

Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatrociénegas, México

García Naranjo Ortiz de la Huerta Alejandra^{1,2} & Mandujano María del Carmen^{1*}

Resumen

En este trabajo se estudió el patrón de distribución espacial de *Lophophora williamsii* ("peyote") en Cuatrociénegas, Desierto Chihuahuense. La especie presenta una amplia distribución en esta región y algunas de sus poblaciones se encuentran amenazadas por la colecta. Se exploró si *L. williamsii* se establece en microhabitats proporcionados por el dosel de otras especies conocidas como "planta nodriza". En 3 parcelas de 100 m² se mapearon y censaron todos los individuos de peyote. A cada planta se le contó el número de tallos (cabezuelas) y se identificó si el individuo se asociaba a alguna planta nodriza. Las potenciales especies nodriza fueron determinadas taxonómicamente y se les midió su tamaño. Asimismo se evaluó si existe preferencia en el establecimiento bajo la sombra de las nodrizas en alguna orientación azimut. El peyote presenta un patrón de distribución de tipo agregado alrededor de centros de vegetación. El 91% de las plantas se encuentran asociadas a alguna nodriza y las más importantes fueron *Larrea tridentata* (65%), *Acacia* sp. (3%) y *Cordia parvifolia*. El análisis de residuos ajustados indica que hay preferencia por estas especies y hay menos individuos en los espacios abiertos ($P < 0.0001$). La densidad de peyotes es de $\bar{X} = 0.35$ ind/m², los individuos tienen de 1-34 cabezuelas ($\bar{X} = 3 \pm 1.7$) y el 74% de éstas tienen 4-6 cm de diámetro. *L. williamsii* se establece asociada a plantas nodrizas, similar a otras especies globosas.

Palabras clave: Cuatro ciénegas, especie nodriza, facilitación, índice de Hopkins.

Abstract

We determined the spatial distribution pattern of *Lophophora williamsii* in Cuatrociénegas, Mexico. In addition, the nurse plant association and preferences of azimuth orientation under nurse plants were assessed. The species showed an aggregated spatial distribution pattern, as a consequence of clonal growth and nurse plant preferences. Plant density is low 0.35 ind/m² and single individuals can be composed of 1-34 heads. Like other species of cacti, 91% of individuals were associated to nurse plants predominant association was found with *Larrea tridentata* (65%), *Acacia* sp. (3%) y *Cordia parvifolia* (1%). Distribution frequencies of the population indicate that 37% of individuals belong to small size classes (3 to 4 heads), but only 7.5% to the first one, suggesting infrequent seedling establishment. In order to protect and maintain *L. williamsii* it is important to preserve the Cuatrociénegas region.

Keywords: Cuatro cienegas, Hopkins index, nurse plant species, plant facilitation.

^{1*} Laboratorio de Genética y Ecología. Instituto de Ecología-UNAM. Apartado Postal 70-275. Ciudad Universitaria. 04510. México, D.F. mcmandu@ecologia.unam.mx

² Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la biodiversidad Conabio. Dirección de enlace de asuntos internacionales. Liga Periférico - Insurgentes Sur, Núm. 4903, Col. Parques del Pedregal. 14010. México, D.F. algarcia@conabio.gob.mx

Introducción

Regiones Áridas Mexicanas

El desierto Chihuahuense es una de las regiones más importantes de México; abarca el 26.4% de la superficie terrestre del territorio nacional con una extensión de 507,000 km² y está considerada una de las 10 ecoregiones más notables de Norte

América debido a su alta biodiversidad y a la existencia de numerosas especies endémicas de flora y fauna. También se le considera una de las tres ecoregiones desérticas más importantes del mundo, comparándose con el desierto de Namibia-Karoo en el sur de África y con el gran desierto de arena de Australia (Dinerstein *et al.* 1999). Este desierto es considerado el centro de



Israel G. Carrillo Angeles

FOTO 1. *Lophophora williamsii*, formando tapete de gran tamaño.

diversidad de las cactáceas y la región más rica de la tierra en este grupo de plantas, presentando el 21.2% de especies del mundo y el 56% de las especies mexicanas de cactáceas dentro de esta región (Mittermeier *et al.* 2002). La proporción más significativa esta distribuida principalmente en los Estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas y San Luis Potosí (Hernández & Barcenás 1995). Cuatrociénegas es una región dentro del Estado de Coahuila, con alto número de especies amenazadas (Gómez-Hinostrosa & Hernández 2000; Rosas Barrera & Mandujano 2001). Entre las plantas más notables que caracterizan el paisaje de las zonas áridas de México se distingue junto con los magueyes, los mezquites, las yucas y a la familia Cactaceae (Bravo-Hollis & Sánchez Mejorada 1991). Este grupo de plantas se distribuye principalmente dentro de las zonas áridas y semiáridas, las cuales abarcan el 40% del territorio nacional y albergan el 20% de la flora del país (Rzedowski 1986).

Las cactáceas son autóctonas del continente Americano, se encuentran desde el norte de Canadá hasta la Patagonia. México es, por sus peculiares condiciones de latitud, topografía y climas, considerado el principal centro de diversificación de la familia con un alto índice de endemismo a nivel genérico (73%) y específico (78%). Dentro del territorio nacional se encuentran aproximadamente 48 géneros y 563 especies reconocidas. Del total de los géneros que existen en este país, 15 (31.3%) están estrictamente restringidos a sus límites territoriales y 20 más son casi endémicos (Hernández 1994). Son un grupo de plantas altamente amenazado. La familia entera se encuentra incluida en el Apéndice II de CITES, que regula el

comercio internacional para las especies con bajo grado de amenaza. Aunque se conoce poco de las poblaciones naturales, sabemos que éstas se han visto afectadas por la colecta ilícita y la sobrecolecta (Martínez-Peralta & Mandujano 2009). Además, las zonas áridas y semiáridas han sido dramáticamente modificadas por la agricultura, minería, pastoreo y otras actividades de producción. Estas formas de disturbio han tenido un tremendo impacto en las poblaciones de cactus debido al lento crecimiento que tienen, a sus largos ciclos de vida y a su bajo reclutamiento sexual, volviéndolas extremadamente vulnerables a estos disturbios (Hernández & Barcenás 1995).

