



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**Diversidad β de cactáceas columnares en dominios
climáticos de la Reserva de la Biosfera
Tehuacán-Cuicatlán**

TESIS

PARA OBTENER EL TÍTULO DE

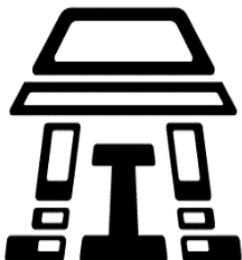
BIÓLOGA

PRESENTA

ANA KAREN VAZQUEZ SEGOVIA

DIRECTOR DE TESIS

DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS



Tlalnepantla, Estado de México, 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mis padres y hermano, con todo mi amor

Agradecimientos

Agradezco al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, por el apoyo económico que se brindó a través del proyecto *“Selección de áreas prioritarias de biodiversidad en México”* con clave IN216912. De la misma manera agradezco al programa *“Volkswagen Por amor al planeta”*.

Al Dr. Oswaldo Téllez Valdés agradezco inmensamente su paciencia, apoyo y recursos brindados para realizar esta tesis.

A mis sinodales Dr. Héctor Godínez Alvares, Dr. Arturo Rocha Ramírez, Dra. Leticia Casanova, y M. en C. Ricardo Álvarez Espino, les expreso mi agradecimiento por todos sus comentarios, sugerencias y asesorías, que ayudaron a desarrollar, enriquecer y mejorar este trabajo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, agradezco profundamente la oportunidad de pertenecer a esta institución, por formarme académica y personalmente, por el orgullo de ser universitaria y por la oportunidad de cumplir esta meta, de la misma manera agradezco a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala y al Laboratorio de Recursos Naturales.

Agradezco profundamente a mis padres y hermano todo el apoyo y amor que me brindan todos los días, en especial a mi mami por toda su dedicación; este logro también es suyo y son mi mayor ejemplo a seguir.

A mis amigos: Benjamín, Claudia, Ixchel, Sandra, Abraham, Diego, Emmanuel, Jair y Naye, agradezco su apoyo y tolerancia, por estar conmigo y ser parte de este proceso, por contribuir a formar una mejor persona, y a todos los que en algún momento compartieron conmigo instantes de sus vidas. Gracias totales.

Índice

Resumen.....	1
Introducción.....	2
Antecedentes.....	6
Objetivos.....	8
General.....	8
Particulares.....	8
Materiales y Métodos.....	9
Área de estudio.....	9
Dominios climáticos.....	12
Abundancia de cactáceas columnares.....	13
Perfiles climáticos.....	15
Análisis de ordenación.....	15
Resultados.....	17
Dominios climáticos.....	17
Abundancia de cactáceas columnares.....	21
Perfiles climáticos.....	22
Análisis de ordenación.....	22
Discusión.....	29
Conclusiones.....	35
Referencias.....	36
Anexo I.....	43
Anexo II.....	45

Índice de figuras

Figura 1. Área de estudio Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	11
Figura 2. Dendrograma de similitud que representa la variación climática entre 10 dominios climáticos definidos para la RBTC.....	17
Figura 3. Distribución geográfica de 10 dominios climáticos, y puntos de muestreo de cactáceas columnares en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	20
Figura 4. Diagrama de ordenación del Análisis de Redundancia.....	25
Figura 5. Abundancia de <i>E. chiotilla</i> respecto a la variable TPTS.....	27
Figura 6. Abundancia de <i>E. chiotilla</i> respecto a la variable TPTL.....	27
Figura 7. Abundancia de <i>E. chiotilla</i> respecto a la variable TPC.....	27
Figura 8. Abundancia de <i>P. hollianus</i> respecto a la variable PTL.....	27
Figura 9. Abundancia de <i>C. column-trajani</i> respecto a la orientación.....	28

Índice de cuadros

Cuadro 1. Variables bioclimáticas usadas en la clasificación de dominios climáticos en la RBTC; y para obtener los perfiles climáticos de los puntos de muestreo.....	14
Cuadro 2. Cobertura aproximada en km ² y medias obtenidas para las variables bioclimáticas y de terreno en la clasificación a nivel de 10 dominios climáticos a través de la RBTC.....	18
Cuadro 3. Listado de especies de cactáceas columnares registradas en diferentes dominios climáticos dentro de la RBTC.....	21
Cuadro 4. Longitud de gradiente derivado del Análisis de Correspondencia Sin Tendencia.....	22
Cuadro 5. Varianza del Análisis de Redundancia.....	23
Cuadro 6. Eigenvalores y porcentaje relativo de varianza explicada en los tres primeros ejes de ordenación del Análisis de Redundancia.....	23
Cuadro 7. Varianza explicada por cada variable ambiental considerada en el Análisis de Redundancia.** Variables altamente significativas p<0.01. *Variables significativas p<0.05.....	24
Cuadro 8. Coeficientes de correlación de Spearman.....	26
Cuadro 9. Abundancias de especies de cactáceas columnares registradas en los sitios de muestreo en dominios climáticos de la RBTC.....	43
Cuadro 10. Valores obtenidos para la variables bioclimáticas y de terreno consideradas en el Análisis de Redundancia de los sitios de muestreo.....	45

Resumen

En este trabajo se exploró que variables ambientales de clima y terreno están relacionadas con la distribución y abundancia de cactáceas columnares en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC). Para ello se implementó una estrategia metodológica que consistió en un análisis de la variabilidad ambiental mediante una clasificación de dominios climáticos, unidades geográficas con características ambientales similares, a través de las cuales se definieron los sitios de muestreo.

Se realizó un Análisis de Redundancia (AR) para establecer la relación entre la composición de especies con respecto al gradiente, para ello se construyeron dos matrices de datos, una con los valores de la abundancia de especies de cactáceas columnares en transectos de 500m² registradas en 38 sitios de muestreo; otra con los valores de los perfiles ambientales de los sitios de muestreo. Para determinar la asociación entre las variables ambientales significativas del AR y la abundancia de especies de cactáceas columnares se aplicó el coeficiente de correlación de Spearman.

El Análisis de Redundancia explicó el 77% de la varianza. Las variables que resultaron significativas a nivel de $P < 0.01$ fueron: temperatura promedio del periodo cálido (TPC), del trimestre lluvioso (TPTL), del trimestre seco (TPTS), precipitación promedio del trimestre lluvioso (PTL) y estacionalidad de la precipitación (EP); a nivel de significancia $P < 0.05$ oscilación diurna de la temperatura (ODT), altitud y orientación. Las variables TPC, TPTL y TPTS resultaron correlacionadas significativamente con la abundancia de *E. chiotilla* ($r=0.50$, 0.45 y 0.40 , respectivamente), la variable PTL presentó correlación negativa con respecto a la abundancia de *P. hollianus* ($r=-0.34$), y la orientación se correlacionó con la abundancia de *C. columna-trajani* ($r=0.40$). Los resultados indican que existe relación entre las variables de clima y terreno y la abundancia de algunas especies de cactáceas columnares en la RBTC. Sin embargo, no son las únicas variables que definen los patrones de distribución y abundancia de cactáceas columnares, las condiciones edáficas, así como las interacciones bióticas que establecen las cactáceas con otras plantas y animales también juegan un papel importante para definir dichos patrones.

Palabras clave: diversidad β , dominios climáticos, cactáceas columnares, análisis de redundancia.

Introducción

En el estudio de la diversidad en las comunidades naturales se distinguen tres componentes: diversidad *alfa*, α - riqueza de especies en un sitio o comunidad particular; diversidad *beta*, β - magnitud de cambio en la composición de las especies a lo largo de un gradiente ambiental o entre diferentes comunidades en un paisaje; y diversidad *gamma*, γ - diversidad de especies de un número de muestras a escala regional (Whittaker, 1960; 1972).

El concepto de diversidad β ha resultado poco claro ya que, se han generado diferentes definiciones y a su vez, se ha empleado un amplio rango de medidas para expresarla. El componente β de la diversidad ha sido estudiado principalmente para la descripción de patrones a través de gradientes altitudinales o latitudinales y en menor medida para la búsqueda de variables relacionadas con este componente de la diversidad (Halffter y Moreno, 2005). De la misma manera, la mayoría de los estudios se han llevado a cabo usando índices basados en datos de presencia-ausencia de especies, pocos estudios han empleado medidas que consideran la abundancia de las especies en los sitios evaluados (Koleff, 2005).

Este componente de la diversidad ha recibido una limitada atención empírica, particularmente cuando se contrasta con el vasto número de estudios de diversidad α (Koleff, 2005). Sin embargo, en la última década distintos trabajos han contribuido a comprender la diversidad β (Koleff, 2005; Legendre et al., 2005; Moreno y Rodríguez, 2010; Anderson et al., 2011; Calderón et al., 2012). Una de las hipótesis consideradas actualmente para explicar las causas de la diversidad β , y que es parte esencial de este trabajo es propuesta por Legendre et al. (2005), en ella se considera que la distribución de las especies está relacionada con las condiciones ambientales, lo cual ha generado un cambio importante en la conceptualización, en la forma de apreciar y analizar la diversidad β , aportando claridad acerca de los distintos fenómenos biológicos que han sido relacionados y en ocasiones confundidos con la idea original

de diversidad β , dando lugar a un marco de trabajo con un enorme potencial de aplicación, ya que el estudio de la diversidad beta se considera clave para entender patrones geográficos de riqueza de especies, para comprender el funcionamiento y manejo de los ecosistemas, y para la conservación de la biodiversidad (Gaston y Blackburn, 2000; Legendre et al., 2005).

En la actualidad, se distinguen dos tipos de diversidad β : 1) el recambio de especies, que mide el cambio en la estructura de la comunidad de una unidad de muestreo a otra a través de un gradiente espacial, temporal o ambiental; y 2) la variación de especies en la estructura de la comunidad entre un conjunto de unidades de muestreo sin referencia a algún gradiente o dirección particular (Anderson et al., 2011). Cuando el recambio de especies es el interés principal, el uso de medidas como el índice β de Whittaker (1960) y medidas derivadas de este índice son inadecuados, ya que estos índices no consideran la distribución de las especies en gradientes espaciales o temporales (Vellend, 2001). Por otra parte algunas técnicas de ordenación proporcionan medidas de diversidad β , estas técnicas organizan sitios a lo largo de ejes, basándose en la composición de especies para encontrar algún patrón de respuesta en las relaciones entre la composición de especies con respecto a gradientes ambientales (Moreno, 2001; Rocha et al., 2011).

El recambio de especies aumenta en gran medida por la contribución de factores históricos y por la heterogeneidad ambiental, estos son componentes clave que determinan la inusual riqueza de especies en México (Rodríguez et al., 2003). Una de las familias con mayor riqueza de especies que ha definido en México su principal centro de diversificación es la familia Cactaceae, se reconoce la existencia de aproximadamente 63 géneros, 669 especies y 244 subespecies, de estos 25 géneros, 518 especies y 206 subespecies son endémicas de México (Guzmán et al., 2003).

Dentro de la subfamilia Cactoideae se encuentra la tribu Pachycereeae que comprende las cactáceas de tipo columnar, las cuales son elementos importantes en las comunidades bióticas de las zonas áridas y semiáridas del país, la mayoría de las especies son endémicas y constituyen el componente dominante de un gran número de asociaciones vegetales (Valiente-Banuet et al., 2000).

