

CAPÍTULO 5.

VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LA ASOCIACIÓN ENTRE EL SAHUARO Y SUS PLANTAS NODRIZAS

5.1. Introducción

Uno de los principales ejes de nicho en zonas áridas es el agua (Noy-Meir, 1973). Su efecto en la dinámica poblacional y comunitaria se presenta en muchos niveles y muestra también interacciones con otros factores del medio físico como por ejemplo con la irradiancia (Shreve 1931, Briones *et al.* 1998). A un nivel más profundo, las interacciones planta-planta son factores reguladores muy importantes en la dinámica poblacional y comunitaria de las especies de estos sistemas áridos. Aunque existen antecedentes de interacciones positivas entre plantas desde hace mucho tiempo (por ejemplo, Shreve, 1910, 1931, ver revisión de Callaway, 1995), la mayoría de los trabajos se han enfocado a contrastar interacciones competitivas como las más relevantes en la estructuración poblacional y comunitaria (Yeaton y Cody 1976; Yeaton *et al.* 1977; Fontayn y Mahall 1981; Fowler 1986; Gurevitch 1986; Flores- Martínez *et al.* 1994; Goldberg y Novoplansky 1997, Briones *et al.* 1996, 1998). Recientemente, se ha dado un creciente interés por balancear la relevancia de las interacciones competitivas con aquellas simbiosis de carácter positivo que involucran aspectos de facilitación especialmente en ambientes marginales como las zonas dominadas por la aridez (Callaway 1995; Flores y Jurado 2003; Armas y Pugnaire 2005). Este enfoque ha permitido explorar más ampliamente las consecuencias del balance entre fuerzas positivas y negativas en diferentes ambientes (p. ej. Holmgren *et al.* 1997; Callaway 1998).

Al nivel comunitario, los procesos de coexistencia de plantas en zonas áridas son finalmente el resultado del resultado final de procesos de facilitación (mutualismo), competencia, y tolerancia (comensalismo o amensalismo). En estas zonas, predominan las asociaciones positivas entre especies (Silvertown y Wilson 1994, Holmgren *et al.* 1997). Las interacciones positivas y negativas actúan

simultáneamente en la estructura poblacional y el balance entre los efectos mutualistas y competitivos en diferentes estadios o edades, que en conjunto con los efectos del ambiente físico, son los que finalmente determinan la estructura poblacional (Brooker y Callaghan 1998). En el caso del nodricismo las plantas adultas de una especie arbórea o arbustiva generalmente facilitan el establecimiento de plántulas de otras especies (Valiente y Ezcurra, 1991; Búrquez y Quintana 1994; Tewksbury y Lloyd, 2001), sin embargo, los adultos de la especie beneficiada pueden competir intensamente con la especie benefactora (McAuliffe 1984; Valiente-Banuet *et al.* 1991a 1991b; Flores-Martínez *et al.* 1994; Rousset y Lepart 2000), aunque en algunos casos los efectos continúan siendo positivos y/o neutros (Pugnaire y Haase 1996; Brooker y Callaghan 1998; Tirado y Pugnaire 2003; Armas y Pugnaire 2005). En el caso específico del sahuaro (*Carnegieia gigantea*), Forrest Shreve notó hace 100 años (Shreve 1910) que algunas plantas, como el sahuaro, estaban asociadas a especies perennes arbóreas o arborescentes como el palofierro (*Olneya tesota*) o el paloverde (*Parkinsonia microphylla*) y que la sombra era un factor facilitador de la sobrevivencia. Un tema que después abordaría Niering *et al.* (1963) y llevarían a su forma última Turner *et al.* (1966) y Steenberg y Lowe (1977, 1983).

5.2. Objetivos

En esta sección se exploran los límites de la relación entre el sahuaro y las plantas nodrizas, poniendo especial énfasis en la variación geográfica de esta asociación. Se busca también probar estadísticamente la constancia y dependencia del reclutamiento y persistencia del sahuaro en las plantas reportadas en la literatura como sus principales especies nodrizas.

En particular, se busca demostrar: 1) si existe constancia en la relación positiva planta nodriza-sahuaro, esto es, si hay dependencia obligada o reclutamiento diferencial bajo la sombra de árboles o arbustos, y 2) Si la relación es específica a lo largo del ámbito de distribución del sahuaro (esto es, si la relación es especie-específica).

5.3. Metodología

En cada uno de los 16 sitios de muestreo (ver Figura 3.1 y Tabla 3.1 en Capítulo 3) se registraron para cada uno de los individuos de sahuaro, la identidad de las especies vegetales arbóreas o arbustivas bajo las que crecían, o en su defecto, si crecían en condiciones abiertas fuera de la influencia de la copa de alguna especie. Asimismo, para cada sitio se hizo un levantamiento de la vegetación que permitió describir estructuralmente, en términos de cobertura y riqueza la comunidad vegetal de cada sitio (Capítulo 4) y asociarla a la probabilidad de ocurrencia bajo la copa de una especie determinada en cada sitio. Para detectar el efecto de un reclutamiento diferencial bajo la copa de árboles y arbustos (efecto nodriza), se realizaron pruebas de chi-cuadrada entre los valores observados en campo y los esperados con base en: 1) La cobertura total de cada sitio, 2) La sumatoria de la cobertura de aquellas especies que concentraban el 70% o más de los individuos de sahuaro que crecían bajo la copa de alguna planta. Los valores esperados se calcularon con el producto del porcentaje de la cobertura total que ocupaba una especie por el número de individuos observados en esa cobertura. Este procedimiento se realizó considerando todos los individuos de la población o sólo aquellos individuos con estaturas de 1 m o menores. En este último caso se trabajó bajo la suposición de que si hubo reclutamiento bajo plantas nodrizas, estas estarían aún presentes para esas categorías de tamaño.

5.4. Resultados

5.4.1 Distribución de las plantas de sahuaro bajo las copas de árboles y arbustos

En general, las especies que crecen bajo plantas comprenden una proporción variable de la población: desde el 6% (Cráter MacDougal), hasta más del 90% (San Francisco-El Dipo; Tabla 5.1) con un promedio del 46%. Esta proporción se incrementa substancialmente al considerar sólo a los individuos menores de 1 m de estatura, alcanzando hasta el 97% de los individuos de la población en San Francisco- El Dipo. En casi todas las poblaciones, el porcentaje de individuos

creciendo bajo las copas es muy elevado (Tabla 5.1). Utilizando como réplicas las poblaciones, el promedio del total de individuos que crecen bajo árboles o arbustos es del 47% ($\pm 5\%$ EEM), mientras que el promedio de individuos menores de 1 m de estatura es del 60% ($\pm 6\%$ EEM). Una prueba pareada de t muestra diferencias altamente significativas entre las muestras de individuos bajo copas de árboles o arbustos cuando se considera la muestra total y la muestra con individuos de 1 m o menos de estatura ($t=4.59$, $gl=15$, $p<0.0001$).

Tabla 5.1. Número y proporción de individuos de *Carnegiea gigantea* creciendo debajo y fuera de la sombra de alguna planta perenne en los sitios de estudio, para todos los individuos de cada población, y sólo para los individuos menores de 1 m de estatura. EEM= Error estándar del promedio.

	Toda la Población			Individuos de 0-1 m de altura		
	Fuera de Plantas	Debajo de plantas	%debajo	Fuera de Plantas	Debajo de plantas	%debajo
Caborca	55	47	0.46	9	33	0.79
Cucurpe	50	52	0.51	25	30	0.55
Date Creek Ranch	46	30	0.39	12	10	0.45
San Francisco-El Dipo	9	96	0.91	2	77	0.97
El Orégano	61	39	0.39	15	9	0.38
Las Guásimas	32	70	0.69	21	56	0.73
Bahía Kino	53	47	0.47	18	35	0.66
La Joyita	78	23	0.23	6	8	0.57
La Primavera	44	56	0.56	7	33	0.83
MacDougal	87	6	0.06	15	1	0.06
Masiaca	77	24	0.24	3	2	0.40
Los Vidrios	61	40	0.40	21	26	0.55
Rancho Lobos	38	63	0.62	6	27	0.82
San Marcial	59	41	0.41	10	6	0.38
Sáric	43	59	0.58	14	56	0.80
Winkelman	48	53	0.52	16	33	0.67
Promedio	52.56	46.63	0.47	12.50	27.63	0.60
± 1 EEM	4.74	5.28	0.05	1.70	5.43	0.06

A pesar de la diferencia significativa entre las dos muestras (población total vs muestra de individuos menores de 1 m de estatura), es notable que sólo represente un 13% de distancia entre los promedios. Esta distancia sugiere que en la mayoría de los casos es posible detectar la presencia de las plantas donde