Las cactáceas tienen ciclos de vida muy largos, de décadas o hasta cientos de años y a lo largo del ciclo de vida están expuestas a diferentes factores de mortalidad relacionados con los altos niveles de radiación, el estrés hídrico y las interacciones bióticas como herbivoría y competencia (Mandujano *et al.* 1998; Rosas-Barrera & Mandujano 2002). Se han realizado esfuerzos para la protección de algunas especies de cactus, pero continúan siendo vulnerables debido a que a los planes de conservación y manejo les hace falta información sobre la biología de las poblaciones (Mandujano *et al.* 2001; Esparza *et al.* 2002).

Lophophora williamsii es una cactácea endémica del Desierto Chihuahuense. Sobre esta especie existen varios estudios taxonómicos, antropológicos, de los efectos químicos y biológicos de sus componentes y sobre la biosíntesis de alcaloides (Bruhn & Holmstedt 1974). Sin embargo los estudios ecológicos son muy reducidos y se conoce muy poco sobre sus poblaciones naturales. Se sabe que en varios sitios

de Texas y México la actividad humana ha reducido considerablemente el número de individuos o ha alterado la forma de vida de poblaciones por la constante colecta de las cabezuelas (Anderson 1969). Islas Huitrón (1999) realizó un estudio ecológico en poblaciones de San Luis Potosí, México y encontró que se encuentran drásticamente modificadas por la colecta y la transformación del hábitat. Es importante desarrollar conocimiento general de las especies y de los sistemas que se quiere conservar, información básica sobre su biología y ecología para saber qué factores determinan su distribución y abundancia (Krebs 1985).

Patrones de distribución espacial

Las zonas áridas y semiáridas pueden conceptualizarse como un mosaico espacial compuesto por dos tipos de unidades. El primero son los parches de vegetación en los cuales varias especies de plantas coexisten como resultado de los procesos de colonización y establecimiento de los individuos que los forman. Estos parches están inmersos en una segunda unidad del mosaico, la cual se distingue por la presencia de espacios abiertos sin cobertura vegetal. Los espacios abiertos presentan condiciones extremas en relación a las condiciones dentro de los parches de vegetación. La manera en que las diferentes especies ocupen estas unidades, dependerá de la capacidad que tengan los individuos para colonizar y sobrevivir en ambos sitios. (Rodríguez-Ortega & Ezcurra 2000).

El estudio de los patrones de distribución nos permite comprender cuáles son los factores que determinan la presencia o ausencia de las especies en áreas o ecosistemas particulares (Piñero 1976). La

distribución espacial y la abundancia de las plantas esta dada por una gran variedad de factores bióticos y abióticos que imperan dentro del ecosistema. Entre los principales factores que afectan los patrones de distribución encontramos: competencia, herbivoría, dispersión de semillas y los factores abióticos, principalmente la temperatura, la humedad y la luz (Krebs 1985). Estos factores determinan la abundancia y la ocupación del espacio a través del tiempo.

En organismos sésiles se conocen tres tipos de patrones de distribución espacial (Kershaw 1973). La distribución aleatoria se presenta cuando la probabilidad de que un organismo ocupe cualquier punto en el espacio es siempre igual (Kershaw 1973); la distribución regular, uniforme, homogénea o hiperdispersa se produce cuando cada individuo evita a todos los demás individuos. En este tipo de distribución, la distancia entre los individuos tiende a ser semejante, y la distribución agregada, agrupada, contagiosa o subdispersa que consiste en cúmulos de individuos cercanos (Krebs 1985). Este último tipo de distribución sucede cuando los organismos sobreviven mejor en zonas específicas del medio. Existen dos parámetros que nos permiten describir la distribución en detalle: la escala espacial a la que se presentan los cúmulos de agregación y la intensidad de agregación, que se refiere al nivel de apiñamiento de los individuos al interior de los cúmulos (Kershaw 1973). Los patrones de distribución espacial de tipo agregado de cactus alrededor de puntos de establecimiento o núcleos de desarrollo de la vegetación frecuentemente son resultado de lo que se conoce como "efecto nodriza" (Flores Martínez *et al.* 1994; Leirana-Alcocer & Parra Tabla 1999).

María C. Mandujano



FOTO 2. Peyote de 14 cabezuelas que tienen aproximadamente 10 cm de diámetro. El grupo se encuentra creciendo bajo *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae).

Sistema nodriza-protégido

La vegetación de zonas áridas y semiáridas de distintas partes del mundo está formada por mosaicos de plantas perennes debajo de las cuales el reclutamiento y establecimiento de varias especies, incluyendo las cactáceas, sucede de una manera no azarosa (Cody 1993). En el desierto, la fase de establecimiento y el crecimiento de plántulas ocurren bajo condiciones impredecibles de precipitación y en suelos con altas temperaturas y bajo contenido de agua (Nobel 1984). Debido a esto el establecimiento de varias suculentas desérticas se presenta en microhabitats protegidos, proporcionados por el dosel de otras especies conocidas como “planta nodriza” (Turner *et al.* 1966; Jordan y Nobel 1979). Se han dado muchas explicaciones a este fenómeno, la distribución no azarosa de las plantas se puede deber a distintas causas. Encontramos que se acumulan más semillas debajo de plantas perennes que en espacios abiertos, éstas pueden ser transportadas por animales (Yeaton 1978; Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet

1998), viento o agua (Valiente-Banuet 1991). Después de la germinación, las plántulas que no se encuentran protegidas por las plantas nodrizas, están más susceptibles de ser depredadas (Turner *et al.* 1969; McAuliffe 1984a). El establecimiento debajo del dosel se ve facilitado debido a que la sombra de la planta nodriza reduce la máxima temperatura de la superficie, que puede llegar a exceder los 70°C y llegar a ser letal para la mayoría de las suculentas del desierto (Nobel *et al.* 1986; Franco & Nobel 1988); los niveles de nitrógeno y nutrientes tienden a ser mayores alrededor de los árboles y arbustos (García-Moya & Mckell 1970; Franco & Nobel 1989); las plántulas se encuentran protegidas durante las heladas (McAuliffe 1984b; Nobel 1980), y la acumulación de material fino acarreado por el viento puede llegar a modificar la estructura del suelo (Valiente-Banuet *et al.* 1991). También disminuyen la compactación del suelo e incrementan su macroporosidad, además de que hay mayor transferencia de agua y nutrientes de las capas profundas a las



Israel G. Carrillo Angeles

FOTO 3. Grupo de cabezuelas de *Lophophora williamsii* (Lem. ex Salm-Dyck) Coult. M. En tres de ellas se aprecian flores, con variación en la intensidad de tinte rosa.