En México, se reportan 70 especies de cactáceas columnares, siendo la región central del país que comprende al Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC) y la Cuenca del río Balsas el principal centro de diversificación con 45 especies, es decir el 64% de la flora cactológica columnar, cuya presencia está ligada a diferencias tanto de clima, afloramientos litológicos, así como a la distribución de geoformas asociadas a la evolución del paisaje (Valiente-Banuet et al., 2000). Para el VTC se reporta la presencia de 8 de los 13 géneros de la tribu y 18 especies (Arias et al., 1997).

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán la heterogeneidad ambiental es resultado principalmente de la variabilidad climática y de grandes transformaciones geomórficas. Asimismo, por su ubicación en una región montañosa, la gran variedad de ambientes está influida por diversos factores como la presencia de abanicos aluviales, laderas con diferente orientación e inclinación, así como una litología superficial muy variada lo que determina una distribución diferencial de especies y diferencias fisonómicas de la vegetación (Valiente-Banuet et al., 2000).

Para tratar de representar la heterogeneidad ambiental del VTC y sus áreas de influencia, Téllez-Valdés et al. (2010), proponen una clasificación de dominios climáticos, definidos como unidades geográficas con ambientes similares, que se definen en base a la clasificación numérica de variables ambientales (Carmel y Stoller-Cavari, 2006), esto gracias a la reciente disponibilidad de interpoladores como ANUSPLIN, y a los sistemas de información geográfica (SIG), que permiten mejorar las bases de datos ambientales y brindan la posibilidad de usar parámetros climáticos para explicar patrones biológicos. Dichas herramientas forman parte esencial de este

trabajo para generar una propuesta metodológica para el diseño de muestreo, que permite integrar distintas variables involucradas con la heterogeneidad ambiental que pueden contribuir a un mejor entendimiento de la estructura de los ensamblajes de especies a través del espacio, en comparación con los métodos de muestreo a través de transectos altitudinales o latitudinales con los que se ha estudiado tradicionalmente el componente β de la diversidad.

Antecedentes

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán ha sido estudiado desde el punto de vista florístico y fitogeográfico, la información disponible permite señalar que el VTC está constituido por un mosaico de comunidades vegetales cuya presencia está ligada a diferencias de clima, afloramientos litológicos, y con la distribución de geoformas asociadas a la evolución del paisaje (Osorio et al., 1996). Sin embargo, no se han reportado estudios de diversidad β de cactáceas columnares para el VTC.

Montaña y Valiente-Banuét (1998) analizaron la variación altitudinal de factores climáticos y edáficos, así como los cambios asociados a los tipos de vegetación, diversidad de formas de vida y diversidad florística en la región de Tehuacán-Cuicatlán. A través de un Análisis de Correspondencia Canónico (ACC), encontraron que la altitud y variables edáficas (pH, contenido de nitrógeno, materia orgánica y carbonato) explican la mayor parte de la variabilidad de la vegetación. Pavón et al. (2000) respaldan esta información, ellos encontraron que la altitud y el nitrógeno en suelo son variables asociadas a la abundancia de cactáceas columnares a través de un gradiente altitudinal (1600-2200 msnm) en el Valle de Zapotitlán, que se encuentra dentro del VTC.

Valiente-Banuét et al. (2000), consideraron fundamental analizar la distribución de las principales asociaciones vegetales, así como la diversidad de especies entre las comunidades, como una forma de evaluar el papel de la heterogeneidad ambiental en la explicación de tal diversidad. Reconocen un total de 29 asociaciones vegetales dentro del VTC, 9 de ellas tienen como elemento principal cactáceas columnares, esta clasificación de asociaciones vegetales se relaciona con los tipos climáticos que se reconocen en la zona. También determinaron que la distribución altitudinal de las asociaciones vegetales sigue patrones consistentes en la región sur del valle. No obstante en la parte norte, en la Sierra de Tecamachalco, es notoria la ausencia de cactáceas columnares, las cuales predominan en las partes centrales y al sur del valle

(Valiente-Banuet et al., 2000). El Valle de Tehuacán-Cuicatlán puede ser caracterizado como una zona con una extraordinaria heterogeneidad ambiental, producto de diferencias climáticas y de las transformaciones geomórficas, aunado a esto, las diferencias de litología, suelo, altitud, etc., establecen un mosaico de condiciones ambientales que determina la diversidad y distribución de las asociaciones vegetales.

Otros investigadores aportan datos respecto al papel de las variables ambientales que influyen en la diversidad de especies de cactáceas columnares en el VTC. Ruedas et al. (2006) analizaron los factores que afectan la distribución y abundancia de tres especies de *Neobuxbaumia* (*N. macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*), con diferente grado de rareza en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Midieron 18 variables ambientales y la densidad en las poblaciones de *Neobuxbaumia*. Usaron Análisis de Componentes Principales (ACP) para identificar los factores que están asociados a la presencia-ausencia de cada especie. Aplicaron un Análisis de Regresión Múltiple para probar si la variación en estas variables está relacionada con los cambios en la abundancia. Sus resultados muestran que los factores que influyen significativamente en la distribución de estas especies son la temperatura media anual, altitud, precipitación anual y propiedades del suelo como textura y valor de retención de agua. La distribución de estas especies está limitada a sitios con valores específicos de las variables ambientales registradas, confiriéndole una alta especificidad de hábitat relacionado al grado de rareza de estas especies.

Campos (2009), analizó la relación de la riqueza de tres familias de plantas, una de ellas Cactaceae, con un gradiente altitudinal en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, encontrando una fuerte correlación entre la riqueza de las familia estudiadas y la altitud, concluyendo que uno de los factores de mayor importancia que definen la distribución de las especies de esas familias, es la topografía accidentada del área.

Objetivos

General

- Determinar la relación entre variables ambientales de clima y terreno con la distribución y abundancia de cactáceas columnares en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Particulares

- Delimitar dominios climáticos para la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.
- Proponer *a priori* sitios de muestreo de cactáceas columnares con base en los dominios climáticos definidos para la RBTC.
- Determinar la riqueza y abundancia de cactáceas columnares en los sitios de muestreo.
- Obtener perfiles ambientales para los puntos de muestreo.
- Analizar posibles patrones de distribución y abundancia de especies de cactáceas columnares en relación con variables ambientales a través de técnicas de ordenación.

Materiales y Métodos

Área de estudio

La Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC) se encuentra dentro de la provincia florística llamada Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC), en la región xerófitica mexicana (Rzedowski, 2006); ocupa una superficie de 490,187 hectáreas, al sureste de Puebla y noroeste de Oaxaca. Sus coordenadas geográficas extremas son: 18°52' - 97°41' N, 17°32' - 96°43'S; 17°38' - 96°41'E y 18°13' - 97°48'O (Figura 1).

El complejo montañoso que conforma el Escudo Mixteco, que une a la Sierra Madre del Sur con el Eje Neovolcánico Transversal, donde se ubica la RBTC representa un complejo mosaico fisiográfico con valles internos, separados por numerosas cordilleras que determinan las diferencias de humedad, temperatura, precipitación media anual y evapotranspiración potencial (CONANP, 2013). En general, el 73.5% de la superficie de la reserva presenta climas secos o áridos, seguido de los templados que ocupan el 24.6%, el resto son climas cálidos o semicálidos. Las condiciones áridas del VTC son principalmente resultado del efecto de sombra orográfica provocada por la Sierra de Zongolica que se encuentra entre el valle y el Golfo de México, ya que los vientos húmedos y las nubes cargadas de agua son interceptados por las montañas (CONANP, 2013). La RBTC presenta 10 tipos diferentes de suelo, dominando los litosoles, la rendzina y los regozoles, formando diversas asociaciones. Lo anterior, de acuerdo con el Sistema de Clasificación de Suelos de la FAO-UNESCO (1974) modificada por CETENAL en 1975 y la carta de suelos escala 1:250000 de INEGI (1984).

La RBTC es importante para la protección de la riqueza vegetal en la región del VTC, que es bien conocido por su alta diversidad florística y el alto índice de especies endémicas (Dávila et al., 1993), resaltando su importancia como un sitio de alta diversidad biológica y como escenario de diversificación. (Méndez-Larios et al., 2004). La tribu Pachycereeae en el VTC comprende 8 géneros y 18 especies, de éstas, 11 especies son endémicas de México y 6 del Valle (Arias et al., 1997).

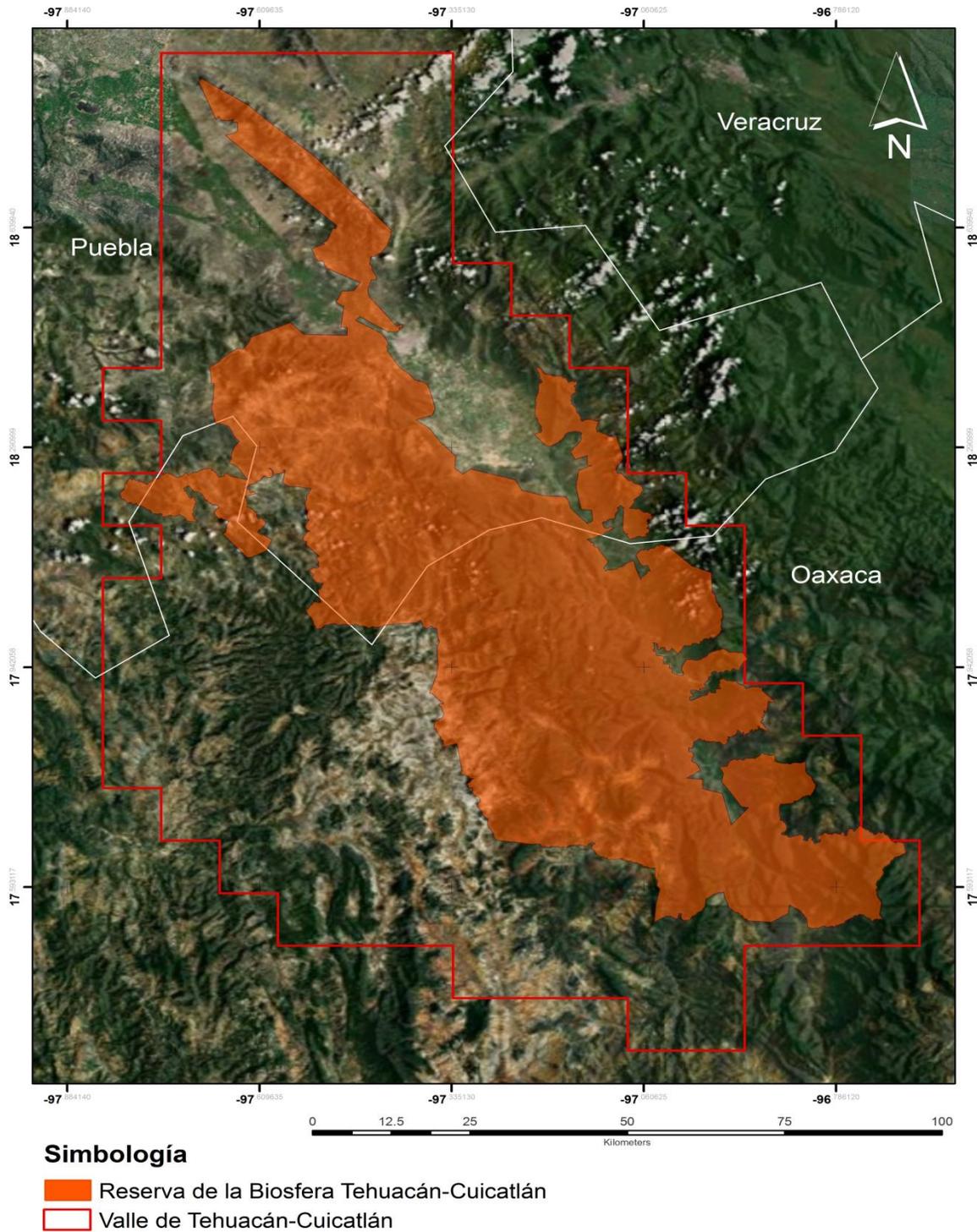


Figura 1. Área de estudio Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Dominios climáticos

Los valores de clima se obtuvieron a partir de las coberturas climáticas para México interpoladas por Cuervo-Robayo et al. (2013), estimadas a partir de los valores mensuales promedio de precipitación y temperatura mínima y máxima para el periodo comprendido entre 1910-2009, de una red con más de 5000 estaciones meteorológicas a través de México, sur de Estados Unidos y norte de Centroamérica. Se usó el algoritmo Thin Plate Smoothing Spline implementado en el programa ANUSPLIN versión 4.3 para obtener los valores de las variables ambientales (Hutchinson, 1995). De la combinación de las capas digitales mensuales se derivaron las 19 variables bioclimáticas con ayuda del programa ANUCLIM 6.1 (Xu y Hutchinson, 2009) (Cuadro 1).