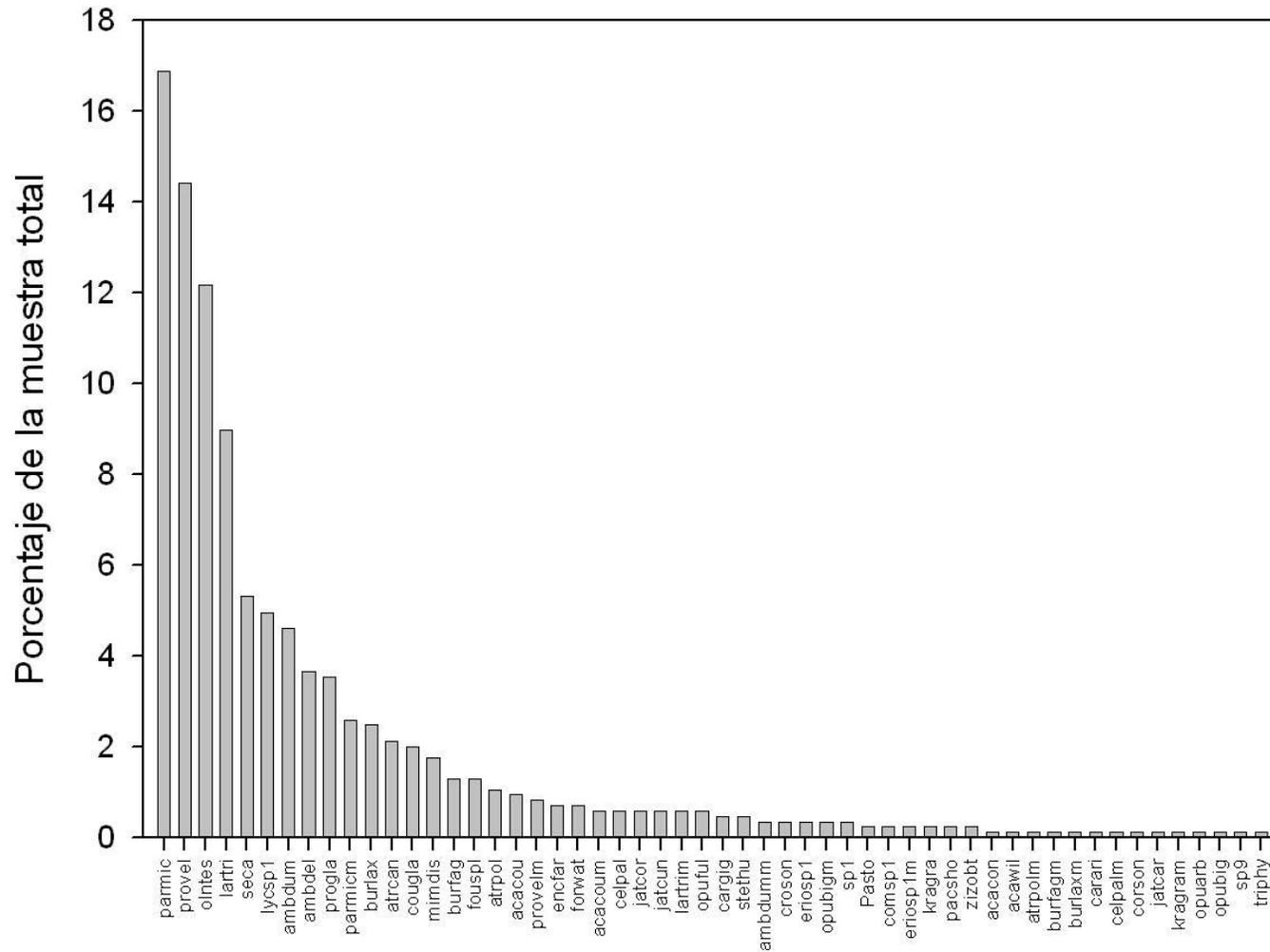


Figura 5.1. Porcentaje del total de individuos de sahuaro detectados bajo la copa de diferentes categorías de plantas perennes (n=861 individuos) en la muestra de las 16 poblaciones estudiadas. La clave de las especies se muestra en la Tabla 4.1. N=43 morfoespecies + individuos de 12 especies (denotados con el nombre de la especie seguido de la letra m) cuyos restos se pudieron identificar por estar muertos en pie; N=55.

originalmente se reclutaron las plántulas, esto es, las nodrizas están aún presentes en muchos casos de sahuaros grandes.

En el conjunto de los 16 sitios de estudio, se encontraron creciendo bajo la copa de 55 categorías de plantas perennes a 861 individuos de un total de 1591 plantas de sahuaro. Estas categorías incluyen 43 especies vivas y 12 “especies” adicionales que están representadas por individuos muertos, esto es, que están presentes aún cuando la planta nodriza original había ya muerto (Figura 5.1) Más de la mitad de los individuos de sahuaro que crecen bajo la copa de alguna planta (52%: N=474) ocurrieron bajo la copa de cuatro especies principales: *Parkinsonia microphylla*, *Prosopis velutina*, *Olneya tesota* y *Larrea tridentata*. Al añadir las especies afines (*Prosopis* spp= *Prosopis velutina*+ *P. glandulosa*) y los individuos muertos de estas mismas especies, se encontró que un 60% de los individuos de *Carnegiea* que crecen bajo las copas se concentra en estas taxa (Figura 5.1).

Además del grupo de especies arbóreas o arborescentes bajo las que predominantemente se encontraron asociadas plantas de sahuaro, un segundo grupo compuesto por arbustos del género *Lycium* (que incluye tres especies que fueron difíciles de separar al nivel específico en campo) y las especies subarborescentes del género *Ambrosia* (*A. deltoidea*, y *A. dumosa*) representan un 14% adicional, por lo que se concentra el 74% de las plantas de sahuaro que se desarrollan bajo la copa de alguna especie en sólo 12 de las 55 categorías de planta nodriza detectadas en este estudio (Figura 5.1). El resto de las categorías de plantas perennes representan cada una de ellas menos del 2% del total.

La distribución de los individuos de sahuaro bajo la copa de las diferentes especies leñosas al nivel de cada población muestra gran variación geográfica. Considerando el escenario conservador de sólo las plantas de sahuaro que crecen bajo plantas perennes vivas, resulta evidente que diferentes especies albergan bajo su copa una mayor proporción de las plantas de sahuaro (Tabla 5.2). Por ejemplo, en las poblaciones de Caborca, Date Creek Ranch y La Primavera, *Parkinsonia microphylla* es la especie más importante, mientras que

para la población de San Marcial, *Olneya tesota* es por mucho la especie más relevante. En Cucurpe la especie bajo la cual crece la mayor proporción de sahuaros es *Prosopis velutina*. En San Francisco-El Dipo y Las Guásimas los sahuaros se distribuyen, además de bajo las copas de *Prosopis glandulosa*, bajo la copa de *Olneya tesota* y de *Lycium* spp, respectivamente (Tabla 5.2). En Los Vidrios y Winkelman, estas últimas especies son también muy importantes en la regeneración del sahuaro. Es notable, la importancia de *Larrea tridentata* como principal especie en Rancho Lobos conjuntamente con *Ambrosia deltoidea*, un subarbusto común en las zonas norteñas y costeras del Desierto Sonorense. Otra especie de *Ambrosia* (*A. dumosa*), estrechamente relacionada, es también muy importante en las poblaciones de Los Vidrios y Winkelman (Tabla 5.2). Finalmente, en algunas poblaciones son muchas las especies bajo las cuales crecen igualmente los sahuaros (El Orégano), mientras que en otras la muestra es reducida y es difícil extraer patrones ya que la mayoría de las plantas se encuentran fuera de la copa de plantas (Cráter MacDougal, Masiaca y La Joyita).

Al analizar sólo los individuos menores de 1 m de estatura es claro que persisten los mismos patrones para la mayoría de las poblaciones pero con menor tamaño de muestra. Sorprendentemente, en algunos casos, como en la población de San Marcial, desaparece casi por completo el efecto de plantas nodriza al incluir en la muestra solo individuos pequeños (Tabla 5.3).

5.4.2. Contrastes estadísticos para detectar el efecto nodriza usando las coberturas totales

La sola presencia de una mayor proporción de plantas de sahuaro bajo la copa de perennes del desierto no garantiza que exista un reclutamiento diferencial bajo la copa de ciertas especies. Para detectar un reclutamiento diferencial bajo la copa

Tabla 5.2. Número de individuos de *Carnegiea gigantea* que crecen bajo la copa de diferentes especies (considerando sólo las especies nodriza vivas) en cada uno de los sitios de estudio. Las tres últimas columnas muestran el número total de sahuaros bajo la copa de alguna especie, fuera de la copa y el número total.