superficiales a través de los sistemas de raíces de las plantas adultas (Flores 2001). Estudios sobre este fenómeno han revelado que hay efectos positivos y negativos en las semillas y plántulas de cactáceas que se establecen debajo de alguna nodriza (Franco & Nobel 1989; Nobel 2002; Flores Martínez *et al.* 1994). En especies con dicha asociación, los rangos de crecimiento y la probabilidad de sobrevivencia se ven modificados y de esta manera las plantas escapan de las etapas críticas y de los primeros estadios de crecimiento (Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 1998, Mandujano *et al.* 1998). Debido a la protección de la excesiva radiación proporcionada por la nodriza, es posible encontrar además sitios debajo de la planta donde las plántulas que estableciéndose tengan mejores condiciones de radiación a lo largo del día, provocando preferencias de ubicación debajo del dosel (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Rodríguez Ortega & Ezcurra 2000). Dentro de los efectos negativos, encontramos que la competencia por agua puede ser crítica debido a que las plantas están muy cerca y sus sistemas de raíces se sobrelapan. Yeaton (1978) describe la relación cíclica que existe entre *Larrea tridentata* y *Opuntia leptocaulis* en el desierto Chihuahuense, en la cual hay un reemplazamiento de la nodriza con el paso del tiempo. Estudios con *Carnegiea gigantea* en el Desierto Sonorense, muestran de igual manera los efectos producidos en la nodriza a través del tiempo por la proximidad de las plantas (McAuliffe 1984b). El fenómeno de planta nodriza ha sido descrito para el desierto Sonorense, Chihuahuense y distintas zonas áridas del mundo con plantas anuales y plantas perennes que se reclutan debajo del dosel

de plantas perennes (Turner *et al.* 1966; Yeaton 1978; McAuliffe 1984a, 1984b; Jordan & Nobel 1989).

El objetivo fue describir la abundancia y el patrón de distribución de *Lophophora williamsii* en Cuatrociénegas, para evaluar la existencia de una asociación con el estrato arbustivo, determinar las preferencias de asociación y orientación de los peyotes debajo del follaje de la nodriza.

Material y métodos

Descripción del área de estudio

Cuatrociénegas se encuentra dentro del Desierto Chihuahuense, región conocida como el altiplano septentrional, el cual está localizado entre los dos macizos montañosos más grandes de México, al este de la Sierra Madre Oriental y al oeste de la Sierra Madre Occidental. La humedad es bloqueada por ambas montañas, fenómeno que dio origen al desarrollo de este desierto. Forma parte de la Provincia de la Sierra Madre Oriental y dentro de ésta a la Subprovincia denominada Sierras y llanuras Coahuilenses. El valle se encuentra rodeado por las siguientes sierras: al norte La Madera y La Menchaca, al oeste La Purísima y San Vicente, al sur San Marcos y Pinos y al sureste La Fragua (Anónimo 1999).

El Área de Protección de Flora y Fauna Cuatrociénegas está ubicada en la parte central del Estado de Coahuila, a 80 km al oeste de la ciudad de Monclova. El clima de esta región desértica es muy árido, con promedio de precipitación anual menor de 200 mm; las temperaturas ambientales varían entre 0° C en el invierno a más de 44° C en el verano (Marsh 1983).

En las partes bajas de la Sierra, hasta una altitud de 1100 msnm la vegetación se caracteriza por presentar especies como la lechuguilla (*Agave lechuguilla*), yucas (*Yucca* spp), sotoles (*Dasylyrion* spp), ocotillo (*Fouquieria splendens*),

sangre de drago (*Jatropha dioica*) y candelilla (*Euphorbia antisiphilitica*). El matorral desértico micrófilo se presenta en las bajadas de la sierra. Las especies que lo caracterizan son: gobernadora (*Larrea tridentata*), ocotillo (*Fouquieria splendens*), viejito (*Opuntia bradtiana*), sangre de drago (*Jatropha dioica*), corona de Cristo (*Koeberlinia spinosa*), mezquite (*Prosopis glandulosa*) y huizache (*Acacia greggii*) (Anónimo 1999).

El Género *Lophophora*, datos históricos

Se reconocen 2 especies en el género, las cuales difieren morfológica y químicamente. Ambas habitan en zonas desérticas, generalmente sobre suelos calcáreos en el Desierto Chihuahuense en elevaciones de 50 a 1800 msnm. Las especies reconocidas son *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo 1967 y *L. williamsii* (Lemaire ex Salm-Dyck) J. M. Coulter 1894. Pertenecen a la subfamilia Cactoideae, Tribu Cacteeae (Anderson 2001).

Los españoles descubrieron el peyote en 1560 y Jesuitas del siglo XVII atestiguan que los indios mexicanos usaban el peyote en forma ceremonial y medicinal. Los españoles encontraron al peyote firmemente establecido en las religiones nativas y sus esfuerzos por exterminarlo hicieron que su culto se desplazara a las montañas donde perdura hasta la fecha. El culto del peyote es médico-religioso. Mediante diversas alucinaciones el curandero se pone en comunicación con los espíritus malévolos que causan la enfermedad y la muerte. En las ceremonias se consumen de 4 a 30 cabezuelas. Actualmente es apreciada por tarahumaras, huicholes y otros aborígenes mexicanos y por los miembros de la iglesia nativa norteamericana en Estados Unidos y oeste de Canadá (Schultes & Hoffman 1982; Bátis & Rojas-Aréchiga 2002). Se ha encontrado evidencia del culto en Cuatrociénegas de 810 a 1070 d.C., en Monte Alban 200 A.C., Colima 100 a.C. Se ha sugerido que el uso del peyote se extiende por mas de 7000 años (Schultes & Hoffman 1982).

Especie de estudio (Anderson 2001)

Lophophora williamsii (Lemaire ex Salm-Dyck) J. M.

Echinocactus williamsii Lemaire ex Salm-Dyck 1845.

Lophophora lewinii (K. Schumann) Rusby 1894.

Lophophora echinata Croizat 1944.

Lophophora lutea Backeberg 1961.

Lophophora fricii Habermann 1974.

Lophophora williamsii var. *fricii* (Habermann) Grym 1997.

L. diffusa subsp. *fricii* (Habermann) Halda 1997.

Lophophora jourdaniana Haberman 1975.

Nombres comunes: Peyote (nahuatl), kamaba (tepehuanes), hicore, hikuli o jiculi (huicholes), huaname (tarahumaras), wokow (comanches), señi (kiowas), mescalito, botones de mescal (nombre comercial) (Schultes & Hoffman 1982).