Los dominios climáticos para la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán se definieron a través de una clasificación multivariada de una matriz constituida por 577,311 celdas que representan el área de estudio *versus* los valores de 19 variables bioclimáticas (Cuadro 1) y 3 variables de terreno (altitud, orientación y pendiente). Las variables bioclimáticas fueron estimadas para puntos de una cuadrícula de 90 x 90m con el programa ANUCLIM Versión 6.1. Estas fueron interpoladas a partir de los registros de las estaciones meteorológicas de datos promedio mensuales de temperatura y precipitación, se generaron coberturas mensuales para cada variable dentro del área de estudio; representando tendencias anuales, estacionalidad y factores ambientales extremos o limitantes (Hijmans et al., 2005). Los valores de las variables de terreno, se calcularon con la herramienta Spatial Analyst del programa ArcGis 10, a partir del Modelo Digital de Elevación (MDE) del polígono de la RBTC con una resolución de 90m.

La matriz se procesó con el programa PATN (Belbin et al., 1991) para desarrollar una clasificación multivariada de 10 dominios climáticos, se seleccionó la métrica de Gower como coeficiente de similitud ya que estandariza las variables permitiendo la combinación de variables con diferentes unidades de medidas (Trakhtenbrot y Kadmon, 2006). El programa produce como resultado dos archivos, uno denominado Row Group Composition (RGC) en el que se ubica cada celda en el dominio al que pertenece y la distancia al centroide, que son las celdas con los valores que mejor representan las características ambientales de cada dominio. El otro archivo denominado Row Group Statistics (RGS), resume en una matriz el perfil climático de cada uno de los dominios, esta información se utilizó para generar un dendrograma que refleja las relaciones entre los dominios climáticos proporcionadas por la similitud de su clima. Finalmente, para desplegar los dominios climáticos como grupos de color se añadió el archivo RGC a la matriz original y se proyectó en ArcGis 10 como un archivo de puntos, este archivo se convirtió a formato GRID, que se sobrepuso a las cartas topográficas 1:50000 y a los puntos de distribución reportados de cactáceas columnares en la RBTC (Téllez-Valdés, 2011) para identificar sitios de muestreo.

Abundancia de cactáceas columnares

El muestreo consistió en 38 transectos de 50 x 10 m, a través de la RBTC, tomando como base los sitios identificados *a priori* en diferentes dominios climáticos definidos para la RBTC, considerando el conocimiento de la distribución las especies de cactáceas columnares en la RBTC (Valiente-Banuet, et al., 2000; Téllez-Valdés, 2011), así como la accesibilidad. La abundancia de las especies de cactáceas columnares se evaluó con base en el número de individuos por unidad de área (500m²). Las especies de cactáceas columnares se identificaron mediante las claves elaboradas por Arias et al. (1997). Se registraron las coordenadas geográficas de los sitios de muestreo con GPS (Garmin, modelo eTrex) así como altitud, pendiente, orientación de ladera y vegetación acompañante.

Cuadro 1. Variables bioclimáticas usadas en la clasificación de dominios climáticos en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, y para obtener perfiles climáticos de los puntos de muestreo.

Variables bioclimáticas	Abreviatura
1. Temperatura promedio anual (°C)	TPA
2. Oscilación diurna de la temperatura (°C)	ODT
3. Isothermalidad (°C)	ISO
4. Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación en %)	ET
5. Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)	TPC
6. Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)	TPF
7. Oscilación anual de la temperatura (°C)	OAT
8. Temperatura promedio del trimestre más lluvioso (°C)	TPTL
9. Temperatura promedio del trimestre más seco (°C)	TPTS
10. Temperatura promedio del trimestre más cálido (°C)	TPTC
11. Temperatura promedio del trimestre más frío (°C)	TPTF
12. Precipitación anual (mm)	PA
13. Precipitación del periodo más lluvioso (mm)	PPL
14. Precipitación del periodo más seco (mm)	PPS
15. Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación en %)	EP
16. Precipitación del trimestre más lluvioso (mm)	PTL
17. Precipitación del trimestre más seco (mm)	PTS
18. Precipitación del trimestre más cálido (mm)	PTC
19. Precipitación del trimestre más frío (mm)	PTF

Perfiles climáticos

Con el programa BIOCLIM (Nix, 1986), se generó el perfil bioclimático para cada punto de muestreo, utilizando el modelo digital de elevación del área de estudio, con resolución de 90m y los datos de longitud, latitud y altitud de los puntos de muestreo. Este programa genera un archivo de salida con la extensión .bio, en el cual se resumen los valores estimados para las 19 variables bioclimáticas de los puntos de muestreo. Los valores obtenidos de este análisis se exportaron al programa Excel para construir una matriz de datos, a la que se incorporaron los valores de las variables de terreno que se obtuvieron con la herramienta Spatial Analyst del programa ArcGis, excepto altitud, cuyos valores se registraron en campo.

Análisis de ordenación

Se construyeron dos matrices, una de datos ambientales, constituida por los valores de los perfiles climáticos y de terreno; y otra de datos biológicos, constituida por la abundancia de cactáceas columnares en los sitios de muestreo. Con la herramienta DECORANA (Hill, 1979) del paquete estadístico Vegan se aplicó un Análisis de Correspondencia Sin Tendencia (ACST) (Hill y Gauch, 1980) a los valores de abundancia de especies, este análisis permitió conocer la longitud del eje que despliega los valores de las variables, para conocer si la muestra de especies responde a un modelo lineal o unimodal. Se justifica la aplicación de un método unimodal cuando los datos de especies presentan una longitud de gradiente igual o mayor a cuatro desviaciones estándar (Ter Braak et al., 1995).

Una vez comprobado el comportamiento lineal de los datos biológicos se aplicó un análisis de ordenación de gradiente directo adecuado para modelos lineales, Análisis de Redundancia (Rao, 1964), dicho análisis obtiene las combinaciones lineales intercorrelacionadas de las variables independientes y selecciona la combinación lineal de variables que arroja la menor suma residual de cuadrados (Carmona, 1988).

Para comprobar la significancia del análisis se aplicó un análisis de varianza (ANOVA). Ambos análisis se ejecutaron con el paquete estadístico Vegan 2.0-9 del ambiente de programación R-3.0.2.

Por último, se aplicó el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) para evaluar la intensidad con la que se asocian las variables ambientales que resultaron significativas del análisis de ordenación, con la abundancia de especies de cactáceas columnares asociadas a estas variables con el paquete estadístico SPSS 15.0 para Windows.

Resultados

Dominios climáticos

Se obtuvo un dendrograma a nivel de 10 dominios climáticos para la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 2). En su topología son evidentes dos ramas principales, con un valor de similitud de 0.6125. La primera rama se bifurca a su vez en dos grupos, uno conformado exclusivamente por el dominio 10, el cual geográfica y ambientalmente representa las partes más altas y templadas ubicadas al sur de la RBTC. El otro grupo se divide nuevamente en dos, una rama incluye el dominio 1, que representa la sierra de Tecamachalco, y muestra una similitud climática con el dominio 6 ubicado al suroeste y centro de la RBTC. La otra rama incluye los dominios 2, 3, 4 y 5; el dominio 4 cubre una pequeña porción al este y sur de la RBTC, es el más disímil en este grupo ya que presenta valores altos en las variables de precipitación, sin embargo, los valores de las variables de temperatura y altitud están cercanas a las registradas en los dominios 2, 3 y 5 (Cuadro 2) que cubren la región noroeste y pequeños parches al centro de la RBTC. La segunda rama incluye los dominios 7, 8 y 9, que representan parte del Valle de Tehuacán, la Cañada y la cara de sotavento de la Sierra de Zongolica.

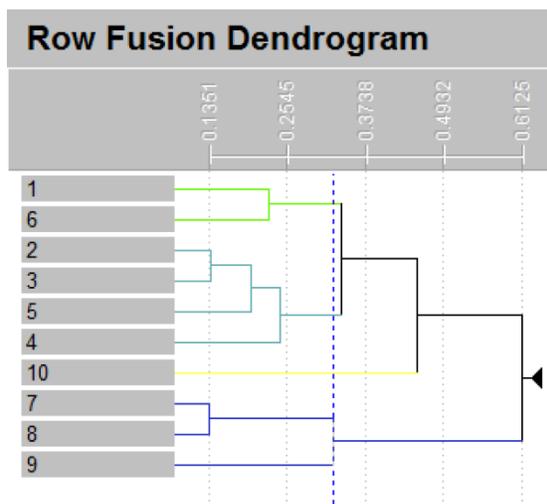


Figura 2. Dendrograma de similitud que representa la variación climática entre 10 dominios climáticos definidos para la RBTC.