SITIO	<i>Prosopis spp</i>	<i>Parkinsonia microphylla</i>	<i>Olneya tesota</i>	<i>Larrea tridentata</i>	<i>Ambrosia spp</i>	<i>Lycium spp</i>	<i>Atriplex spp</i>	<i>Bursera laxiflora</i>	<i>Cuorsetia glandulosa</i>	<i>Mimosa distachya</i>	otras sp (28)	plantas muertas	Bajo la copa	Fuera de la copa	Total de individuos
Caborca	1	22	10	3	6	0	0	0	0	0	6	4	52	49	101
Cucurpe	47	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3	9	61	41	102
Date Creek Ranch	0	24	0	1	0	0	0	0	0	0	4	4	33	43	76
San Francisco-El Dipo	40	19	34	0	0	0	0	0	0	0	4	0	97	9	106
El Orégano	0	7	3	0	0	0	0	14	7	0	13	1	45	57	102
Las Guásimas	28	0	0	0	0	30	0	0	0	0	9	1	68	34	102
Bahía Kino	3	0	0	9	0	1	24	0	0	0	9	13	59	41	100
La Joyita	0	2	14	3	0	0	3	0	0	0	1	7	30	71	101
La Primavera	4	33	3	9	5	0	0	0	0	0	2	5	61	40	101
MacDougal	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	13	81	94
Masiaca	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	18	12	37	64	101
Los Vidrios	0	4	4	10	20	4	0	0	0	0	2	18	62	38	100
Rancho Lobos	7	0	5	34	16	0	0	0	0	0	3	0	65	36	101
San Marcial	9	0	30	0	0	0	0	0	0	0	3	2	44	56	100
Sáric	8	12	0	0	0	5	0	0	10	15	17	1	68	34	102
Winkelman	0	19	0	7	23	0	0	0	0	0	4	12	65	37	102
Total	152	143	103	76	70	42	27	21	17	15	98	97	861	731	1591

Tabla 5.3. Número de individuos de *Carnegiea gigantea* de menos de 1 m de altura que crecen bajo la copa de diferentes especies (considerando sólo las especies nodriza vivas) en cada uno de los sitios de estudio. Las tres últimas columnas muestran el número total de sahuaros bajo la copa de alguna especie, fuera de la copa y el número total.

SITIO	<i>Prosopis</i> spp	<i>Parkinsonia microphylla</i>	<i>Olneya tesota</i>	<i>Larrea tridentata</i>	<i>Ambrosia</i> spp	<i>Lycium</i> spp	<i>Atriplex</i> spp	<i>Bursera laxiflora</i>	<i>Coursetia glandulosa</i>	<i>Mimosa distachya</i>	Otras sp (23)	Plantas muertas	Bajo la copa	Fuera de la copa	Total de individuos
Caborca	1	13	1	3	6	0	0	0	0	0	5	4	33	9	42
Cucurpe	25	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	30	25	55
Date Creek Ranch	0	5	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	8	15	23
San Francisco-El Dipo	32	18	25	0	0	0	0	0	0	0	2	0	77	2	79
El Orégano	0	1	1	0	0	0	0	6	0	0	4	1	13	11	24
Las Guásimas	18	0	0	0	0	30	0	0	0	0	8	1	57	20	77
Bahía Kino	1	0	0	3	0	1	23	0	0	0	6	8	42	11	53
La Joyita	0	1	2	2	0	0	3	0	0	0	0	1	9	5	14
La Primavera	4	20	2	1	5	0	0	0	0	0	1	2	35	5	40
MacDougal	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	15	16
Masiaca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	3	5
Los Vidrios	0	0	0	4	20	2	0	0	0	0	2	10	38	9	47
Rancho Lobos	1	0	3	8	16	0	0	0	0	0	1	0	29	4	33
San Marcial	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	6	10	16
Sáric	7	10	0	0	0	5	0	0	8	14	13	0	57	14	71
Winkelman	0	6	0	3	23	0	0	0	0	0	3	0	35	14	49
Total	89	75	39	25	70	40	26	6	8	14	52	28	472	172	644

de una o varias especies en un sitio particular, se consideró también el efecto de la abundancia relativa de estas especies en el contexto de la comunidad.

Utilizando el levantamiento previamente realizado en cada sitio de estudio (Capítulo 4), se calculó la proporción absoluta del ambiente que ocupa cada especie perenne (arbórea, arbustiva o subarbustiva) (Tabla 5.4). Con estos valores, fue posible calcular cuales serían los valores esperados de ocurrencia de plantas de sahuaro bajo las copas de todas las especies en la comunidad (sumatoria de todas las coberturas), y bajo las copas de especies o grupos de especies selectas (aquellas identificadas con la mayor frecuencia de reclutamiento). En todos los casos, se partió de la hipótesis nula de que el reclutamiento de plántulas de sahuaro sigue una distribución aleatoria dentro de cada sitio. Con estos dos parámetros fue fácil establecer los valores de frecuencia esperados bajo los supuestos de la hipótesis nula. Las desviaciones entre los valores observados y los esperados se contrastaron utilizando una prueba de bondad de ajuste de chi-cuadrada (χ^2). Esta nos proporcionó un estadístico confiable para detectar el efecto de la cobertura de las plantas en el reclutamiento del sahuaro.

Considerando la sumatoria de las coberturas de todas las especies en cada una de las poblaciones estudiadas se encontró que en 6 de las poblaciones se presenta un reclutamiento preferencial de moderado a altamente significativo orientado al establecimiento debajo de las copas (Tabla 5.5). En 5 poblaciones (Date Creek Ranch, La Joyita, La Primavera, Rancho Lobos y Winkelman) la distribución de los sahuaros no es significativamente diferente de la esperada al compararla con una distribución aleatoria en sitios abiertos y bajo las copas. Finalmente, en las 5 poblaciones restantes (El Orégano, MacDougal, Masiaca, San Marcial y Sáric), se detectaron diferencias significativas en la dirección opuesta a la esperada, esto es, con mayor incidencia de reclutamiento en sitios abiertos.

Al usar sólo los individuos menores a 1 m de altura, cambia ligeramente el orden, pero el patrón es similar. En este caso, la muestra bajo la copa de plantas se reduce notablemente en cinco de las poblaciones (el caso extremo es MacDougal con sólo un individuo) por lo que el poder de interpretación disminuye concomitantemente; sin embargo, los patrones se mantienen con 7 poblaciones donde los sahuaros pequeños se distribuyen preferentemente bajo las copas de alguna de las especies presentes en el sitio, 6 poblaciones donde este efecto resulta estadísticamente no significativo, y 5 poblaciones donde los jóvenes sahuaros tienen preferencias por establecerse fuera de la copa de las plantas (Tabla 5.6).

5.4.3. Contrastes estadísticos para detectar el efecto nodriza usando las coberturas de las especies bajo las cuales ocurre el mayor número de sahuaros

El ambiente bajo la copa de las diferentes especies presentes en la comunidad no es el mismo. Por ejemplo, algunas especies tienen follajes más abiertos o más densos, ramas más cercanas o más alejadas del suelo, diferente geometría de las ramas, o sistemas radiculares más someros o más profundos. Esto sugiere que desde el punto de vista de una plántula de sahuaro no todas las especies sean iguales. Al utilizar la función de incidencia basada sólo en la cobertura de aquellas especies que albergan un 70% o más de la población de plantas bajo la copa de árboles o arbustos, (utilizando para ello la información de la Tabla 5.2), los patrones se afinan mucho más, los valores de la prueba estadística se incrementan notablemente al igual que el número de casos de asociación positiva entre la cobertura y el número de especies bajo la copa y la significancia de la relación (Tabla 5.7). En las 16 poblaciones estudiadas se encontró una diferencia altamente significativa entre el patrón de distribución observado y el esperado bajo y fuera de las copas de las especies seleccionadas; en 14 poblaciones se encontró una proporción significativamente mayor de individuos de sahuaro bajo las copas de árboles y arbustos, y en las dos poblaciones restantes,

Tabla 5.4. Proporción del ambiente cubierta por las principales especies de plantas en cada sitio de estudio. La cobertura total esta expresada en proporción. La cobertura por hectárea se obtiene multiplicando por 10,000. Obtenida a partir de un muestreo con 12 relevés por sitio como se indica en el Capítulo 4. Se denotan con negritas las dos especies con mayor cobertura en cada sitio.