Planta globosa con frecuencia aplanada en el ápice, de 2 a 6 cm de altura y 4 a 11 cm de diámetro, generalmente de color verde azulado, en ocasiones verde amarillento, a veces con tinte rojizo. Costillas 4 a 14, casi siempre presentes, bien definidas, de altura variable, y a veces formando tubérculos mas o menos altos. Areolas distantes entre sí 0.9 a 1.5 cm, circulares, de 2 a 4 mm de diámetro. Esta especie, a partir del estado de plántula, presenta variaciones en su forma, al principio los podarios son tres, cinco, etc., pero a medida que aumentan en número, se reduce su tamaño, y de una disposición meramente espiralada, pueden formarse ortósticos, quedando, por tanto, los tubérculos ordenados en costillas. Estas plantas florecen a temprana edad (Bravo-Hollis & Sánchez Mejorada 1978) (Fotos 1 a 6).

Ecología y reproducción

La reproducción del peyote es tanto vegetativa como sexual. La propagación vegetativa da como resultado un crecimiento cespitoso

debido a los brotes adventicios que salen en la base del tallo-raíz. Este crecimiento se considera una respuesta al daño ocasionado por herbívoros o al corte de las cabezuelas cuando ha sido colectado. Los brotes así producidos pueden ser separados por el viento, agua y algunos animales y posteriormente desarrollar raíces y establecer nuevas colonias (Anderson 1969). Florece de marzo a septiembre y los frutos maduran de 9 a 12 meses después de la fertilización (Anderson 1969). La fructificación en San Luis Potosí se ha registrado en los meses de julio a septiembre (Trujillo 2002).

Los frutos del peyote se desarrollan y se mantienen escondidos en la lana apical por casi un año, luego se elongan rápidamente en la madurez para emerger arriba en el centro lanoso de la planta. Los frutos de *Lophophora* son similares a

los de *Obregonia* en que usualmente la mitad superior contiene a dos morfos en las semillas (Anderson 1980). El heteromorfismo se puede deber a la posición dentro del fruto (Trujillo 2002).

El crecimiento de las plantas es muy lento, requiere más de 5 años para tener 15 mm de diámetro. La edad y el tamaño de la planta son dos factores que aparentemente determinan el número de costillas en los individuos de las poblaciones del norte. Las plantas jóvenes normalmente presentan 5 costillas mientras que las adultas presentan de 5 a 14 ó ninguna (Anderson 1980; García-Naranjo 2004).

Los peyotes forman frecuentemente colonias, aunque pueden encontrarse individuos solos, tienden a crecer a la sombra de arbustos de *Larrea* sp. *Prosopis* sp, *Acacia farnesiana*, *Mimosa biuncifera* o

Israel C. Carrillo Angeles



FOTO 4. Acercamiento a una cabezuela en flor, son visibles el estigma tetralobulado, las anteras, pétalos con línea rosa central y como fondo, la cera que recubre el tallo, confiriéndole una textura brillante al reflejar la luz.



FOTO 5. Vista desde el follaje de la gobernadora que les hace sombra, grupo de cabezuelas de *Lophophora williamsii* (Lem. Ex Salm-Dyck) Coult, flores en athesis.

a la sombra parcial de *Agave lechuguilla*, *Jatropha dioica* y *Euphorbia antisiphilitica* (Anderson, 1969; Lumbreras 1976; Bravo-Hollis & Sánchez Mejorada, 1991). También con *Ariocarpus retusus*, *Coryphantha* sp., *Dasyliroton wheeleri* (sotol), *Echinocactus horizontalis*, *E. platyacanthus*, *Ferocactus* sp., *Flourensia cernua*, *Fouquieria splendens*, *Hechtia glomerata*, *Koeberlinia spinosa*, *Mammillaria* sp., *Opuntia leptocaulis*, *O. tunicata*, *Yucca carnerosana* y *Y. filifera*, entre otras (Islas 1999).

Distribución de la especie

En México se encuentra distribuido en los Estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, San Luis Potosí, Zacatecas y Tamaulipas (Guzmán *et al.* 2002). En los Estados Unidos existe en el sur de Nuevo México, Corpus Christi, Texas (Anderson 1969). Tiene una distribución latitudinal de cerca de 1200 km de 20°54' a 29°47' de latitud norte a lo largo de la cuenca del Río Bravo y hacia el sur en la Meseta Central del norte de

México, situada entre la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental hasta Saltillo, Coahuila. Al sur de Saltillo el rango de distribución se hace más angosto, es interrumpido por montañas y luego se extiende hacia el sur cerca de la ciudad de San Luis Potosí. En cuanto a la altitud, existen grandes variaciones de distribución; en Río Grande se encuentra a una elevación de casi 50 msnm y en la región sur, en el estado de San Luis Potosí a casi 1850 msnm (Anderson 1969). Crece silvestre en las regiones desérticas de la altiplanicie en terrenos calizos, sobre colinas pedregosas y en las riberas escarpadas de los ríos, especialmente a lo largo de la cuenca del Río Bravo. Tiene preferencia por los suelos calcáreos y arcillosos de la formación del Cretácico (Lumbreras 1976).

Poblaciones de estudio

Se establecieron 3 parcelas de 10 x 10 m, cubriendo un área total de 300 m² en las Sierras de San Marcos y Pinos y La Madera en Cuatrociénegas, Coahuila. La ubicación de las parcelas para la Sierra San Marcos y Pinos son 26° 53' 06.8" N, 102° 06' 03.7" W a 771 m snm y 26° 53' 58.7" N, 102° 06' 44.4" W a 773 msnm y la parcela en la Sierra La Madera se encuentra en 26° 58' 30.2" N, 102° 07' 30.7" W a 789 msnm.

Dentro de cada parcela se mapearon todos los individuos y sus nodrizas. Se tomó como individuo a cada conjunto de cabezuelas ya que debido al tipo de crecimiento que presentan es difícil determinar si se encuentran unidas por debajo. De cada individuo se contó el número de cabezuelas (tallos), se midió su diámetro y se registró si eran reproductivos o no.