Cuadro 2. Cobertura aproximada en km² y medias obtenidas para las variables bioclimáticas y de terreno en la clasificación a nivel de 10 dominios climáticos definidos por una clasificación multivariada de 577,311 celdas de 90m a través de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Dominio	Área km ²	TPA	ODT	ISO	ET	TPC	TPF	OAT	TPTL	TPTS	TPTC	TPTF
1	195.69	14.0299	15.3375	0.6895	0.5515	25.345	3.1172	22.2278	15.2243	11.9609	15.8469	11.8487
2	750.44	15.7893	13.6137	0.6461	0.5866	26.6488	5.5825	21.0663	16.6103	13.9787	17.8464	13.5391
3	849.54	17.6512	14.1044	0.6472	0.6254	28.8366	7.0309	21.8057	18.883	15.4409	19.7138	15.1789
4	230.18	17.1001	12.3364	0.62	0.6121	27.4937	7.6007	19.8929	17.7005	16.0252	19.3245	14.7991
5	619.36	19.5007	14.2714	0.6372	0.6784	31.0351	8.6597	22.3754	20.6265	17.3231	21.7967	16.8265
6	426.81	14.1127	12.8836	0.6574	0.5093	24.3387	4.7452	19.5935	14.4635	12.9045	16.0651	12.2713
7	538.45	21.5256	15.2259	0.6344	0.7507	33.7939	9.7988	23.9951	22.7633	18.9473	24.0588	18.5326
8	504.58	23.596	15.0986	0.6128	0.7822	36.1372	11.5029	24.6343	24.7319	21.0004	26.2643	20.4695
9	258.41	24.559	14.1176	0.5818	0.8203	36.8442	12.5929	24.2514	25.8031	21.7843	27.2642	21.2252
10	119.48	14.3647	11.4781	0.6321	0.5215	24.1196	5.9654	18.1542	14.4724	14.0299	16.4611	12.6031
Dominio	PA	PPL	PPS	EP	PTL	PTS	PTC	PTF	Altitud	Orientación	Pendiente	
1	535.24	27.83	0.587	83.76	264.14	22.09	160.23	23.80	2448	173.34	89.80	
2	611.37	33.63	1.440	91.09	319.26	23.39	136.61	25.67	2125	166.46	89.52	
3	524.69	30.83	0.901	94.43	276.91	17.91	135.19	19.04	1846	161.11	89.65	
4	792.01	39.73	1.872	91.90	443.94	30.69	116.43	43.70	1814	208.26	89.80	
5	534.97	29.76	0.894	96.69	295.50	16.20	115.16	18.20	1546	167.25	89.65	
6	785.78	39.44	2.199	87.42	409.52	34.36	149.51	39.95	2429	172.88	89.73	
7	432.38	24.54	0.594	100.57	241.39	10.51	102.02	11.32	1274	150.28	89.75	
8	510.74	27.58	0.873	100.66	296.43	13.29	104.75	14.53	942	157.17	89.36	
9	807.27	41.61	1.927	96.91	470.69	27.62	161.81	30.45	707	159.57	89.26	
10	1105.98	55.66	2.730	88.29	607.13	48.58	122.74	76.63	2339	212.27	89.72	

En la figura 3 se representa la distribución geográfica de los dominios climáticos definidos para la RBTC. El dominio 1, cubre la Sierra de Tecamachalco, y representa una unidad diferente debido a su clima único y atributos florísticos (Valiente-Banuet et al., 2000), sin embargo, presenta una similitud climática con el cerro la Monjita, Granudo, Tequelite, Verde y la Palma ubicados en la región central y oriental de la RBTC que representan partes del dominio 6, ambos dominios registran altitudes por encima de los 2400 msnm (Cuadro 2).

El dominio 2 cubre gran parte de la Sierra de Ixcatlán, en sus partes altas se desarrollan bosques de pinos y encinos, en las zonas con menor elevación se tienen pocos registros de cactáceas columnares. Gran parte de la cobertura de los dominios climáticos 3 y 5 representan la región del Valle de Zapotitlán, con las condiciones climáticas más secas dentro de la RBTC, dependiendo de la altitud se desarrollan algunos tipos de vegetación, como el matorral xerófilo y bosque espinoso, donde se reporta un gran número de asociaciones vegetales que tienen como elementos dominantes cactáceas de porte arbóreo.

Algunas regiones cálidas dentro de la RBTC se identifican en zonas correspondientes a los dominios 7, 8 y 9, en las regiones conocidas como la Cañada de Cuicatlán, con presencia de bosque tropical caducifolio, y el Valle de Tehuacán, que es una región con pendientes suaves y condiciones climáticas secas-semicálidas.

El sur de la RBTC se caracteriza por ser una zona con cañones muy abruptos con condiciones climáticas templadas, húmedas y frías, debido a lo alto de sus laderas y a su ubicación geográfica que intersecta los vientos húmedos del Golfo de México, registra valores de precipitación superiores a los 900 milímetros, permitiendo el desarrollo de bosques de coníferas, encinos y mesófilo (CONANP, 2013). Esta zona es representada por los dominios 4 y 10, el dominio 4 cubre el cerro Peña Prieta y cerro Peña de Águila en San Juan Coyula. Por otra parte el cerro Monteflor, cerro Amarillo y Pápalos conforman gran parte del dominio 10.

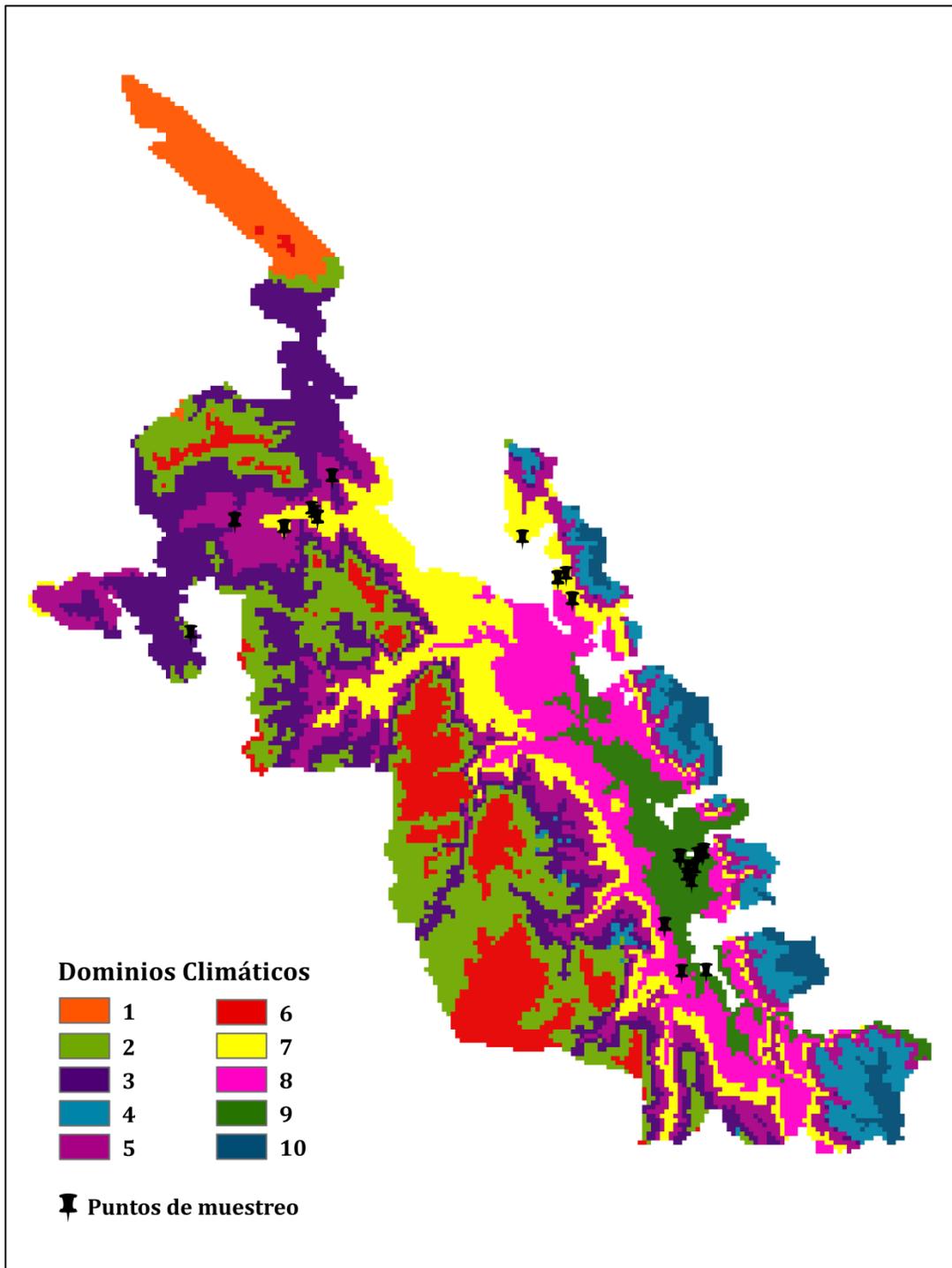


Figura 3. Distribución geográfica de 10 dominios climáticos, y puntos de muestreo de cactáceas columnares en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán

Abundancia de cactáceas columnares

En los puntos de muestreo (Fig. 3), se identificaron 9 géneros y 13 especies de cactáceas columnares (Cuadro 3). *Cephalocereus columna-trajani*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus*, resultaron ser las especies con mayor abundancia; mientras que *Isolatocereus dumortieri*, *Pilosocereus chrysacanthus* y *Stenocereus treleasei* fueron las especies con menor abundancia (Anexo I). Cuatro de las especies encontradas son endémicas para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, y 8 para México.

Cuadro 3. Listado de especies de cactáceas columnares registradas en diferentes dominios climáticos dentro de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. **Especies endémicas para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Especies endémicas para México.

<i>Cephalocereus columna-trajani</i> **
<i>Escontria chiotilla</i> *
<i>Isolatocereus dumortieri</i> *
<i>Myrtillocactus geometrizans</i> *
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> *
<i>Pachycereus hollianus</i> **
<i>Pachycereus weberi</i> *
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i> *
<i>Polaskia chende</i> **
<i>Polaskia chichipe</i> **
<i>Stenocereus pruinosus</i>
<i>Stenocereus stellatus</i> *
<i>Stenocereus treleasei</i> *

Perfiles Climáticos

Los valores obtenidos de los perfiles climáticos para las variables ambientales se introdujeron a una matriz constituida por 38 filas correspondientes a los sitios de muestreo y 21 columnas que corresponden a las variables climáticas, excepto la precipitación del periodo seco (TPS) cuyos valores para todos los puntos de muestreo resulto cero, y a las 3 variables de terreno (Anexo II).

Análisis de ordenación

En el cuadro 4 se observa la longitud del gradiente derivado del Análisis de Correspondencia Sin Tendencia (ACST), cuyo valor de 3.1099 en el primer eje, sugiere la utilización de técnicas de ordenación que asuman modelos lineales (Ter Braak et al., 1995).

Cuadro 4. Longitud del gradiente derivado del Análisis de Correspondencia Sin Tendencia (ACST).

	Ejes			
	1	2	3	4
Longitud del gradiente	3.1099	4.2841	2.0933	1.4833

El Análisis de Redundancia explicó el 77% de la varianza (Cuadro 5). En el primer eje de ordenación se obtuvo un eigenvalor de 349.19, en el segundo eje un eigenvalor de 284.9, representando el 31.65 y 25.82% de la variabilidad, respectivamente. Es decir, que en los dos primeros ejes se captura un 57.47% de la variabilidad de los datos (Cuadro 6). La prueba de significancia aplicada al Análisis de Redundancia resultó significativa con un valor de $F=2.6977$, $P=0.005$.

Cuadro 5. Varianza del Análisis de Redundancia.

Varianza		
Total	1414.6529	1.0000
Explicada	1103.1017	0.7798
No explicada	311.5512	0.2202

Cuadro 6. Eigenvalores y porcentaje relativo de varianza explicada en los tres primeros ejes de ordenación del Análisis de Redundancia.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	349.19	284.90	274.57
Porcentaje	31.65	25.82	24.89
Porcentaje acumulado	31.65	57.47	82.36

De las 21 variables ambientales consideradas en el análisis de ordenación, las variables altamente significativas ($P < 0.01$) fueron: temperatura máxima promedio del periodo más cálido (TPC), temperatura promedio del trimestre más lluvioso (TPTL), temperatura promedio del trimestre más seco (TPTS), estacionalidad de la precipitación (EP) y precipitación del trimestre más lluvioso (PTL); las variables oscilación diurna de la temperatura (ODT), altitud y orientación resultaron significativas ($P < 0.05$) (Cuadro 7).