Especie	Caborca	Cuicupe	DateCreek	EIDipo	EIOregano	LasGuasimas	BahiaKino	LaJoyita	LaPrimav	MacDougal	Masiaca	LosVidrios	RanchoLobos	SanMarcial	Sanic	Winkelman
Acacou	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.120	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Acaocc	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.091	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Ambdel	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.341	0.000	0.000	0.038	0.182	0.000	0.000	0.000
Ambdum	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.008	0.002	0.000	0.000	0.325
Atrican	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.010	0.114	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Atripol	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.143	0.028	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Burfag	0.000	0.000	0.000	0.000	0.155	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.085	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000
Burlax	0.000	0.000	0.000	0.000	0.118	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.391	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Cencil	0.004	0.000	0.000	0.000	0.318	0.002	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.357	0.000	0.000
Cougla	0.000	0.000	0.000	0.000	0.173	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.025	0.000	0.000	0.000	0.106	0.000
Enfar	0.002	0.012	0.050	0.001	0.000	0.003	0.000	0.108	0.015	0.076	0.000	0.007	0.000	0.000	0.137	0.000
Fouspl	0.145	0.009	0.010	0.005	0.115	0.000	0.000	0.000	0.018	0.000	0.010	0.000	0.052	0.000	0.143	0.000
Jatcar	0.000	0.048	0.000	0.004	0.005	0.016	0.000	0.000	0.006	0.000	0.000	0.000	0.000	0.029	0.086	0.000
Jatcor	0.000	0.000	0.000	0.000	0.109	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.005	0.000	0.000
Lartri	0.084	0.000	0.023	0.000	0.000	0.000	0.124	0.029	0.133	0.107	0.000	0.245	0.341	0.000	0.000	0.161
Lycand	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.033	0.024	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Lycber	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.046	0.010	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	0.000	0.000
Lycsp1	0.008	0.007	0.000	0.013	0.000	0.000	0.000	0.045	0.004	0.000	0.000	0.083	0.000	0.000	0.014	0.001
Lycsp2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.104	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Lycsp3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.008	0.000	0.000
Mimdis	0.001	0.005	0.000	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.007	0.177	0.000
Olintes	0.020	0.000	0.000	0.105	0.037	0.000	0.005	0.027	0.010	0.000	0.000	0.077	0.010	0.201	0.000	0.000
Parmic	0.066	0.000	0.305	0.024	0.193	0.002	0.000	0.014	0.070	0.059	0.155	0.065	0.001	0.018	0.151	0.170
Parpre	0.000	0.025	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Provel	0.000	0.387	0.000	0.105	0.000	0.044	0.002	0.033	0.005	0.014	0.000	0.000	0.010	0.023	0.038	0.000
Cob	0.330	0.494	0.387	0.255	1.243	0.264	0.425	0.285	0.602	0.256	0.880	0.524	0.602	0.649	0.853	0.657
Total																

Tabla 5.5. Proporción de cobertura de toda la vegetación en cada sitio. Número de sahuaros observados (N obs) creciendo bajo y fuera de las copas de plantas, número de sahuaros esperados (N esp) bajo y fuera de las copas de plantas asumiendo una distribución aleatoria en el reclutamiento. X^2 = Valor de chi-cuadrada y su significancia; *= $P < 0.05$, **= $P < 0.01$, ***= $P < 0.005$, NS=no significativa. La columna de diferencia indica la dirección de la relación, positiva hacia mayor reclutamiento que el esperado bajo las copas, y negativa a menor reclutamiento.

Población	Proporción de Cobertura	N obs bajo copa	N obs fuera copa	N total	N esp bajo copa	N esp fuera copa	X^2	Diferencia
Caborca	0.330	53	49	102	34	68	16.59***	19
Cucurpe	0.494	61	41	102	50	52	4.45*	11
Date Creek Ranch	0.387	33	43	76	29	47	0.71 NS	4
San Francisco-El Dipo	0.255	96	9	105	27	78	239.63***	69
El Orégano	1.243	43	57	100	124	-24	-218.98***	-81
Las Guásimas	0.220	68	34	102	22	80	118.59***	46
Bahía Kino	0.423	59	41	100	42	58	11.47**	17
La Joyita	0.285	30	71	101	29	72	0.08 NS	1
La Primavera	0.602	60	40	100	60	40	0.00 NS	0
MacDougal	0.256	12	81	93	24	69	7.92**	-12
Masiaca	0.880	37	64	101	89	12	252.36***	-52
Los Vidrios	0.524	63	38	101	53	48	4.06*	10
Rancho Lobos	0.602	65	36	101	61	40	0.73 NS	4
San Marcial	0.649	44	56	100	65	35	19.18***	-21
Sáric	0.853	68	34	102	87	15	28.12***	-19
Winkelman	0.657	64	37	101	66	35	0.24 NS	-2

Tabla 5.6. Proporción de cobertura de toda la vegetación de cada sitio. Número de sahuaros observados menores de 1 m de estatura (N obs) creciendo bajo y fuera de las copas de plantas, número de sahuaros esperados (N esp) bajo y fuera de las copas de plantas asumiendo una distribución aleatoria en el reclutamiento. X^2 = Valor de chi-cuadrada y su significancia; *= $P < 0.05$, **= $P < 0.01$, ***= $P < 0.005$, NS=no significativa. La columna de diferencia indica la dirección de la relación, positiva hacia mayor reclutamiento que el esperado bajo las copas, y negativa a menor reclutamiento. Note que las especies varían en cada población ya que la cobertura se obtuvo solamente de aquellas especies denotadas en negritas en la tabla 5.2.

Población	Proporción de Cobertura	N obs bajo copa	N obs fuera copa	N total	N esp bajo copa	N esp fuera copa	X^2	Diferencia
Caborca	0.330	33	9	42	14	28	39.45***	19
Cucurpe	0.494	30	25	55	27	28	0.59 NS	3
Date Creek Ranch	0.387	11	12	23	9	14	0.80 NS	2
San Francisco-El Dipo	0.255	77	2	79	20	59	214.86***	57
El Orégano	1.243	9	15	24	30	-6	-59.91***	-21
Las Guásimas	0.264	53	21	74	20	54	77.78***	33
Bahía Kino	0.425	35	18	53	22	31	12.07**	13
La Joyita	0.285	8	6	14	4	10	5.66*	4
La Primavera	0.602	33	7	40	24	16	8.31**	9
MacDougal	0.256	1	15	16	4	12	3.16 NS	-3
Masiaca	0.880	2	3	5	4	1	10.91**	-2
Los Vidrios	0.524	26	21	47	25	22	0.16 NS	1
Rancho Lobos	0.602	27	6	33	20	13	6.45**	7
San Marcial	0.649	6	10	16	10	6	5.27*	-4
Sáric	0.853	57	14	71	61	10	1.41 NS	-4
Winkelman	0.657	33	16	49	32	17	0.06 NS	1

Masiaca y El Orégano, se encontró una proporción estadísticamente mayor de individuos fuera de las copas. Si sólo se consideran los individuos menores de 1 m de estatura, el patrón general se mantiene con la excepción de que en dos poblaciones la significancia de la desviación respecto a una distribución aleatoria está en los límites de significancia estadística (Date Creek Ranch y San Marcial), mientras que en MacDougal la relación es francamente no significativa (Tabla 5.8).

La cobertura total de cada sitio parece definir las relaciones de nodricismo. Al graficar la diferencia entre los sahuaros observados bajo la copa y los que se esperarían bajo las copas de árboles y arbustos asumiendo una distribución independiente se encuentra: 1) una dependencia entre la cobertura de los sitios y la falta o exceso de individuos bajo las copas, y 2) una relación creciente de dependencia conforme los individuos son más pequeños (Figura 5.2).

Como puede observarse en esta figura, siempre que la proporción de la cobertura sea menor del 0.60 del área total del sitio existirá una tendencia a que las plantas se recluten preferentemente bajo las copas de los árboles, mientras que a valores mayores de cobertura existirá una creciente presión para que el establecimiento se de fuera de las copas de las plantas. Sin embargo, cuando se consideran sólo los individuos juveniles y la cobertura de las plantas que realmente albergan la mayoría de los sahuaros, esta relación desaparece y se observa que existe un reclutamiento preferencial bajo la copa de las plantas nodriza.

Tabla 5.7. Proporción de cobertura de la vegetación de aquellas especies que albergan conjuntamente un 75% o más de los individuos de sahuaro que crecen bajo la copa de árboles o arbustos. Número de sahuaros observados (N obs) creciendo bajo y fuera de las copas de plantas, número de sahuaros esperados (N esp) bajo y fuera de las copas de plantas asumiendo una distribución aleatoria en el reclutamiento. X^2 = Valor de chi-cuadrada y su significancia; *= $P < 0.05$, **= $P < 0.01$, ***= $P < 0.005$, NS=no significativa. La columna de diferencia indica la dirección de la relación, positiva hacia mayor reclutamiento que el esperado bajo las copas, y negativa a menor reclutamiento. Note que las especies varían en cada población ya que la cobertura se obtuvo solamente de aquellas especies denotadas en negritas en la tabla 5.2.

