giant cardon (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plant species. *Journal of Arid Environments*, **65**, 351-362.
- Terrazas, T. & Arias, S. (2003). Comparative stem anatomy in the Subfamily Cactoideae. *The Botanical Review*, **68**, 444-473.
- Tewksbury, J.J., Nabhan, G.P., Norman, D., Suzán, H., Tuxill, J. & Donovan, J. (1999). In situ conservation of wild chiles and their biotic associates. *Conservation Biology*, **13**, 98-107.
- Tewksbury, J.J. & Lloyd, J.D. (2001). Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, **127**, 425-434.
- Tiedemann, A.R. & Klemmédson, J.O. (1972). Effect of mesquite trees on physical and chemical properties of the soil. *Journal of Range Management*, **26**, 27-29.
- Tirado, R. & Pugnaire, F.I. (2005). Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos*, **111**, 437-444.

- Valiente-Banuet A. & Ezcurra E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, **79**, 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Vite, F. & Zavala-Hurtado, J.A. (1991a). Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 11-14.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Nuñez, H., Barnard, G. & Vasquez, E. (1991b). Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 15-29.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martinez, A., Casa, A., Arizmendi, M.C. & Dávila, P. (1997). Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments*, **37**, 331-341.
- Valiente-Banuet, A., Molina-Brener, F., Torres, A., Arizmendi, M.C. & Casas, A. (2004). Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cacti *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany*, **91**, 850-855.
- Villagra, P.E., Marone, L. & Cony, M.A. (2002). Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology*, **27**, 416-421.
- Welden, C.W., Slauson, W.L. & Ward, R.T. (1988). Competition and abiotic stress among trees and shrubs in northwest Colorado. *Ecology*, **69**, 1566-1577.
- Wilson, E.O. (1958). Patchy distribution of ants species in New Guinea rain forests. *Psyche*, **65**, 26-38.

- Wilson, S.D. (1991). Variation in competition in eucalypt forests: the importance of standardization in pattern analysis. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 577-586.
- Yeaton, R.I. & Cody, M.L. (1976). Competition and spacing and plants communities: The northern Mohave desert. *Journal of Ecology*, **64**, 689-696.
- Yeaton, R.I. & Romero, A. (1986). Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association, Southern Chihuahuan Desert, Mexico. *Journal of Ecology*, **74**, 211-217.
- Zambrano, Z. (2001). *Impacto del marsupial Marmosa robinsoni sobre las semillas de dos cactáceas columnares en un enclave semiárido interandino venezolano*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Zar, J.H. (1996). *Biostatistical Analysis*, Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.