Cuadro 7. Varianza explicada por cada variable ambiental considerada en el Análisis de Redundancia.
** Variables altamente significativas $P < 0.01$ * Variables significativas $P < 0.05$. Variables ver Cuadro 1.

Variable	V. Explicada	Variable	V. Explicada	Variable	V. Explicada
TPA	41.091	TPTL	124.988**	PTL	61.506**
ODT	47.561*	TPTS	186.284**	PTS	42.392*
ISO	19.002	TPTC	28.802	PTC	18.449
ET	44.186	TPTF	12.221	PTF	42.152
TPC	89.600**	PA	30.028	Altitud	49.823*
TPF	38.431	PPL	28.262	Orientación	46.961*
OAT	22.662	EP	113.904**	Pendiente	14.798

La figura 4 muestra el diagrama de ordenación resultante del Análisis de Redundancia, los vectores representan cada variable ambiental en dirección al máximo cambio dentro del diagrama. Aquellas variables que tienen vectores más largos están más correlacionadas con la ordenación, en relación a las que tienen vectores cortos. En el diagrama se pueden identificar tres grupos: a) constituido por las variables de temperatura cuyos valores se relacionan con la abundancia de las especies *Stenocereus stellatus* y *Escontria chiotilla*; b) agrupa las variables de precipitación relacionadas con la abundancia de las especies *Pachycereus hollianus* y *Myrtillocactus geometrizans*; y c) donde las especies *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus columna-trajani* están próximas a las variables de terreno e isothermalidad que presentan la misma dirección en sus eigenvectores. Las especies asociadas de manera visible a las variables ambientales registraron mayores abundancias en los muestreos, en tanto las especies *Pilosocereus crhysacanthus*, *Pachycereus weberi* y *Stenocereus treleasei* registraron poca abundancia en los muestreos es por ello que se agrupan al centro del diagrama (Leps y Smilauer, 2003).

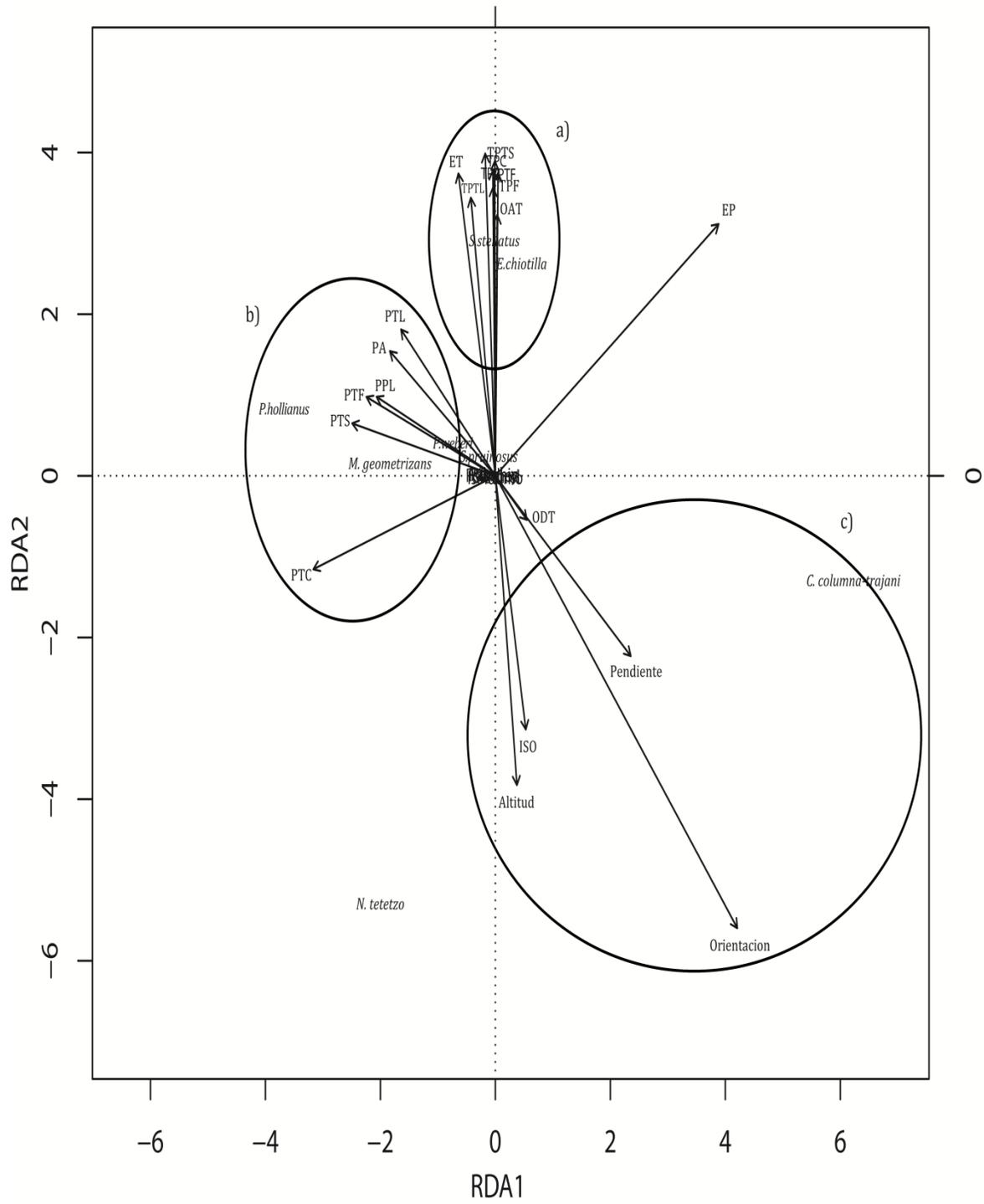


Figura 4. Diagrama de ordenación del Análisis de Redundancia.

En el cuadro 8 se resumen los valores de correlación del coeficiente de Spearman de las variables ambientales que resultaron significativas en varianza explicada y la abundancia de especies de cactáceas columnares. Las gráficas (Fig. 5-9), muestran la dispersión de la abundancia de las especies de cactáceas columnares en relación con las variables significativas.

Cuadro 8. Coeficientes de correlación de Spearman aplicado a las variables significativas del Análisis de Redundancia y la abundancia de las especies asociadas a estas variables. **Relación altamente significativa $P < 0.01$ *Relación significativa $P < 0.05$. Variables ambientales del Cuadro 1.

Variable ambiental	Especie	Coeficiente r	Valor de P
TPTS	<i>E. chiotilla</i>	0.40	0.002**
TPTS	<i>S. stellatus</i>	0.22	0.169
TPTL	<i>E. chiotilla</i>	0.45	0.004**
TPTL	<i>S. stellatus</i>	0.21	0.195
TPC	<i>E. chiotilla</i>	0.50	0.001**
TPC	<i>S. stellatus</i>	0.26	0.112
PTS	<i>M. geometrizarans</i>	0.21	0.199
PTS	<i>P. hollianus</i>	-0.02	0.874
PTL	<i>P. hollianus</i>	-0.34	0.035*
Altitud	<i>N. tetetzo</i>	-0.03	0.853
Orientación	<i>C. columna-trajani</i>	0.40	0.012*

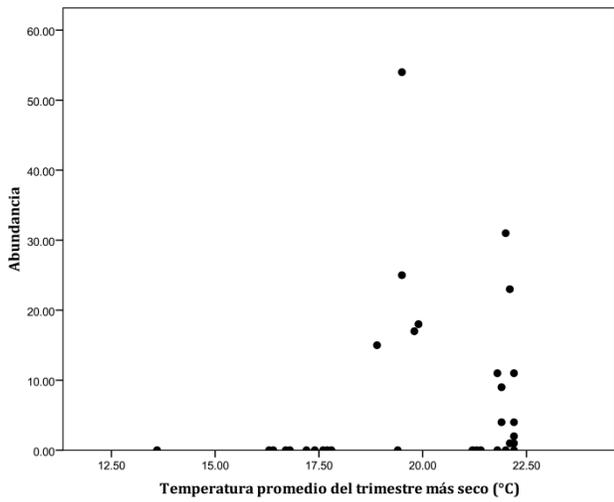


Figura 5. Abundancia de *E. chiotilla* respecto a la temperatura promedio del trimestre más seco, TPTS, (°C)

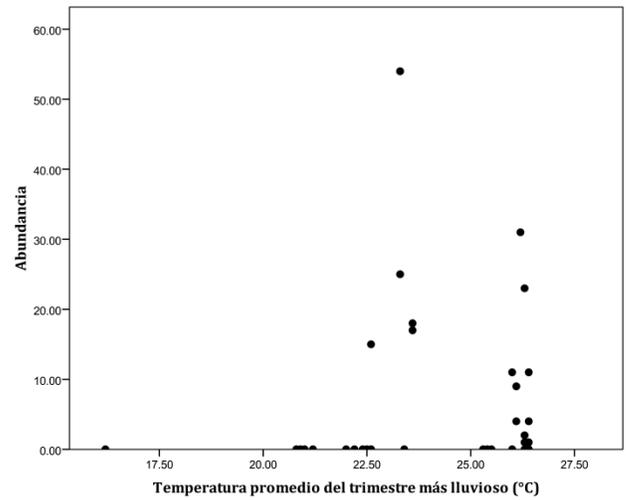


Figura 6. Abundancia de *E. chiotilla* respecto a la temperatura promedio del trimestre más lluvioso, TPTL, (°C)

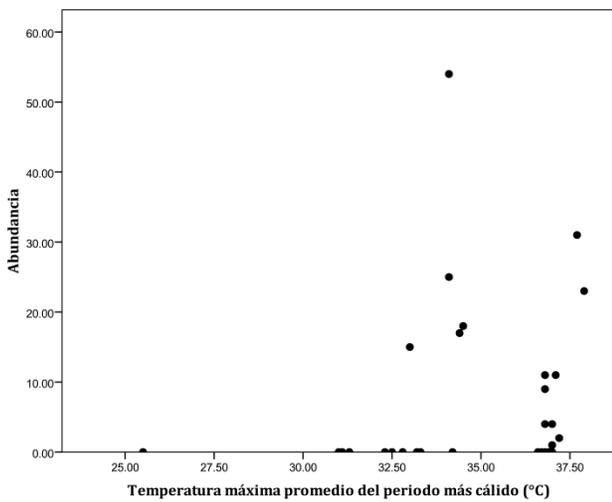


Figura 7. Abundancia de *E. chiotilla* respecto a la temperatura máxima promedio del periodo más cálido, TPC, (°C)

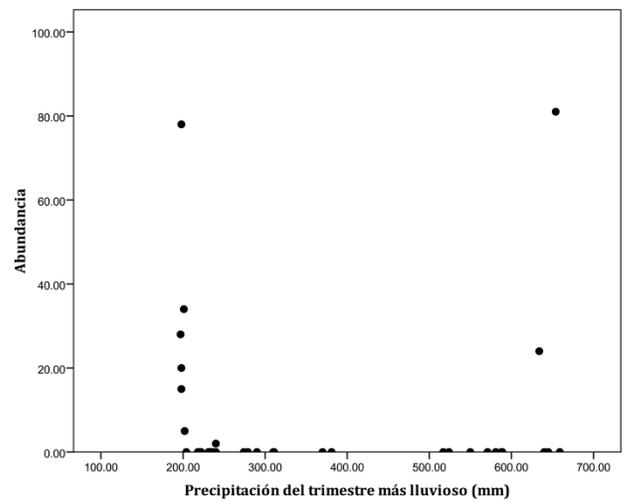


Figura 8. Abundancia de *P. hollianus* respecto a la precipitación del trimestre más lluvioso, PTL, (mm)