Población	Proporción de Cobertura	N obs bajo copa	N obs fuera copa	N total	N esp bajo copa	N esp fuera copa	X^2	Diferencia
Caborca	0.086	53	49	102	9	93	242.64***	44
Cucurpe	0.387	61	41	102	40	62	19.095*	21
Date Creek Ranch	0.305	33	43	76	23	53	6.0331*	10
San Francisco-El Dipo	0.233	96	9	105	24	81	273.15***	72
El Orégano	0.638	43	57	100	64	36	18.769***	-21
Las Guásimas	0.228	68	34	102	23	79	111.91***	45
Bahía Kino	0.380	59	41	100	38	62	18.718***	21
La Joyita	0.085	30	71	101	9	92	58.918***	21
La Primavera	0.203	60	40	100	20	80	97.647***	40
MacDougal	0.014	12	81	93	1	92	86.958***	11
Masiaca	0.596	37	64	101	60	41	22.125***	-23
Los Vidrios	0.254	63	38	101	26	75	73.09***	37
Rancho Lobos	0.533	65	36	101	54	47	4.9844*	11
San Marcial	0.224	44	56	100	22	78	26.841***	22
Sáric	0.473	68	34	102	48	54	15.392***	20
Winkelman	0.495	64	37	101	50	51	7.7687**	14

Tabla 5.8. Proporción de cobertura de la vegetación de aquellas especies que albergan conjuntamente un 75% o más de los individuos de sahuaro que crecen bajo la copa de árboles o arbustos. Número de sahuaros menores de 1 m de estatura observados (N obs) creciendo bajo y fuera de las copas de plantas, número de sahuaros esperados (N esp) bajo y fuera de las copas de plantas asumiendo una distribución aleatoria en el reclutamiento. X^2 = Valor de chi-cuadrada y su significancia; *= $P < 0.05$, **= $P < 0.01$, ***= $P < 0.005$, NS=no significativa. La columna de diferencia indica la dirección de la relación, positiva hacia mayor reclutamiento que el esperado bajo las copas, y negativa a menor reclutamiento. Note que las especies varían en cada población ya que la cobertura se obtuvo solamente de aquellas especies denotadas en negritas en la tabla 5.2.

Población	Proporción de Cobertura	N obs bajo copa	N obs fuera copa	N total	N esp bajo copa	N esp fuera copa	X^2	Diferencia
Caborca	0.150	33	9	42	6	36	133.13***	27
Cucurpe	0.387	30	25	55	21	34	5.80*	9
Date Creek Ranch	0.305	11	12	23	7	16	3.28 NS	4
San Francisco-El Dipo	0.233	77	2	79	18	61	243.55***	59
El Orégano	0.118	9	15	24	3	21	15.19**	6
Las Guásimas	0.228	56	21	77	18	59	109.41***	38
Bahía Kino	0.256	35	18	53	14	39	45.38***	21
La Joyita	0.085	8	6	14	1	13	42.88***	7
La Primavera	0.075	33	7	40	3	37	322.14***	30
MacDougal	0.059	1	15	16	1	15	0.00 NS	0
Masiaca	0.085	2	3	5	0	5	6.38**	2
Los Vidrios	0.292	26	21	47	14	33	15.54***	12
Rancho Lobos	0.525	27	6	33	17	16	11.41**	10
San Marcial	0.201	6	10	16	3	13	3.02 NS	3
Sáric	0.295	57	14	71	21	50	87.80***	36
Winkelman	0.495	33	16	49	24	25	6.24**	9

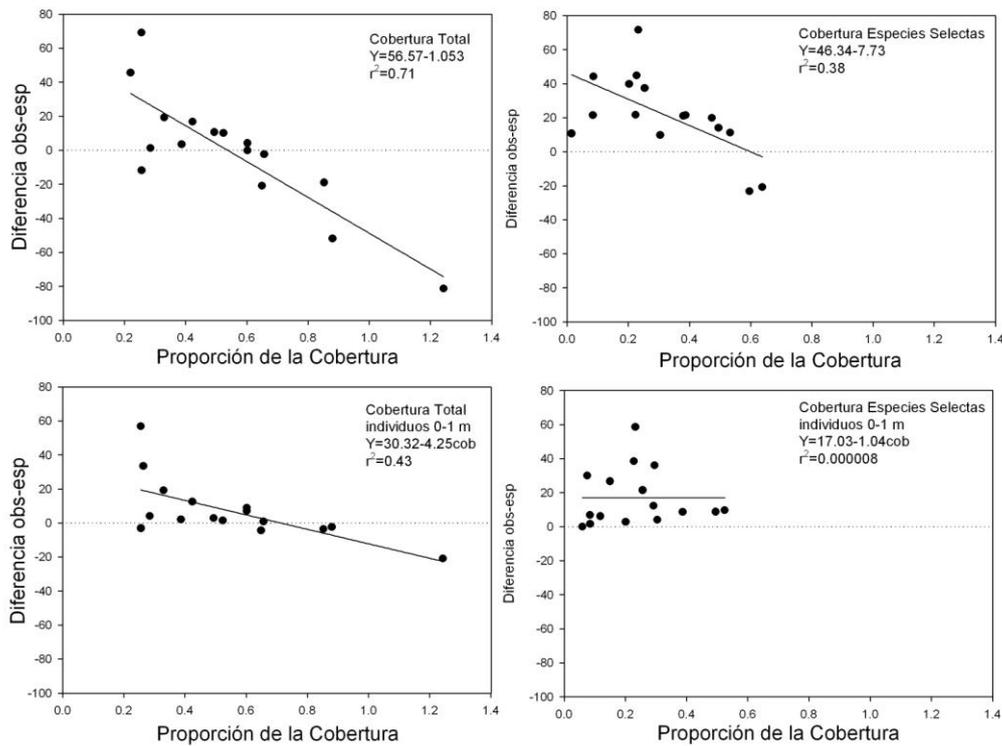


Figura 5.2. Diferencia entre el número de sahuaros observado bajo las copas de árboles y arbustos perennes en cada población y los valores esperados asumiendo una distribución aleatoria de los individuos. La línea punteada indica concordancia entre la distribución observada y esperada. Los valores por arriba de esta línea reflejan asociación entre la cobertura y el reclutamiento de sahuaros, los valores menores de cero indican un reclutamiento preferencial fuera de las copas. Cuadro superior izquierdo: considerando la sumatoria de todas las coberturas de todas las especies en la población total de sahuaro de cada sitio. Cuadro inferior izquierdo: considerando la sumatoria de todas las coberturas de todas las especies en la población de sahuaros entre 0-1 m de estatura en cada sitio. Cuadro superior derecho: considerando la sumatoria de las coberturas de aquellas especies que agrupan hasta el 75% de los individuos de la población total de sahuaro de cada sitio. Cuadro inferior izquierdo: considerando la sumatoria de las coberturas de aquellas especies que agrupan hasta el 75% de los individuos de la población de sahuaros entre 0-1 m de estatura. Ver texto para descripción de los métodos.

5.5. Discusión

Las especies más comunes encontradas dando cobijo a plántulas de sahuaro, son las especies perennes de *Parkinsonia microphylla*, *Prosopis sp.*, y *Olneya tesota*. En la literatura se citan a estas especies como las facilitadoras de la sobrevivencia de plántulas y juveniles de *Carnegiea gigantea* (Steenberg y Lowe 1969, Turner *et al.* 1966; Sosa y Fleming, 2002; Drezner, 2006). Este fenómeno es común también en muchas otras especies de cactáceas columnares (Flores y Jurado, 2003; Munguía-Rosas y Sosa, 2008). Se ha demostrado que las plantas nodrizas protegen a los juveniles de sahuaro de las severas condiciones ambientales que incluyen tanto aspectos del ambiente biótico como la dispersión diferencial de semillas, la protección de las plántulas de la depredación y soporte físico, como del ambiente abiótico que incluye el escape de las altas temperaturas en el verano que reducen la pérdida de agua y proveen de un ambiente más favorable y húmedo bajo la copa (Shreve, 1911, 1931; Turner *et al.* 1966; Niering *et al.* 1963; Steenbergh y Lowe, 1969; Bruno *et al.* 2003; ver revisión en Flores y Jurado, 2003). En términos del ambiente abiótico solamente, se ha demostrado que las plantas nodrizas disminuyen la pérdida de agua por radiación infrarroja en juveniles de *C. gigantea*, (Nobel, 1984), además de proteger los meristemas de los daños ocasionados por las heladas y reducen los efectos del daño por radiación ultravioleta (Evans *et al.* 1994, 1995).