Patrón de distribución

Clark y Evans (1954) fueron los primeros en sugerir la utilización de mapas para la evaluación de los patrones de distribución. Utilizaron la distancia de un individuo a su vecino más cercano como la medida más relevante. Este método es muy útil para cuando se tiene un mapa de toda la población pero en muchas ocasiones esto es imposible por lo que el estudio se realiza en distintos puntos de un área grande. Los datos de distancia de un punto tomado al azar al organismo más cercano y de este a su vecino más cercano, se utilizaron para analizar si los individuos de la población muestreada tienen un patrón de distribución espacial aleatorio o no mediante la prueba de Hopkins (1954) (Krebs 1989).

$$h = \Sigma (X_i^2) / \Sigma (r_i^2)$$

Donde:

h = estadístico de la prueba de Hopkins para aleatoriedad

X_i = distancia de un punto aleatorio i al individuo más cercano

r_i = distancia de un organismo aleatorio i al vecino más cercano

h está distribuida como F con $2n$ grados de libertad en el numerador y lo mismo en el denominador. Si los organismos están agregados, las distancias de un punto a un organismo serán mayores que las distancias entre individuos cercanos entre sí. Lo contrario ocurre si el patrón espacial es uniforme. Así, la prueba para h es una prueba de F de dos colas, en la cual h puede ser significativamente pequeña si el patrón espacial es uniforme.

El índice del patrón de agregación con un rango de 0 a 1 puede ser estimado por,

$$I_H = h/1+h = \Sigma(X_i^2) / \Sigma(X_i^2) + \Sigma(r_i^2)$$

Este índice se aproxima a 1 conforme se incrementa la agregación y se aproxima a 0 cuando la uniformidad es máxima, Bajo la hipótesis nula de aleatoriedad el índice del patrón es 0.5 (Krebs 1989).

Nodricismo

Para evaluar si *Lophophora williamsii* requiere de una nodriza, se observó si las plantas de estudio presentaban asociación con el estrato arbustivo o no. En el caso de existir dicha asociación, se identificó la especie nodriza para obtener preferencias de asociación. A todas las especies perennes (potenciales nodrizas) presentes en las parcelas de estudio se les estimó su cobertura (dos diámetros en cm). Así se obtuvo la cobertura de las diferentes especies y de los espacios abiertos sin vegetación. Se hizo una prueba de χ^2 para encontrar las preferencias de asociación, pesando el valor esperado de peyotes asociados por las coberturas estimadas en las parcelas de estudio (Everitt 1977).

Teniendo la orientación de cada parcela, se elaboró un mapa de los individuos y las plantas nodrizas asociadas. Con esto se pudo obtener las preferencias de orientación y ubicación de cada individuo con

respecto a su nodriza. Las orientaciones de las plantas se clasificaron en cuatro categorías: N, S, E, O. Se estableció como hipótesis nula, un igual número de plantas en cualquier orientación. Los datos de las parcelas 1 y 2 se trabajaron juntos ya que se encuentran en la misma Sierra y con la misma orientación. Se uso una prueba de χ^2 para encontrar si hay preferencias de orientación y se realizó un análisis de los residuales ajustados para verificar la significancia estadística de alguna orientación en particular (Everitt 1977).

Resultados

Distribución de *Lophophora williamsii* en la zona de estudio

La densidad promedio de *Lophophora williamsii* de los 3 sitios es de $\bar{X} = 0.35$ ind/m², es decir, de un individuo en 3 m². Los individuos tienen de 1-34 cabezuelas ($\bar{x} = 3 \pm 1.7$) (Cuadro 1, Foto 1).

El mayor número de individuos lo encontramos en la parcela estudiada en el Sitio 3 en la Sierra La Madera, sin embargo el mayor número de cabezuelas se encontró en el Sitio 2, de la Sierra San Marcos y Pinos. El promedio de cabezuelas por individuo también fue mayor en el Sitio 2.

CUADRO 1. Densidad y características de los individuos de *Lophophora williamsii* en tres localidades, en la Sierra San Marcos y Pinos (SMP) y La Madera (LM) * promedio \pm 1ds

	Densidad ind/m ²	Número de cabezuelas	Número de cabezuelas/ind*
SITIO 1 SMP	0.29	55	1.89655 \pm 2.5
SITO 2 SMP	0.38	178	4.68421 \pm 7.2
SITIO 3 LM	0.39	105	2.69231 \pm 2.6

CUADRO 2. Índice de Hopkins para determinar el Patrón de distribución espacial de *Lophophora williamsii* a partir de datos obtenidos en la Sierra San Marcos y Pinos (SMP, sitios 1 y 2) y en Sierra La Madera (LM). h = estadístico de la prueba de Hopkins para aleatoriedad, I_H = índice del patrón de agregación X_i = distancia de un punto aleatorio i al individuo más cercano, r_i = distancia de un organismo aleatorio i al vecino más cercano. F para h es una prueba de F de dos colas.

	SMP 1	SMP 2	LM	TOTAL
X_i	181.66	171.52	433.92	787.1
r_i	100.84	46.72	242.83	390.39
h	1.80146767	3.67123288	1.78692913	2.01618894
$g.l.$	40,40	40,40	40,40	120,120
$F_{0.01}$	2.1	2.1	2.1	1.53
$F_{0.99}$	0.47619048	0.47619048	0.47619048	0.65359477
I_H	0.64304425	0.78592375	0.64118212	0.66845578

Patrón de distribución espacial de *Lophophora williamsii*

Para obtener el patrón de distribución se utilizó la prueba de Hopkins (1954). Este índice se aproxima 1 conforme se incrementa la agregación y se aproxima a 0 cuando la uniformidad es máxima. Bajo la

hipótesis nula de uniformidad, el índice del patrón es 0.5. El valor de agregación obtenido fue de 0.668, por lo tanto rechazamos la hipótesis nula de un patrón de distribución aleatorio, determinando que nuestra área de estudio presenta un patrón de distribución de tipo agregado (Cuadro 2).

CUADRO 3. Especies nodriza o espacios abiertos a los que se asocia *Lophophora williamsii* en Cuatrociénegas, México. Se muestra el resultado de la prueba de residuales ajustados, valores mayores a 2 son significativos $P= 0.05$.