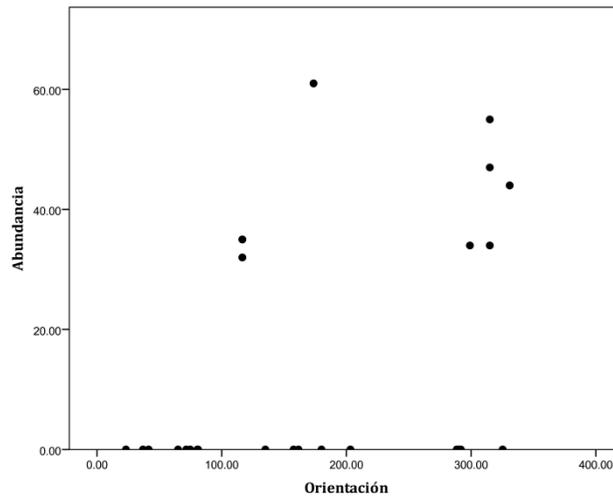


Figura 9. Abundancia de *C. columna-trajani* respecto a la orientación

Los coeficientes de correlación para las variables TPTS, TPTL Y TPC, resultaron significativos en relación con la abundancia de *E. chiotilla* ($r=0.40$, 0.45 y 0.50 , respectivamente). Para la variable TPTL (Fig. 5) y TPTS (Fig. 6) la abundancia de *E. Chiotilla* fue más alta en sitios con valores de $22-27^{\circ}\text{C}$ y $19-22.5^{\circ}\text{C}$, respectivamente. Mientras que para la TPC (Fig. 7), la mayor abundancia se encontró en sitios con valores de $32.5-38^{\circ}\text{C}$.

La variable PTL resultó correlacionada negativamente ($r=-0.34$) con la abundancia de *P. hollianus* (Fig. 8), lo que puede sugerir que los sitios donde crece *P. hollianus* frecuentemente tienen valores bajos de PTL.

En el caso de la orientación y la abundancia de *C. columna-trajani* (Fig. 9) la asociación significativa ($r=0.40$), podría corresponder a un patrón de orientación, ya que esta especie tiende a registrar mayor abundancia en laderas con orientación norte-noroeste (Zavala-Hurtado et al., 1998).

Discusión

La clasificación de los dominios climáticos obtenidos representa un avance en el conocimiento detallado de la variación climática a una resolución espacial alta al brindarnos datos puntuales de las condiciones climáticas para diferentes áreas dentro de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (Cuadro 2). En contraste, las clasificaciones climáticas cualitativas no permiten obtener dichos valores, ya que son clases que muestran intervalos sin variación dentro de ellas. Esta clasificación a nivel de 10 dominios climáticos nos permitió reconocer diferencias que corresponden a regiones con diferentes características climáticas dentro de la Reserva, representando la variabilidad ambiental de una manera más puntual geográficamente. El uso de estos parámetros, nos brindan la posibilidad de proponer un diseño de muestreo *a priori* basado en un análisis de la variación ambiental, implementando el uso de sistemas de información geográfica que permiten la sobreposición de capas temáticas (dominios climáticos, distribución de cactáceas columnares y cartas topográficas del área de estudio), para poder identificar y obtener coordenadas de posibles sitios de muestreo.

La selección de sitios de muestreo *a priori* se basó en la clasificación de dominios climáticos para la RBTC, registros de la distribución de cactáceas columnares (Valiente- Banuet, et al., 2000; Téllez-Valdés, 2011) y la accesibilidad a zonas identificadas. Esta selección solo incluyó 5 de los 10 dominios climáticos identificados (3, 5, 7, 8 y 9). Para el dominio 1, que incluye la Sierra de Tecamachalco, Valiente-Banuet et al. (2000) reportan la ausencia de cactáceas columnares por lo que se descartó realizar muestreos en esta zona. Para el dominio 6, que presenta condiciones climáticas semejantes al dominio 1, se reporta poca presencia de cactáceas columnares, además es relativamente inaccesible ya que representa las zonas altas de las montañas, por lo que también se descartó. El dominio 2, representa la Sierra de Ixcatlán, la accesibilidad es limitada a las zonas que comprenden este dominio, sin embargo, se ha reportado la presencia de cactáceas columnares solamente en las

partes bajas de la sierra, por lo que se sugiere dirigir futuros muestreos a esta zona.

Los dominios 4 y 10 representan un área reducida dentro de la RBTC de 230.18 y 119.48 km² respectivamente (Cuadro 2), son zonas con las condiciones climáticas más templadas, húmedas y frías dentro de la RBTC, y alcanzan altitudes hasta de 2339 msnm, que resultan factores limitantes para la distribución de cactáceas columnares (Arias et al., 1997).

Las 19 variables climáticas que se utilizaron para definir los dominios y los perfiles climáticos son consideradas importantes desde el punto de vista biológico. Por ejemplo la temperatura promedio anual (TPA) describe las condiciones de temperaturas generales que influyen en la productividad vegetal actual. La oscilación diurna de la temperatura (ODT) y la estacionalidad de la temperatura (ET), así como la temperatura mínima promedio del periodo más frío (TPF) juegan un papel importante para determinar los límites de distribución de las especies de plantas, también controla eventos fenológicos como la germinación y la iniciación floral (Woodward, 1987; Jones, 1994; Bárcenas, 2011). La precipitación del trimestre más lluvioso (PTL) es un parámetro altamente correlacionado con la floración y fructificación estacional de las plantas en México (Rzedowski, 1978). Los valores obtenidos de estas variables para los perfiles climáticos de los puntos de muestreo mostraron un intervalo considerable en sus valores, la TPA registró una variación de 15 a 25°C, la TPF de 13 a 21.8°C y la PTL de 197 a 659 mm.

En relación con las variables de terreno, la altitud limita la presencia de muchas de las especies, ya que el aumento progresivo de esta variable causa efectos térmicos (Rzedowski, 2006). En los perfiles climáticos de los puntos de muestreo se registró un gradiente altitudinal de 540-2284 msnm que corresponde a los límites de distribución registrados para las especies de cactáceas columnares en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán de 500-2300msnm (Arias et al., 1997).

En zonas áridas, la orientación de ladera tiene efecto en las condiciones microclimáticas, ya que representa uno de los factores que participan en la disponibilidad de agua afectando la densidad, desarrollo y estructura de las comunidades (del Castillo, 2000; López-Gómez et al., 2012). Por su parte, la pendiente está estrechamente relacionada con la variación topográfica permitiendo la formación de microambientes, que juegan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad, debido a que la presencia de una gran variedad de microambientes generan una amplia gama de condiciones favorables para un mayor número de especies (Santibáñez-Andrade et al., 2009).

La longitud del gradiente derivado del Análisis de Correspondencia Sin Tendencia (Cuadro 4) nos indica un valor de diversidad β bajo (3 unidades de desviación estándar), (Leps y Smilauer, 2003) esto podría explicarse por el número de puntos de muestreo y la distancia entre ellos (Fig. 3). Lo anterior sugiere que es necesario incrementar el número de muestreos en otras zonas de la RBTC para tratar de representar una mayor variabilidad en las condiciones climáticas, así como la representatividad de las especies de cactáceas columnares.

El valor obtenido del ACST en el primer eje (Cuadro 4) sugiere el uso de técnicas de ordenación que asumen un modelo de respuesta lineal de las especies al gradiente (Leps y Smilauer, 2003), no obstante, un modelo de respuesta unimodal es más cercano a los sistemas ecológicos reales (Rocha et al., 2011), por lo que se podría incorporar el uso de otras técnicas de ordenación ajustadas a este modelo de respuesta incrementando el valor de unidades de desviación estándar del ACST.

Hasta la fecha, las razones para usar un índice para medir diversidad β no son claras, sin embargo, el avance tecnológico permite el desarrollo de paquetes estadísticos que incorporan el uso de técnicas de ordenación como una alternativa para medir diversidad β en las comunidades vegetales. Estas técnicas permiten organizar la información de los sitios en un espacio multidimensional basándose en su

composición de especies (Ter Braak, 1987). Las técnicas de ordenación directa permiten ordenar simultáneamente dos paquetes de datos, la información de especies y los factores abióticos, esto resulta de interés particular para el recambio de especies que se ha asociado con cambios abruptos o graduales en la estructura física del ambiente (Koleff et al., 2005).

En la actualidad el estudio de la diversidad β sigue generando nuevas ideas y sobre todo métodos de análisis para fortalecer sus bases teóricas, brindándonos la oportunidad de avanzar en el entendimiento de los mecanismos que originan y mantienen los patrones de la biodiversidad (Graham y Fine, 2008). Además debemos considerar que la diversidad β tiene un papel importante en los estudios de ecología de comunidades y ecología geográfica, con un potencial importante de aplicación en biología de la conservación (Calderón et al., 2012).

En el diagrama de ordenación del Análisis de Redundancia (Fig. 4) las variables ambientales orientación, altitud y estacionalidad de la precipitación cuyos vectores son más largos, están más correlacionadas con la ordenación (Leps y Smilauer, 2003). Como se mencionó anteriormente estas variables juegan un papel muy importante en los patrones de distribución y abundancia de la vegetación en zonas áridas. Es importante considerar que algunas especies contribuyen a la riqueza en numerosas áreas pero poco al recambio de especies entre áreas, mientras otras contribuyen significativamente al recambio en la identidad de las especies entre áreas (Koleff et al., 2005).

Por otra parte, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán algunas especies de cactáceas columnares son elementos fisonómicamente dominantes en las comunidades vegetales formando bosques de cactus con densidades que van de los 1200 a los 1800 individuos por hectárea, los cuales predominan en la zona central, centro-oeste y sur del valle. Entre las asociaciones vegetales reconocidas dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán que tienen como elemento dominante alguna especie de cactus columnar se

encuentra *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus columna-trajani* que resultaron dominantes en los sitios de muestreo, otras especies como *Escontria chiotilla*, *Pachycereus weberi*, *Stenocereus stellatus* y *Polaskia chichipe* también se reportan como elementos dominantes en las comunidades vegetales formando asociaciones con otras especies de porte arbóreo como *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus pruinosus*, *Pachycereus hollianus* y *Pilosocereus chrysacanthus* (Valiente-Banuet et al., 2000). Es importante subrayar que de 13 especies de cactáceas columnares reportadas en los sitios de muestreo, 8 son endémicas de México y 4 para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Koleff y Soberón (2008) señalan que en el caso de las plantas, los altos niveles de endemismo se relacionan con una elevada diversidad β .

Los coeficientes de correlación de Spearman resultantes de la asociación entre las variables ambientales significativas del AR y la abundancia de cactáceas columnares resultaron, en su mayoría, próximos a 0 (Cuadro 8), esto nos indica que en estos casos no hay una correlación lineal entre las variables, no obstante puede existir otro tipo de correlación (Abraira y Pérez de Vargas, 1996).