La relación entre las plantas creciendo bajo la copa de árboles y arbustos es sumamente variable entre sitios lo que sugiere que diferentes factores pueden estar operando de manera diferencial, entre las cuales sin duda se cuenta la diversidad y composición de la vegetación entre los sitios. Los resultados muestran claramente, que existen especies bajo las cuales se da preferentemente el reclutamiento, especialmente *Parkinsonia microphylla*, *Prosopis velutina* y *Olneya tesota*. Todas ellas han sido citadas como plantas nodriza del sahuaro (Steenberg y Lowe 1969 *et al.*; Turner *et al.* 1966). Es notable, sin embargo, que el número de plantas bajo las cuales crecen plántulas de sahuaro sea tan extenso (55 morfoespecies) al nivel regional y tan reducido al nivel de cada sitio (menos de 10 morfoespecies en cada sitio). Esta

variación geográfica tan acentuada es indicadora de que los procesos de la vegetación en cada sitio son determinantes para el establecimiento exitoso del sahuaro en una región determinada y excluyen la posibilidad de que existe una relación específica con algunas especies, sino que existe probablemente una relación de carácter puramente funcional que es evidente por ejemplo cuando se considera que en algunos casos se da establecimiento de plántulas de sahuaro entre rocas, y no bajo la sombra de plantas nodriza. Es común este tipo de establecimiento ya que en estos lugares se crean microhabitats, en los cuales las plántulas encuentran buenas concentraciones de humedad y nutrientes para su desarrollo (Turner *et al.*, 1966) o porque existe una mayor concentración de semillas o menor competencia inter- o intraespecífica (Munguía-Rosas y Sosa, 2008). Algunos autores reportan otras especies perennes del Desierto Sonorense brindando protección a plantas de sahuaro, tales como: *Ambrosia deltoidea*, *Encelia farinosa* y *Larrea divaricata* (Turner *et al.*, 1966; Steenbergh y Lowe, 1969; Franco y Nobel, 1989). Sin embargo, no discuten esta desviación respecto al paradigma del establecimiento preferencial, 1:1 con *Parkinsonia microphylla*. Esta desviación es consistente con las propuestas de Callaway (1998) en el sentido de la especificidad de la relación de planta nodriza y protegida.

Algunas inconsistencias fueron detectadas, por ejemplo para la población de El Orégano, se observó que fue mayor el número de sahuaros que se encontraban a cielo abierto que bajo la sombra de una nodriza, siendo este sitio el que mayor cobertura vegetal presentó. Es sugerente pensar que conforme aumenta la cobertura vegetal disminuya la protección que brindan las nodrizas de la irradiación directa. En el sitio del Orégano y Masiaca se observó que varios de los sahuaros juveniles se encontraron creciendo entre rocas, estas también brindan protección en las primeras etapas de desarrollo de sahuaros.

5.6. Conclusiones

Se concluye que la relación entre el sahuaro y el paloverde es prevalente en las poblaciones norteñas, principalmente las del Altiplano de Arizona. Sin embargo, la evidencia de variación geográfica apunta a que la relación no es

tan estrecha como se pensaba y que otras especies, dependiendo del contexto comunitario, pueden actuar como nodrizas del sahuaro. Esto es particularmente notable en: 1) sitios donde el sahuaro presenta poblaciones florecientes en ausencia de poblaciones numerosas de Parkinsonia, 2) poblaciones de sahuaro en los límites de su distribución, y 3) poblaciones donde la cobertura y riqueza de la vegetación es muy elevada, tal como sucede en las poblaciones sureñas del sahuaro en el Matorral del Piedemonte en el sur y este del estado de Sonora, donde no sólo no se encuentra relación con plantas nodriza, sino que se da un reclutamiento preferencial fuera de las copas de los árboles.

CAPÍTULO 6

VARIACIÓN MORFOLÓGICA

6.1. Metodología

6.1.1. Muestreo en campo

Se muestrearon 14 sitios en el Estado de Sonora, México y 2 sitios en el Estado de Arizona, EUA, en donde se analizaron un total de 1,515 individuos distribuidos en las poblaciones de: El Orégano (N=94), El Dipo (N=103), Saric (N=102), La Primavera (N=100), Cucurpe (N=102), Caborca (N=101), Guasimas (N=101), San Marcial (N=100), Los Vidrios (N=99), La Joyita (N=100), Cráter MacDougal (N=93), Bahía de Kino (N=100), Rancho Lobos (N=101), Masiaca (N=100), Winkelman (N=60), Date Creek Ranch (N=59) (Ver Cap. 3, Tabla 3.1).

Las muestras incluyeron tanto individuos juveniles como reproductivos de todas las clases de tamaño, en los que se midieron las siguientes variables morfológicas de tamaño: 1) altura del individuo medida desde la base hasta la punta apical del tronco principal (ALT), 2) diámetro de la base del tronco principal (Dbasal), 3) diámetro a un metro de altura (D1m), 4) diámetro de la parte mas ancha del tronco principal (Dmax) y, 5) número de brazos (Nbrazos) (Tabla 6.1). Las tres mediciones de diámetro solo se tomaron en aquellos individuos que presentaron una altura mayor a 1.5 m, si los individuos eran de menor tamaño, solo se tomo el diámetro basal y el diámetro de la parte mas ancha del tronco.

También se tomaron las siguientes variables específicas morfológicas de las costillas, espinas y aréolas en dos puntos del tronco principal, uno con orientación hacia el Norte y el otro hacia el Sur: 1) anchura de los dos lados de una costilla, con lo que se obtuvo el promedio del ancho de una costillas (AnchC) y el perímetro total (i.e. ancho costillas multiplicado por el numero de costillas a un metro de altura; 2) número de espinas centrales y radiales de una aréola, obteniéndose con estos datos el promedio de las espinas centrales (NEspC) y radiales (NEspR) por aréola; 3) longitud de la espina mas larga de la aréola, con lo que se obtuvo un promedio de su longitud (Lesp), 4) longitud radial y transversal de la aréola para obtener los promedios de ancho de la

aréola (Aare) y longitud de la aréola (Lare) y; 5) distancia entre una aréola y otra para la obtención del promedio de la distancia entre aréolas (Dare) (Tabla 6.1).

En los mismos individuos, se contabilizó el número de costillas que se encuentran a 1 m de altura, o en su defecto, el número de costillas totales para individuos pequeños (NC1m). Si el individuo presentó una agregación y/o bifurcación de costillas inmediata a la medición anterior, se contaron todas aquellas costillas encontradas a la misma altura, repitiendo este último caso una vez mas, de modo que se obtuvo el numero de costillas a la primera y segunda agregación y/o bifurcación (NC1b y Nc2b). Respectivamente, se registraron las alturas a las cuales se bifurcaron o agregaron costillas (AltC1b, AltC2b) (Tabla 6.1).

Tabla 6.1. Abreviaturas para las variables utilizadas en el análisis morfométrico de tamaño, número de costillas, y número y forma de espinas y aréolas en las 16 poblaciones estudiadas de *Carnegiea gigantea*.

Variables	Descripción
Tamaño	
ALT	Altura total del individuo.
Dbasal	Diámetro basal.
D1m	Diámetro del tronco principal a un metro de altura.
Dmax	Diámetro de la parte mas ancha del tronco principal.
Nbrazos	Número de brazos.
Costillas	
NC1m	Número de costillas a un metro de altura ó total en individuos pequeños.
NC1b	Número de costillas mayor a un metro de altura (primera adición).
NC2b	Número de costillas mayor a un metro de altura (segunda adición).
NC1m	Altura costillas a un metro ó total en individuos pequeños.
AltC1b	Altura primera adicción de costillas.
AltC2b	Altura segunda adicción de costillas.
AnchC	Promedio del ancho costilla.
Espinas y Aréolas	
NEspC	Número promedio de espinas centrales.
NEspR	Número promedio de espinas radiales.
Lesp	Longitud promedio de la espina mas larga.
Lare	Longitud aréola.
Aare	Ancho aréola.

Adicionalmente, se anotó si los individuos presentaban nuevas aréolas creciendo sobre las aréolas originales (desplazamiento de aréolas) y si presentaban algún tipo de daño en la corteza, tales como: coloración diferente, constricciones en el tallo y daños ocasionados por roedores y otros animales.

6.1.2. Datos ambientales

Con la información climática de las estaciones meteorológicas mas cercanas a cada población, se obtuvieron los promedios de precipitación para la época de aguas (mayo-octubre), época de secas (noviembre-abril) y precipitación anual. Así como, la temperatura promedio anual, y las temperaturas promedio máxima y mínima para los meses de noviembre-abril mayo-octubre (Tabla 6.2).