Especie nodriza	Cobertura (proporción)	Número de peyotes observados	Número de peyotes esperados	Residuales ajustados
<i>Larrea tridentata</i>	0.181	68	19.14	11.168
<i>Agave lechuguilla</i>	0.001	2	0.08	6.892
<i>Acacia</i> sp.	0.010	3	1.07	1.875
<i>Hechtia</i> sp.	0.001	3	0.16	7.177
<i>Opuntia leptocaulis</i>	0.000	2	0.05	8.619
<i>Cordia parviflora</i>	0.035	10	3.75	3.231
<i>Opuntia bradtiana</i>	0.027	5	2.84	1.284
<i>Opuntia phaeacantha</i>	0.004	2	0.39	2.600
Espacios abiertos	0.741	9	78.54	-7.847

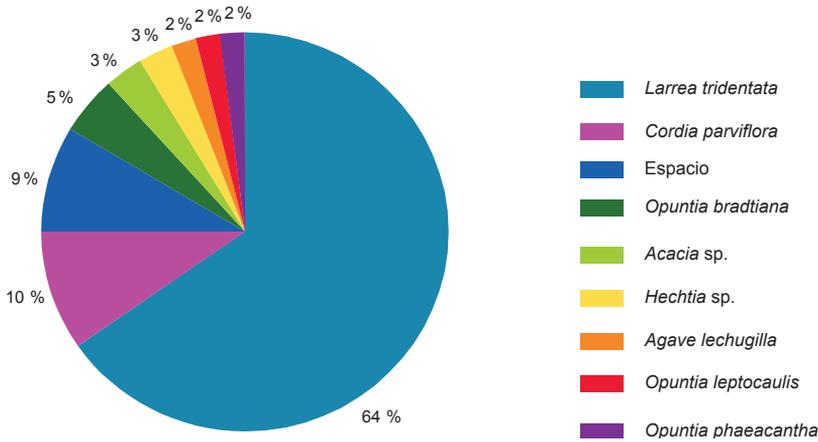


FIGURA 1. Porcentaje de especies nodriza o espacios abiertos a los que se asocia *Lophophora williamsii* en tres sitios estudiados en la Sierra La Madera y Sierra San Marcos y Pinos.

Asociación con plantas nodriza Especie nodriza asociada.

El 91% de los peyotes se encuentra asociado a alguna nodriza. Las más importantes fueron *Larrea tridentata* (65%), *Acacia* sp. (3%) y *Cordia parviflora* (1%) (Fig. 1, Cuadro 3). El análisis de residuales ajustados de acuerdo a las coberturas de las nodrizas o espacios abiertos, indica que hay preferencia por estas especies y hay menos individuos en los espacios abiertos ($\chi^2 = 389.2$, $P < 0.0001$) (Cuadro 3).

Orientación de los individuos de *Lophophora williamsii* ubicados debajo de las nodrizas.

Para la Sierra de San Marcos y Pinos encontramos preferencia de orientación de los individuos bajo la nodriza hacia el cuadrante Sur ($\chi^2 = 9.998$, 3 gl, $P < 0.05$) rechazando la hipótesis de igual número de individuos en las cuatro orientaciones. Para la Sierra La Madera no encontramos diferencias significativas en ninguna orientación en particular ($\chi^2 = 1.11$, 3 gl, $P > 0.05$) (Fig. 2).

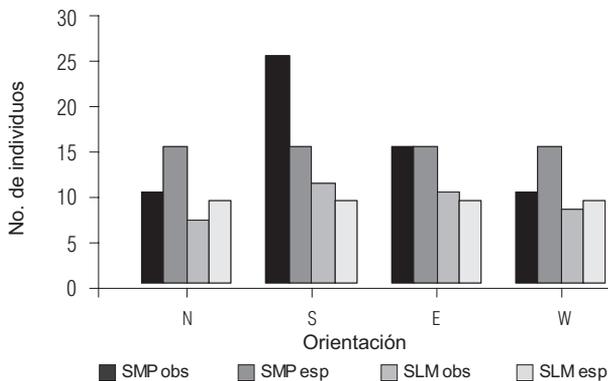


FIGURA 2. Orientación de los individuos de *Lophophora williamsii* localizados debajo de las nodrizas en La Sierra San Marcos y Pinos (SMP) y en la Sierra La Madera (LM).

Discusión

La densidad de individuos por metro cuadrado reportado para esta especie en San Luis Potosí varía entre los sitios conservados (3.83 ind/m^2) y los sitios perturbados (0.05 , 0.11 y 0.42 ind/m^2) (Islas Huitrón 1999), el valor que obtuvimos fue de 0.35 ind/m^2 , valor similar al encontrado para sitios perturbados. Para otras especies globosas con formas de crecimiento similares se han reportado valores de 1.96 ind/m^2 *Mammillaria carnea* y 0.82 ind/m^2 para *Mammillaria pectinifera* (Rodríguez Ortega 1998) y *Mammillaria mathildae*, que se encuentra en peligro de extinción, 0.0161 ind/m^2 (Hernández-Oria *et al.* 2003). Lo cual indica que el peyote tiene una baja densidad en Cuatrociénegas.

En varios desiertos la distribución espacial de la vegetación esta conformada por parches de vegetación alternados con espacios abiertos (De Villiers *et al.* 2001). La posición que tenga cada uno de los individuos en el espacio depende de la distribución espacial de los factores ambientales que determinan su desarrollo (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991). En las zonas áridas y semiáridas es común encontrar que la distribución espacial de los individuos de diferentes especies de plantas se da de manera no azarosa (Cody 1993). Es común observar que la disponibilidad de recursos y el efecto de los factores bióticos y abióticos se presentan de una manera discontinua en el espacio, provocando la formación de las llamadas "islas de fertilidad" que funcionan como sitios seguros para la germinación y establecimiento de varias especies de plantas desérticas (García-Moya & Mckell 1970). Los factores que afectan las primeras etapas del establecimiento son frecuente-

mente los que determinan la distribución de las plantas adultas (De Villiers *et al.* 2001). La radiación es un factor importante en la determinación de patrones de distribución a manera de parches para especies desérticas que se establecen bajo la sombra de otras. Esto junto con factores como la dispersión determinan la estructura de las comunidades desérticas (Valiente-Banuet & Godínez-Álvarez 2002). Las lluvias de verano tienen un papel importante en el transporte de las semillas a sitios protegidos de depredadores y favorables para la germinación (Steenbergh & Lowe 1969).