El clima mantiene un papel principal como factor determinante en la distribución de la vegetación a escala regional, a esta escala se lograron identificar algunas variables relacionadas con la distribución y abundancia de algunas especies de cactáceas columnares, sin embargo, no son las únicas variables ambientales que juegan un papel importante en los patrones de distribución y abundancia de cactáceas columnares en la RBTC, a escala local, las diferencias en el sustrato geológico y del suelo ejercen mayor influencia sobre la distribución de la vegetación, resultando en un factor limitante para la distribución de cactáceas que se asocia a condiciones edáficas muy especializadas (Key, 1984; Hernandez y Godinez, 1994; Rzedoswki, 2006; y Medel-Narvaez, 2006).

Algunos investigadores reconocen que las variables edafológicas tienen una influencia directa sobre estos patrones, por ejemplo, los sitios con mayores abundancias de *Neobuxbaumia tetetzo* se asocian al alto contenido de fósforo en el suelo (Ruedas et al., 2006). *Cephalocereus columna-trajani* se distribuye sobre afloramientos de rocas calizas con suelos muy pedregosos, someros y una elevada cantidad de materia orgánica, fosforo, sodio y magnesio (Cornejo, 2013). *Escontria chiotilla* y *Pachycereus weberi* son dominantes sobre abanicos aluviales. *Stenocereus stellatus* se encuentra en suelos con rocas volcánicas que forman parches aislados en diferentes zonas del Valle. *Polaskia chichipe* solo se observa sobre afloramientos de basalto (Valiente-Banuet et al., 2000).

Por otra parte es importante señalar que los patrones de distribución de las cactáceas columnares en forma agregada son más comunes que de manera uniforme o al azar; a una escala local, esta forma de distribución está relacionada con las interacciones bióticas que establecen las cactáceas columnares con otras plantas y animales (Fuentes, 2012). Se ha demostrado que diversas especies de cactáceas requieren de plantas nodrizas que modifican el medio físico para propiciar la germinación y establecimiento de plántulas de cactáceas (Muro, 2011; Fuentes, 2012).

La distribución de la tribu Pachycereeae muestra el mismo patrón geográfico que los murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophaginae) caracterizado por una alta concentración de especies en la parte central de México desde el eje neovolcánico hacia la cuenca del río Balsas y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Valiente-Banuet et al., 1996). De la misma manera, por lo menos 90 especies de aves han sido registradas en esta región, muchas de éstas contribuyen activamente en la dispersión y polinización de cactáceas columnares (Arizmendi y Espinosa de los Monteros, 1992).

Conclusiones

Este trabajo permitió reconocer algunas de las variables ambientales de clima y terreno que influyen, a escala regional, en la distribución y abundancia de especies de cactáceas columnares en la RBTC.

Por otra parte se implementó una propuesta metodológica para el diseño de un modelo de muestreo *a priori*, basado en un análisis de la variabilidad climática que nos permite utilizar herramientas que se han desarrollado recientemente como los interpoladores y los sistemas de información geografía, esto permitió seleccionar de manera objetiva los sitios de muestreo, sin embargo es difícil lograr este enfoque ya que existen otros factores que influyen de manera significativa. Esto representó un factor muy importante en el trabajo en campo, ya que no fue posible lograr una cobertura equitativa de los sitios de muestreo en los diferentes dominios climáticos definidos, por lo que se sugiere que a futuro se incremente el número de sitios de muestreo así como ampliar la distancia entre ellos, con el fin de cubrir de una manera más equitativa el área de estudio y obtener más representatividad de las diferencias climáticas identificadas en la RBTC.

Las variables consideradas en este estudio son importantes desde el punto de vista biológico, no obstante existen otras variables ambientales que pueden influir en los patrones de distribución y abundancia de la tribu Pachycereeae, por lo que es recomendable considerarlas en estudios futuros, con el fin de lograr un análisis más robusto y confiable que establezca la relación entre las condiciones ambientales y la distribución de especies de cactáceas columnares. Asimismo, se recomienda considerar las interacciones que establecen las cactáceas columnares con otras plantas y animales, así como su historia evolutiva en los patrones de diversificación de esta tribu en la región central de México.

Referencias

- **Abraira V.** y Pérez de Vargas A. 1996. Métodos Multivariantes en Bioestadística. *Centro de Estudios Ramón Areces*. Madrid.
- **Anderson M. J.**, Crist T. O., Chase J. M., Vellend M., Inouye B. D., Freestone A. L., Sanders N. J., Cornell H. V., Comita L. S., Davies K. F., Harrison S. P., Kraft N. J. B., Stegen J. C. y Swenson N. G. 2011. Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.
- **Arias S.**, Gama S. y Guzmán L. U. 1997. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México*. México.
- **Arizmendi M. C.** y Espinosa de los Monteros A. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zoológica Mexicana* 67: 25-45.
- **Bárcenas A. M. L.** 2011. Distribución ecológica del subgénero Neodawsonia Backeb. del género *Cephalocereus* Pfeiff. (Cactaceae), en el Istmo de Tehuantepec, México. *Tesis de Doctorado en Ciencias*. Colegio de Postgraduados.
- **Belbin L.** 1991. PATN technical reference manual. *Division of Wildlife and Ecology*. CSIRO Canberra, ACT, Australia.
- **Calderón-Patrón J. M.**, Moreno C. E. y Zuria I. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 879-891.
- **Campos A. M.** 2009. Gradiente altitudinal y diversidad de plantas con flores en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Tesis de licenciatura*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala.

- **Carmel Y.** y Stoller-Cavari L. 2006. Comparing environmental and biological surrogates for biodiversity at a local scale. *Israel Journal of Ecology & Evolution* 52: 11-27.
- **Carmona F.** 1988. Aplicaciones de los teoremas de separación para valores singulares de matrices al análisis de la redundancia. *Qüestió* 12: 59-76.
- **CETENAL.** Comisión de Estudios del Territorio Nacional. 1975. Clasificación de Suelos FAO/UNESCO (1970) modificado por CETENAL 1975. México, D.F. Secretaria de la Presidencia.
- **CONANP.** 2013. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México.
- **Cornejo R. A.** 2013. Estructura genética y filogeografía de dos cactus endémicos del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud.* Universidad Autónoma Metropolitana.
- **Cuervo-Robayo A. P.,** Téllez-Valdés O., Gómez-Albores M. A., Venegas-Barrera C. S., Manjarrez J., y Martínez-Meyer E. 2013. An update of high-resolution monthly climate surfaces for México. *International Journal of Climatology*, DOI: 10.1002/joc.3848.
- **Dávila P.,** Villaseñor J. L., Medina R., Ramírez A., Salinas A., Sánchez-Ken J. y Tenorio P. 1993. Listado florístico del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.* México.
- **del Catillo R. F.** 2000. Composición y estructura de una nopalera bajo situaciones contrastantes de exposición de ladera y herbivoría. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 5-22.

- **Fuentes M. V.** 2012. Atributos demográficos y biología reproductiva de *Coryphantha cornifera* y *Stenocereus anfractuusus* con fines de conservación. *Tesis de doctorado en Ciencias*. Colegio de Posgraduados.
- **Gaston K. J.** y Blackburn T. M. 2000. Pattern and process in macroecology. *Blackwell Science. Oxford*.
- **Graham C. H.** y Fine P. V. A. 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters* 11: 1265-1277.
- **Guzmán U.**, Arias S. y Dávila P. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- **Halffter G.** y Moreno C. E. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. *Monografías Tercer Milenio* 4: 5-18.
- **Hernández H. M.** y Godínez A. H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 23: 33-52.
- **Hijmans R.**, Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G. y Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- **Hill M. O.** 1979. DECORANA- a fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. *Ecology and Systematics*. Cornell University, Ithaca. New York.
- **Hill M. O.** y Gauch H. G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetation* 42: 47-58.
- **Hutchinson M.** 1995. Interpolating mean rainfall using thin plate smoothing splines. *International Journal of GIS* 9: 385-403.

- **Jones P. D.** 1994. Hemispheric surface air temperature variations: a reanalysis and update to 1993. *Journal of Climate* 7: 1794-1802.
- **Key L. J.,** Delph L. F., Thompson D. B. y Van Hoogenstyn E. P. 1984. Edaphic factors and perennial plant community of a Sonoran Desert Bajada. *The Southwestern Naturalist* 29: 211-222.
- **Koleff P.** 2005. Conceptos y medidas de la diversidad beta. *Monografías Tercer Milenio* 4: 19-40.
- **Koleff P.** y Soberón J. 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. *Capital natural de México, vol.I: Conocimiento actual de la biodiversidad.* CONABIO, México.
- **Legendre P.,** Borcard D. y Peres-Neto P. R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- **Leps J.** y Smilauer P. 2003. Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO. *Cambridge University Press.* United Kingdom.
- **López-Gómez V.,** Zedillo-Avelleyra P., Anaya-Hong S. Y., González-Lozada E. y Cano-Santana Z. 2012. Efecto de la orientación de la ladera sobre la estructura poblacional y ecomorfología de *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae). *Botanical Sciences* 4: 453-457.
- **Medel-Narvaez A.,** Leon J. L., Freaner-Martínez F. y Molina-Freaner F. 2006. Patterns of abundance and population structure of *Pachycereus pringlei* (Cactaceae), a columnar cactus of the Sonora Desert. *Plant Ecology* 187: 1-14.
- **Méndez-Larios I.,** Ortiz E. y Villaseñor J. L. 2004. Las Magnoliophyta endémicas de la porción xerofítica de la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica.* Universidad Nacional Autónoma de México 75: 87-104.

- **Montaña C.** y Valiente-Banuet A. 1998. Floristic and life-form diversity along an altitudinal gradient in an intertropical semiarid Mexican region. *The Southwestern Naturalist* 43: 25-39.
- **Moreno C. E.** 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *M&T- Manuales y Tesis SEA*. España, Zaragoza.
- **Moreno C. E.** y Rodríguez P. 2010. A consistent terminology for quantifying species diversity? *Oecología* 163: 279-282.
- **Muro P. G.** 2011. Asociaciones nodrizas-protégida y germinación de cactáceas en Durango y Tamaulipas. *Tesis de Doctorado en Ciencias*. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- **Nix H. A.** 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. *Flora and Fauna* 7: 4-15.
- **Osorio B. O.,** Valiente-Banuet A., Dávila P. y Medina R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad beta en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 35-58.
- **Pavón N. P.,** Hernández-Trejo H. y Rico-Gray V. 2000. Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid valley of Zapotitlán, México. *Journal of Vegetation Science* 11: 39-42.
- **Rao C. R.** 1964. The use and the interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhya* 26: 329-358.
- **Rocha R. A.,** Chávez L. R., Ramírez R. A. y Cházaro O. S. 2011. Comunidades. Métodos de estudio. Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal.
- **Rodríguez P.,** Soberón J. y Arita H. T. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana* 89: 241-259.