Debido a la ausencia de estaciones meteorológicas cercanas a las poblaciones de La Joyita, Los Vidrios y Cráter MacDougal, se consideró conveniente estimar los valores promedio de precipitación y temperatura utilizando el valor promedio ponderado de las estaciones más cercanas, que en este caso son las de San Luis Río Colorado (SLRC) y Sonoyta. Para ello, se usó como factor de ponderación la distancia proporcional entre el sitio de muestreo y las estaciones meteorológicas. Este método ofrece una buena interpolación ya que tanto la temperatura como la precipitación parecen variar linealmente entre ambas estaciones meteorológicas tal como lo muestra el Atlas de INEGI (1988)

La textura del suelo (3=gruesa, 2=media, 1=fina) de cada sitio se derivó de los datos de INEGI (1988), y el nivel de pedregosidad se determinó *in situ* usando una escala ordinal de 1 a 5 (1=arenoso o limoso, 2=areno-pedregoso, 3= poco pedregoso, 4= pedregoso, 5= muy pedregoso).

6.1.3. Análisis Estadísticos

Ya que las relaciones entre dos variables métricas de las partes de un individuo presentan, al nivel poblacional, error tanto en la distribución de x como en la de y , no es correcto aplicar métodos de estimación de la regresión minimizando la suma de cuadrados ya que este método sólo evalúa el error en la variable dependiente. Los datos originales fueron transformados a logaritmos para estimar los parámetros de las ecuaciones alométricas utilizando un estimador de la curva de ajuste considerando el error en ambas variables, para ello se recurrió a una regresión de eje mayor reducido estandarizado (Standardized reduced major axis regression; Warton et al. 2006) utilizando el programa SMATR (Falster *et al.*, 2006). Posteriormente se hizo un análisis *post hoc* para determinar las diferencias en los coeficientes entre poblaciones.

Tabla 6.2. Estaciones meteorológicas más cercanas a cada uno de los sitios con los parámetros de precipitación y temperatura promedio anual y por periodos específicos (noviembre-abril = época de secas, mayo-octubre época de aguas).

Sitio	Estación Meteorológica	Ubicación de la Estación	Elevación (msnm)	Distancia de la estación al sitio (km)	Años de registro	Precipitación (mm)			Temperatura (°C)				
						Nov -Abr	May-Oct	Anual	Nov-Abr		May-Oct		Anual
									Max	Min	Max	Min	
Caborca	Pitiquito	30.697N 112.116W	330	22	52	82.5	166.4	248.9	24.9	6.0	37.4	18.2	21.7
Cucurpe	Cucurpe	30.330N 110.706W	860	4	29	174.8	357.6	532.4	23.3	4.7	34.7	15.7	19.6
Date Creek Ranch	Hillside 4 NNE, Az.	34.025N 112.523W	898	51	98	215.6	171.9	387.6	18.3	-1.3	32.0	10.6	14.9
El Dipo	Félix Gómez	29.836N 111.478W	660	2	47	84.1	147.8	314.0	23.8	4.1	34.2	14.9	19.3
El Orégano	El Orégano	29.241N 110.720W	275	26	66	83.6	289.0	372.7	29.9	8.5	39.6	21.0	24.8
Las Guásimas	Empalme	27.950N 110.930W	12	29	26	77.9	197.4	275.3	33.1	6.5	39.6	18.1	26.9
Bahía Kino	San Isidro	28.841N 111.654W	9	11	50	56.1	123.6	179.8	26.77	6.7	36.8	19.3	22.3
La Joyita *	SLRC/Sonoyta	--			58	89.9	110.9	116.4	18.06	4.0	39.0	22.1	21.4
La Primavera	Quitovac	31.527N 112.7312W	388	5	58	106.9	139.3	246.2	23.7	8.1	35.9	19.8	21.9
MacDougal *	SLRC/Sonoyta	--			58	89.93	110.9	158.6	18.0	4.0	39.0	22.0	21.4
Masiaca	Sinahuisa	26.918N 109.453W	333	21	32	89.2	268.6	345.8	27.9	9.2	36.3	21.2	23.1
Los Vidrios *	SLRC/Sonoyta	--			58	89.9	110.9	167.7	18.0	4.0	39.0	22.1	21.4
Rancho Lobos	Puerto Libertad	31.301N 113.550W	7	59	12	69.0	48.5	134.0	22.6	10.9	32.0	22.2	22.2
San Marcial	Punta de agua II	28.473N 110.312W	103	10	29	100.0	349.3	449.3	28.5	6.2	37.3	18.9	22.8
Sáric	Presa Cuahutémoc	30.870N 111.515W	590	31	54	257.9	120.6	378.6	24.1	7.2	35.8	18.1	21.3
Winkelman	Winkelman 6 s, Az.	32.910N 110.700 W	693	15	38	152.91	200.4	353.3	22.0	0.8	36.1	14.6	18.4

* = Poblaciones en las que se estimaron parámetros de temperatura y precipitación interpolando los valores entre las estaciones meteorológicas de Sonoyta y San Luis Río Colorado (SLRC) (ver texto).

Para evaluar las posibles diferencias entre poblaciones en las características morfológicas de los individuos adultos (representados por los 15 individuos más altos de cada población), se realizó un análisis de varianza de una vía, seguido por un prueba de Tukey como prueba de comparación múltiple *post-hoc* con un intervalo de confianza al 95% utilizando el programa SPSS 13.0 (2004)

La relación entre las variables morfológicas, y entre éstas y las variables ambientales se analizó mediante un análisis de correlación de Pearson utilizando el programa SPSS 13.0 (2004). Se obtuvo una matriz de los coeficientes de correlación entre las variables morfológicas de tamaño (altura, número de brazos, diámetro basal y diámetro máximo), costillas (ancho promedio de costilla, número de costillas a un metro, número de costillas a la primera y segunda agregación, y la altura a la que se agregan cada una de ellas), y distancia entre aréolas, con los parámetros ambientales de temperatura y precipitación, características edafológicas (textura de suelo y nivel de pedregosidad) y riqueza de especies perennes en cada población.

6.2. Resultados

6.2.1. Alometría de los caracteres morfológicos de tamaño, y número y tamaño de espinas y aréolas: Variación poblacional

Los coeficientes alométricos (i.e la pendiente obtenida de la regresión log-log entre caracteres morfológicos) describen la relación que existe entre un carácter métrico como la altura, y otro como el diámetro basal, el número de brazos, el número de costillas (a un metro y segunda adición), el ancho de las costillas, y el perímetro total a un metro, etc. Estos coeficientes, muestran en todos los casos diferencias significativas en la pendiente de las curvas (i.e. en los coeficientes alométricos) entre poblaciones al exceder los valores críticos de F con $N=1$, $n-2$ grados de libertad (ver Falster et al. 2006).

Existe una estrecha relación entre los diámetros del tallo principal (diámetro basal, diámetro a 1 m de altura y diámetro máximo) y la altura (Figura 6.1 y 6.2, Tabla 6.3). En todos los casos, los individuos muestran una elongación que los hace pasar de las formas globosas esféricas típicas de los estadios juveniles, a los individuos elongados y con brazos que caracterizan la morfología reproductiva. No es raro encontrar que esta relación es alométrica y siempre altamente significativa ya que comúnmente la altura

del individuo explica más del 90% de la varianza del diámetro (Tabla 6.3). Debe destacarse, sin embargo, que existe una notable variación entre poblaciones: desde poblaciones donde el cambio del diámetro en función de la altura es relativamente lento (produciendo individuos comparativamente gruesos y bajos), hasta poblaciones con un rápido cambio que producen individuos altos y delgados (Tabla 6.3).