El estudio de la distribución agregada de los individuos alrededor de núcleos de vegetación, como resultado del establecimiento de los individuos bajo el dosel de otras especies, abarca a un gran número de especies de diferentes formas de vida (globosas, columnares, Opuntias) (Franco & Nobel 1989; McAuliffe 1984a; Leirana-Alcocer & Parra-Tabla 1999; Yeaton 1978; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Mandujano *et al.* 2002). A pesar de que este fenómeno ha demostrado ser de suma importancia en ambientes desérticos y semidesérticos, existen especies que han mostrado no tener la necesidad de protección en su establecimiento como es el caso de algunas arbustivas (De Villiers *et al.* 2001; Flores 2001) y de otras cactáceas (Rodríguez & Ezcurra 2000). Los sitios sombreados debajo de la nodriza generan condiciones microclimáticas favorables para la germinación y sobrevivencia de plántulas de varias especies desérticas (Turner *et al.* 1966; Mc Auliffe 1984a, 1984b; Valiente-Banuet 1991; Yeaton 1978). Las plántulas se ven beneficiadas en su establecimiento ya que la nodriza disminuye la radiación directa ocasionando el descenso de la temperatura del suelo y el aire (Nobel 1984, 1989; Franco

& Nobel 1988) y el grado de humedad y la capacidad de retención de agua del suelo se ven modificados (Franco & Nobel 1989). Debajo de la nodriza hay un aumento de nutrientes del suelo (García-Moya & Mckell 1970), además de que se encuentran protegidas durante las heladas (Nobel 1980) y de los depredadores (Mandujano *et al.* 1998).

L. williamsii presentó un patrón de distribución agregado y ocupa selectivamente el espacio para su establecimiento, siendo preferentemente en espacios sombreados ocasionados por el dosel de otra planta. Se establece asociada a plantas nodrizas, similar a otras especies globosas como *Mammillaria gaumeri* (Leirana-Alcocer & Parra-Tabla 1999), *M. crucigera*, *M. solisoides*, *M. hernandezii* (Rodríguez-Ortega en preparación) y *M. mathildae* (Hernández-Oria 2003). Preferentemente se asocia a especies leñosas perennes, como lo reportado para *Coryphantha pallida*, *M. carnea* y *M. haageana* (Mandujano *et al.* 2002). El establecimiento preferencial de los individuos debajo del estrato arbustivo, nos sugiere que *L. williamsii* se ve favorecida en las etapas de establecimiento por las condiciones generadas debajo del dosel de la nodriza. La preferencia de asociación con *Larrea tridentata* (65%) coincide con lo reportado para esta especie en poblaciones de San Luis Potosí (Lumbreras 1976; Islas Huitrón 1999) y otros sitios del desierto Chihuahuense (Anderson 1980). Esta preferencia de asociación se puede deber a que el peyote ha coexistido con la gobernadora debido a que es el elemento dominante de este desierto. El alto número de especies nodrizas asociadas sugiere que la asociación de *L. williamsii* con otras plantas no es particular con alguna especie, sino que se debe a ciertas características estructurales de la

plantas a las que se asocia (Steenbergh & Lowe 1969). La preferencia de ubicación de los individuos debajo de la nodriza hacia el Sur en la Sierra de San Marcos y Pinos, puede deberse a que la distribución de los factores ambientales bajo la copa de la nodriza, no es la misma en todas las orientaciones (Valiente-Banuet *et al.* 1991). Es probable que existan diferencias en la incidencia solar durante el día, habiendo lugares donde esta se vea disminuida. Estudios con *Mammillaria carnea* (Rodríguez-Ortega 1998) y *Coryphantha pallida* (Valiente-Banuet *et al.* 1991) en el Valle de Zapotitlán muestran preferencias de orientación debajo de la nodriza hacia los sitios donde la radiación se ve disminuida el mayor tiempo o evitando las horas de mayor radiación. Islas Huitrón (1999) encontró preferencias de orientación de individuos de *Lophophora williamsii*, debajo del estrato arbustivo en sitios perturbados ocasionados por actividad humana.

El establecimiento de los individuos bajo una nodriza, coincide con los altos porcentajes de germinación obtenidos para la especie en condiciones de sombra (García-Naranjo Ortiz de la Huerta 2004). La severidad se ve disminuida si la plántula se ubica en un sitio favorable que la resguarde. La nodriza le provee a la semilla un microclima que junto con eventos de precipitación permiten el establecimiento de los nuevos individuos (Turner *et al.* 1966). *Lophophora williamsii* presentó un patrón de distribución agregado y ocupa selectivamente el espacio para su establecimiento, siendo preferente en espacios sombreados ocasionados por el dosel de otra planta y se asocia preferentemente a especies leñosas perennes. Encontramos que el peyote presenta bajas densidades poblacionales, similares a las de la misma especie en zonas perturbadas y de especies



FOTO 6. Forma crestada o monstruosa de *Lophophora williamsii* (Lem. ex Salm-Dyck) J. Coult. en Cuatrociénegas, Coahuila.

consideradas en peligro de extinción, el alto número de individuos con más de un par de cabezuelas sugieren que las plantas han estado sujetas a herbivoría o cosecha en la región de Cuatrociénegas. Por ello debe vigilarse el estado de las poblaciones para no perder este importante recurso.

Agradecimientos

El financiamiento al proyecto Conacyt 34980-V a M. C. Mandujano. A Nicolás Palleiro, Gisela Aguilar y Manuel y Dolores Rosas por su ayuda en el trabajo de campo. A los M. en C. Israel Carrillo, Lucía Plasencia y Mariana Rojas-Aréchiga por sugerencias al trabajo. Doctores Teresa Valverde, Jordan Golubov y César Rodríguez por los comentarios y correcciones a lo largo del desarrollo del proyecto. Este trabajo esta dedicado a Dolores Rosas. Dos revisores anónimos por sus comentarios.

Literatura citada

Anderson EF. 1969. The Biogeography, Ecology, and Taxonomy of *Lophophora* (Cactaceae). *Brittonia* **21**:299-310.