- **Ruedas M.**, Valverde T. y Zavala-Hurtado J. A. 2006. Analysis of the factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in their degree of rarity. *Acta Oecologica* 29: 155-164.
- **Rzedowski J.** 1978. Vegetación de México. *Limusa*. México, Distrito Federal.
- **Rzedowski J.** 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- **Santibáñez-Andrade G.**, Castillo-Argüero S., Zavala-Hurtado J. A., Matínez O. Y. y Hernández A. M. 2009. La heterogeneidad ambiental en un matorral xerófilo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 85: 71-79.
- **Téllez-Valdés O.**, Farías V., Dávila P., Louis J., Lira R. y Botello F.J. 2010. Diversidad de mamíferos en los dominios climáticos de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 863-874.
- **Téllez-Valdés O.** 2011. Base de datos de la distribución de la flora de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. México, D.F. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Base de datos SNIB-CONABIO proyecto No. BK029.
- **Ter Braak C. J. F.** 1987. Ordination. En Jongman R. H. G., Ter Braak C. J. F. y Van Tongeren O. F. R. (eds.), *Analysis in community and landscape ecology*, Pudoc, Wageningen, pp 91-173.
- **Ter Braak C. J. F.**, Jongman R. H. G., y Van Tongeren O. F. R. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. *Cambridge University Press*. New York.
- **Trakhtenbrot A.** y Kadmon R. 2006. Effectiveness of environmental cluster analysis in representing regional species diversity. *Conservation Biology* 17: 846-853.

- **Valiente-Banuet A.**, Arizmendi M. C., Rojas-Martínez A. y Domínguez-Canseco L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- **Valiente-Banuet A.**, Casas A., Alcántara A., Dávila P., Flores-Hernández N., Arizmendi M. C., Villaseñor J. L. y Ortega-Ramírez J. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 24-74.
- **Vellend M.** 2001. Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12: 545-552.
- **Whittaker R. H.** 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 12: 213-251.
- **Whittaker R. H.** 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338.
- **Woodward F. I.** 1987. Climate and plant distribution. *Cambridge University Press*. United Kingdom.
- **Xu T.** y Hutchinson M. 2009. ANUCLIM version 6.1. User guide. *The Australian National University*. Australia.
- **Zavala-Hurtado J. A.**, Vite A. y Ezcurra E. 1998. Stem tilting and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae): functional interpretation. *Ecology* 79: 340-348.

Anexo I

Cuadro 9. Abundancias de especies de cactáceas columnares registradas en los sitios de muestreo en dominios climáticos de la RBTC.

Sitio	C. columna-trajani	E. chiotilla	I. dumortieri	M. geometrizzans	N. tetetzo	P. chende	P. chichipe	P. chrysacanthus	P. hollianus	P. weberi	S. pruinosus	S. stellatus	S. treleasei
1	0	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	48	0
2	0	23	0	1	0	0	0	0	0	0	5	39	0
3	32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	34	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	11	1	0	1	0	0	0	0	5	0	0	0
8	0	0	0	4	13	0	0	0	0	1	6	0	0
9	0	4	2	4	41	0	0	0	0	8	0	0	0
10	0	9	0	2	9	0	0	0	0	9	0	0	0
11	0	1	0	5	4	0	0	0	0	15	0	1	0
12	0	0	0	10	1	0	0	0	24	15	2	0	0
13	0	0	0	11	0	0	0	0	81	22	0	0	0
14	0	0	0	1	0	10	15	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	4	11	0	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	63	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	4	47	0	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	60	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	23	10	0	0	0	34	0	0	3	0
20	0	0	0	10	0	0	0	0	78	0	0	1	0

Diversidad β de cactáceas columnares en dominios climáticos de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán

Sitio	C. column-trajani	E. chiotilla	I. dumortieri	M. geometrizarans	N. tetetzo	P. chende	P. chichipe	P. chrysacanthus	P. hollianus	P. weberi	S. pruinosis	S. stellatus	S. treleasei
21	0	0	0	35	0	0	0	0	5	0	0	0	0
22	47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	35	2	0	0	0	15	0	0	10	0
27	0	0	0	23	0	0	0	0	28	0	0	0	0
28	0	0	0	17	0	0	0	0	20	0	0	0	0
29	0	25	0	0	0	0	0	0	0	8	4	18	0
30	0	15	0	0	0	0	0	0	0	5	6	22	0
31	0	0	0	10	34	0	0	0	0	6	0	0	0
32	0	54	0	2	0	0	0	0	0	3	0	17	0
33	0	18	0	1	0	0	0	0	2	1	0	11	0
34	0	17	0	0	0	0	0	0	0	10	0	9	0
35	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0
36	0	11	2	5	0	0	0	0	0	6	24	0	2
37	0	4	0	3	0	0	0	0	0	5	0	25	0
38	0	1	0	2	1	0	0	3	0	20	3	1	0

Anexo II

Cuadro 10. Valores obtenidos para la variables bioclimáticas y de terreno de los puntos de muestreo, consideradas en el análisis de ordenación.

Sitio	TPA	ODT	ISO	ET	TPC	TPF	OAT	TPTL	TPTS	TPTC	TPTF	PA	PPL	EP	PTL	PTS	PTC	PTF	Altitud	Orientación	Pendiente
1	25	14.5	0.58	0.83	37.7	12.9	24.8	26.2	22	27.8	21.7	650	33	99	381	0	134	20	718	80.54	1369210.3
2	25.1	14.6	0.59	0.83	37.9	12.9	25	26.3	22.1	28	21.8	631	33	99	370	0	133	18	709	36.87	3884665.7
3	24.1	14.9	0.61	0.79	36.6	12.1	24.5	25.3	21.2	26.8	20.9	464	26	103	274	0	101	11	950	116.57	2074686
4	24.2	14.9	0.61	0.8	36.7	12.1	24.6	25.4	21.3	26.9	21	473	26	103	279	0	103	12	931	173.66	2444075
5	24.3	14.9	0.6	0.8	36.9	12.2	24.7	25.5	21.4	27.1	21.1	492	27	102	290	0	106	13	897	116.57	314506.5
6	24.9	13.4	0.57	0.83	36.8	13.2	23.7	26.3	22	27.6	21.5	1112	58	94	645	44	204	49	564	299.05	39313.3
7	24.7	13.6	0.57	0.83	36.8	12.8	23.9	26	21.8	27.4	21.2	884	46	96	517	32	167	35	664	291.8	3196973.5
8	24.7	13.6	0.57	0.83	36.8	12.8	23.9	26	21.8	27.4	21.3	897	47	96	524	33	169	36	658	291.8	3654447.7
9	24.7	13.6	0.57	0.83	36.8	12.9	23.9	26.1	21.9	27.4	21.3	943	49	96	550	35	177	39	634	291.04	5104377.5
10	24.8	13.5	0.57	0.83	36.8	13	23.8	26.1	21.9	27.5	21.4	997	52	95	581	38	186	42	611	291.04	2126193
11	25	13.6	0.57	0.83	37	13.2	23.8	26.4	22.2	27.7	21.6	1103	58	94	640	43	204	48	552	74.75	196566.6
12	25	13.6	0.57	0.83	37	13.2	23.8	26.4	22.2	27.7	21.6	1093	57	94	634	43	203	47	556	74.75	551788.8
13	25	13.5	0.57	0.83	37	13.2	23.8	26.4	22.2	27.7	21.6	1128	59	94	654	45	208	50	544	74.75	2540504.7
14	15.4	13	0.66	0.5	25.5	5.7	19.8	16.2	13.6	17.2	13.5	602	36	93	310	0	141	23	2283	289.8	7255838
15	15.4	13	0.66	0.5	25.5	5.7	19.8	16.2	13.6	17.2	13.5	603	36	93	311	0	141	23	2284	289.8	7255838
16	19.3	14.7	0.64	0.68	31.1	8.2	22.9	21	16.7	21.5	16.6	427	27	95	220	0	133	14	1646	203.2	3871514.2
17	19.4	14.8	0.64	0.69	31.3	8.2	23	21.2	16.8	21.6	16.7	424	26	96	218	0	133	14	1631	203.2	3199872.7
18	19.5	14.8	0.64	0.69	31.3	8.3	23.1	21.2	16.8	21.7	16.7	423	26	96	218	0	132	13	1625	203.2	1874301.6
19	20.3	15.2	0.64	0.74	32.5	8.7	23.9	22.2	17.4	22.6	17.3	390	24	97	201	0	123	11	1518	161.57	639974.5
20	20.4	15.3	0.64	0.75	32.8	8.7	24	22.4	17.6	22.8	17.4	385	24	97	198	0	122	11	1498	180	55597.4

Diversidad β de cactáceas columnares en dominios climáticos de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán

Sitio	TPA	ODT	ISO	ET	TPC	TPF	OAT	TPTL	TPTS	TPTC	TPTF	PA	PPL	EP	PTL	PTS	PTC	PTF	Altitud	Orientación	Pendiente
21	20.2	15.2	0.64	0.74	32.5	8.6	23.9	22.2	17.4	22.6	17.2	391	24	97	202	0	123	11	1523	161.57	434229.8
22	19.2	14.8	0.64	0.71	31.1	7.9	23.2	20.8	16.3	21.4	16.3	435	26	95	222	0	131	14	1615	315	4555598.5
23	19.2	14.8	0.64	0.71	31.1	7.9	23.2	20.9	16.4	21.5	16.3	434	26	95	222	0	131	14	1613	315	4555598.5
24	19.1	14.8	0.64	0.71	31	7.9	23.1	20.8	16.3	21.4	16.3	436	26	95	222	0	131	14	1620	315	1891130.2
25	20.1	15.2	0.64	0.74	32.3	8.5	23.8	22	17.2	22.4	17.1	397	24	97	204	0	124	12	1529	330.95	1810975
26	20.7	15.5	0.64	0.77	33.3	8.9	24.4	22.6	17.8	23.2	17.6	383	23	97	198	0	118	11	1444	135	333584.6
27	20.7	15.5	0.64	0.77	33.3	8.9	24.4	22.6	17.8	23.2	17.6	383	23	97	197	0	118	11	1445	135	162092.9
28	20.7	15.5	0.64	0.77	33.2	8.8	24.4	22.5	17.7	23.1	17.6	384	23	97	198	0	119	11	1451	288.43	393133.2
29	22	14.9	0.62	0.78	34.1	10.1	24	23.3	19.5	24.6	18.8	417	23	100	233	0	99	12	1109	81.03	734433.5
30	21.3	14.5	0.62	0.77	33	9.8	23.3	22.6	18.9	23.8	18.2	413	24	101	231	0	98	11	1207	64.98	1020633.2
31	22	15.2	0.63	0.8	34.2	10	24.2	23.4	19.4	24.6	18.8	427	24	98	236	0	160	13	1112	71.56	111194.8
32	22	14.9	0.62	0.78	34.1	10.1	24	23.3	19.5	24.6	18.8	418	23	100	234	0	99	12	1108	81.03	1004607.3
33	22.4	14.9	0.62	0.78	34.5	10.4	24.2	23.6	19.9	24.9	19.2	426	23	100	240	0	99	12	1051	41.42	905060.6
34	22.3	14.9	0.62	0.78	34.4	10.3	24.1	23.6	19.8	24.9	19.1	426	24	100	240	0	99	12	1062	41.42	886949
35	25	13.7	0.57	0.83	37.2	13.1	24	26.3	22.2	27.7	21.6	982	51	95	571	37	185	40	589	157.62	1254335.3
36	25	13.7	0.57	0.83	37.1	13.2	24	26.4	22.2	27.7	21.6	1014	53	95	589	38	191	42	578	325.3	4520177.5
37	25.1	13.5	0.57	0.83	37	13.3	23.8	26.4	22.2	27.7	21.6	1137	59	94	659	45	210	50	540	23.2	6855639.5
38	24.9	13.6	0.57	0.83	37	13.1	23.9	26.3	22.1	27.6	21.5	1010	53	95	588	38	189	42	590	288.43	492594.53