- Anderson EF. 1980. Botany of Peyote. En: *Peyote, The Divine Cactus*. The University of Arizona Press.
- Anderson EF. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Inc. USA.
- Anónimo. 1999. Programa de Manejo del Área de Protección de Flora y Fauna Cuatrociénegas, Mexico. Instituto Nacional de Ecología, México D.F. 166 pp.
- Bátis AI & Rojas-Aréchiga M. 2002. El peyote y otros cactus alucinógenos de México. *Biodiversitas* **40**:12-17.
- Bowers JE, Web RH & Rondeau RJ. 1995. Longevity, recruitment and mortality of desert plants in Grand Canyon, Arizona, USA. *J Veg Sci* **6**:551-564.
- Bravo-Hollis H & Sánchez-Mejorada H. 1978. *Las cactáceas de México*. Tomo I Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Bravo-Hollis H & Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las cactáceas de México*. Tomo II Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Bruhn JG & Holmstedt B. 1974. Early Peyote Research. An Interdisciplinary Study. *Econ Bot* **28**:353-390.
- Cody ML. 1993. Do Cholla Cacti (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *J Arid Environ* **24**:139-154.
- Contreras C & Valverde T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *J Arid Environ* **51**:89-102.
- Cook R E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. En: Jackson JBC, Buss LW & Cook RE (eds.). *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press.
- De Villiers AJ, Van Rooyen MW & Theron GK. 2001. The role of facilitation in seedling

- recruitment and survival patterns, in the Strandveld Succulent Karoo, South Africa. *J Arid Environ* **49**:809-821.
- Dinerstein E, Olson D, Atchley J, Loucks C, Contreras-Balderas S, Abell R, Iñigo IE, Enkerlin E, Williams CE & Castilleja G. (eds.) 1999. *Ecoregion-based conservation in the Chihuahuan Desert: a biological assessment and biodiversity vision*, Compilado por WWF, CONABIO, PRONATURA e ITSM, Washington, D.C.
- Esparza-Olguín L, Valverde T & Vilchis-Anaya E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biol Conserv* **103**:349-359.
- Everitt B S. 1977. *The Analysis of Contingency Tables: Monographs on Statistics and Applied Probability*. Chapman & Hall Ltd. USA.
- Flores Rivas JD. 2001. Dinámica del establecimiento de plantas de diferentes formas de vida del desierto de Tehuacán, México. Tesis doctoral. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz.
- Franco A C & Nobel P S. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* **69**: 1731-1740.
- Franco A C & Nobel P S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *J Ecol* **77**:870-886.
- García-Moya E & Mckell C M. 1970. Contributions of shrubs to the nitrogen economy of a desert wash plant community. *Ecology* **51**:81-88.
- García-Naranjo Ortíz de la Huerta A. Estructura poblacional, sitios de establecimiento y clonalidad de *Lophophora williamsii* (Lem ex. Salm-Dyck) J. M. Coult. en Cuatrociénegas, Coahuila, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias; Universidad Nacional Autónoma de México.
- 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. *J Arid Environ* **39**:21-31.
- Godínez-Álvarez H, Valiente-Banuet A & Valiente Banuet L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan, Valley. *Can J Bot* **77**:203-208.
- Gómez-Hinostrosa C & Hernández HM. 2000. Diversity, geographical distribution, and conservation of Cactaceae in the Mier y Noriega region, Mexico. *Biodivers Conserv* **9**:403-418.
- Guzmán U, Arias S & Dávila P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- Hernández HM & Godínez H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Bot Mex* **26**:33-52.
- Hernández HM & Barcenás RT. 1995. Endangered Cacti in the Chihuahuan Desert: I. Distribution Patterns. *Conserv Biol* **9**:1176-1188.
- Hernández-Oria JPR, Chávez-Martínez G, Galindo-Sotelo MM, Hernández-Martínez G, Lagunas-Solís G, Martínez-Romero R, Mendoza-Aguilar T, Sánchez-Hernández JL & Sánchez-Martínez E. 2003. Evaluación de aspectos ecológicos de una nueva población de *Mammillaria mathildae* (Kraehenbuehl & Krainz) en Querétaro. *Cact Suc Mex* **48**:100-110.
- Islas Huitrón H. 1999. Estudio ecológico de *Lophophora williamsii* (Lem.) Coulter en una comunidad vegetal perturbada del desierto de San Luis Potosí. Tesis Licenciatura. Iztacala. UNAM.
- Jordan PW & Nobel PS. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonoran Desert. *Amer J Bot* **66**:1079-1084.

- Jordan PW & Nobel PS. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* **62**:901-906.
- Jordan PW & Nobel PS. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. *Bot Gaz* **143**:511-517.
- Kershaw KH. 1973. *Quantitative and dynamic plant ecology*. Edward Arnold Ltd. London, U.K.
- Krebs JC. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y abundancia*. Editorial Harla S. A. México.
- Krebs JC. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers Inc. New York.
- Leirana-Alcocer J & Parra-Tabla V. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaudieri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *J Arid Environ* **41**:421-428.
- Lumbreras U. 1976. Contribución al conocimiento del "peyote" *Lophophora williamsii* Lem. Coulter. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Mandujano MC, Montaña C & Eguiarte IE. 1996. Reproductive Ecology and Inbreeding Depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: why are sexually derived recruitments so rare? *Amer J Bot* **83**:63-70.
- Mandujano MC, Montaña C & Golubov J. 1998. The relative contribution and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *J Ecol* **86**:911-921.
- Mandujano MC, Montaña C, Franco M, Golubov J & Flores-Martínez A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* **82**:344-359.
- Mandujano MC, Flores Martínez A, Golubov J & Ezcurra E. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *Southwest Nat* **47**:162-168.
- Marsh PC. 1983. Biota of Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. *J Arizona-Nevada Sci* **19**:1-2.
- Martínez-Peralta C & Mandujano MC. 2009. Saqueo en poblaciones naturales de *Ariocarpus*: el caso de *A. agavoides*. *Cact Suc Mex* **54**:60-62.
- Mc Auliffe JR. 1984a. Prey refugia and the distributions of two Sonoran Desert cacti. *Oecologia* **65**:82-85.
- Mc Auliffe JR. 1984b. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* **64**:319-321.
- Mittermeier C, Ceballos G, Ezcurra E, Schmith R, Hernández H, Goettsch B, Konstant WR, Robles Gil P. 2002. *El Gran Desierto de Chihuahua*. En: Robles Gil P (ed.). *Áreas Silvestres, Las Últimas Regiones Virgenes del Mundo*. CEMEX Sa. de Cv. México D.F.
- Nobel PS. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Bot Gaz* **141**:188-191.
- Nobel PS. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia* **62**:310-317.
- Nobel PS, Geller GN, Kef SC & Zimmerman AD. 1986. Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near the soil surface. *Plant Cell Environ* **9**:279-287.
- Nobel PS & Bobich EG. 2002. *Environmental Biology*. En: Nobel PS (ed.). *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press Ltd.
- Piñero D. 1976. La distribución de las plantas en el espacio y su importancia en los estudios de ecología vegetal. *Biología*. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología **6**:19-24.
- Rzedowski J. 1986. *Vegetación de México*. Ed. Limusa SA. de CV. México D.F.
- Rodríguez-Ortega CE & Ezcurra E. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mam-*