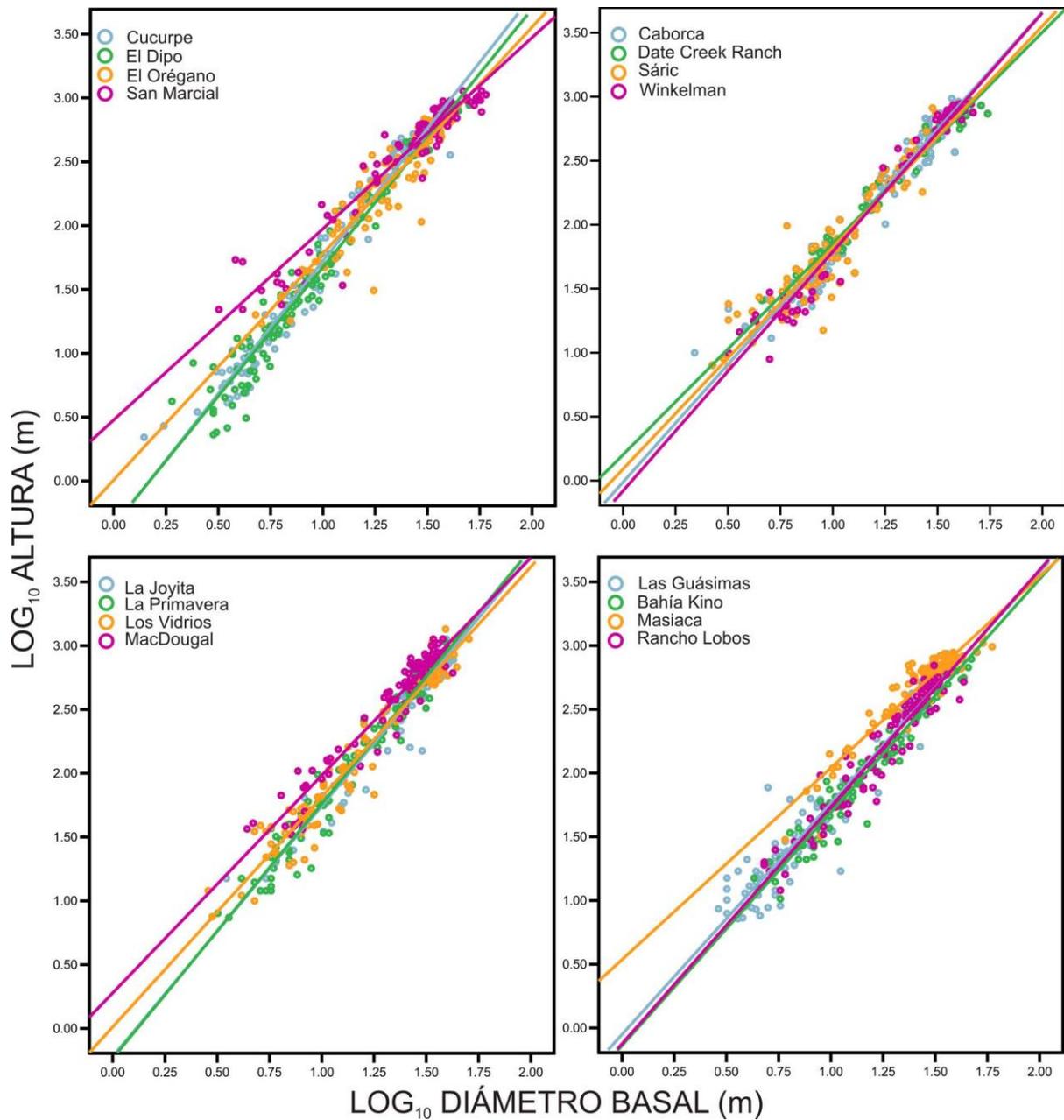


Figura 6.1. Variación entre sitios en la alometría diámetro basal y de altura de 16 poblaciones de *Carnegiea gigantea*.

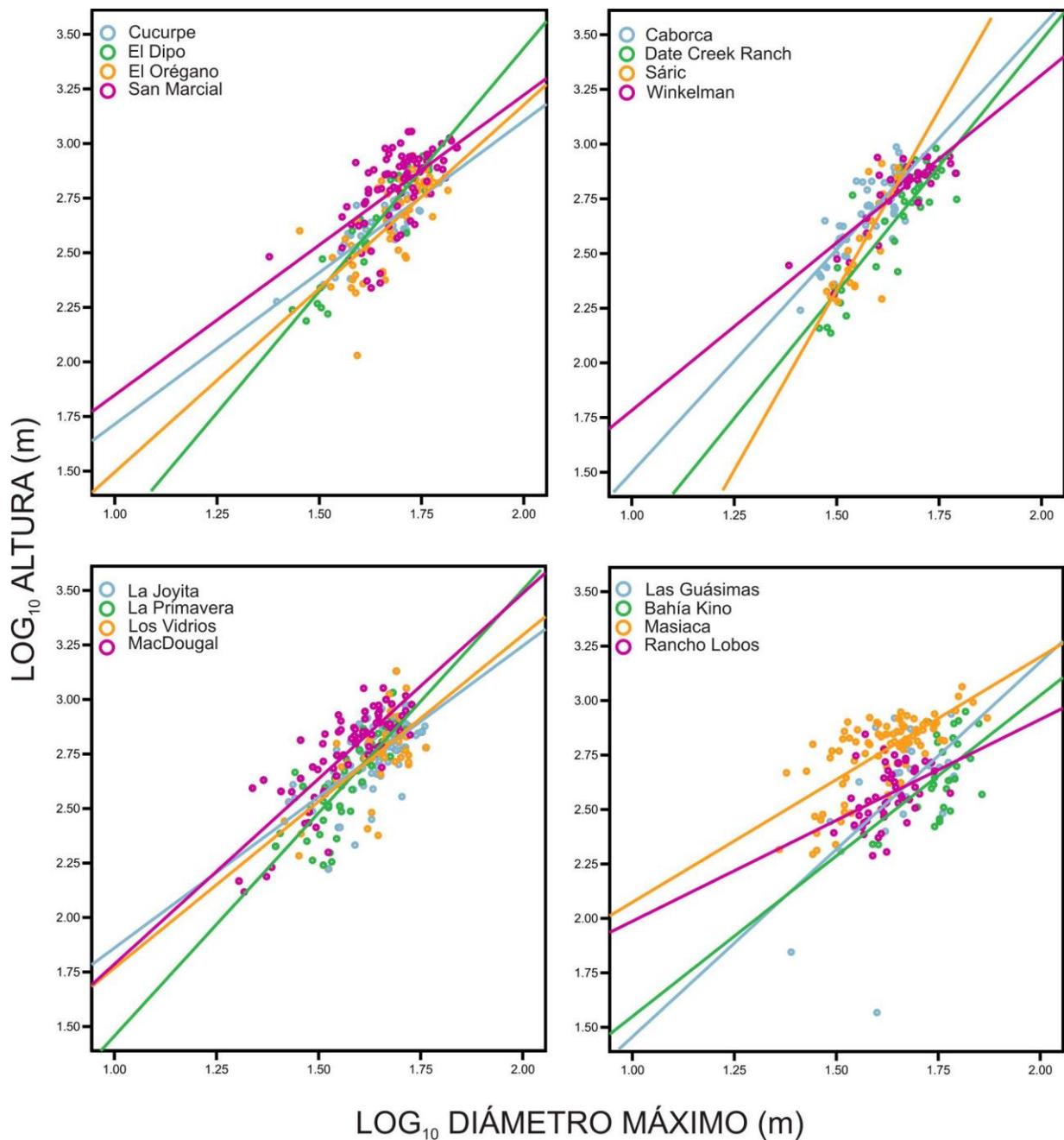


Figura 6.2. Variación entre sitios en la alometría de diámetro máximo y altura de 16 poblaciones de *Carnegiea gigantea*.

La relación entre altura y diámetro basal produce exponentes alométricos que van desde 1.56 hasta 2.11; formando tres grupos homogéneos con diferencias significativas en la pendiente: en el extremo inferior las poblaciones de San Marcial, Masiaca y Date Creek Ranch; todas ellas poblaciones limítrofes hacia el este, sur y norte

respectivamente. En el superior, las poblaciones a lo largo del eje central NE-NO de La Primavera, La Joyita, El Dipo y Cucurpe se caracterizan por tener un rápido cambio relativo en altura respecto al cambio en altura (Tabla 6.3a). Al considerar el diámetro a un metro de altura, las poblaciones se segregan en dos grupos discretos donde las poblaciones de Sáric, Las Guásimas, Cucurpe, Masiaca y El Dipo resultan significativamente diferentes de las demás poblaciones (Tabla 6.3b). Finalmente, la relación entre altura y diámetro máximo produce exponentes alométricos entre 1.60 y 4.19, separando a las poblaciones en tres grupos naturales: en un extremo las poblaciones de Masiaca y Cucurpe con los exponentes más bajos (1.6), y en el otro la población de Sáric que presenta un valor casi tres veces mayor (4.2). Las demás poblaciones forma un grupo homogéneo con valores intermedios (Tabla 6.3c, Figura 6.2).

La altura también explica del 15-80% del número de costillas a un metro de altura (Figura 6.3) y del 45-91% del perímetro total (esto es, el perímetro medido sobre la superficie de la planta siguiendo el contorno de las costillas). En este último caso, la relación es claramente no lineal aún con la transformación a una curva potencial. Sin embargo, las diferencias entre poblaciones son evidentes, tanto en la fase lineal, como en la asíntota que se observa en los individuos grandes (Figura 6.4, Tabla 6.5). También, los diámetros del tallo principal: basal, y a 1 m, presentan alometrías significativas. Por ejemplo, el diámetro basal presenta relaciones alométricas altamente significativas con el número de costillas a 1 m en 15 de las poblaciones, con una correlación mayor a 0.5 en 7 poblaciones y sólo en una no hay una relación significativa (San Marcial; Tabla 6.4, Figura 6.5). De igual manera, el diámetro basal presenta una relación alométrica significativa con el número de costillas en la segunda adición (NC2b), a excepción de las poblaciones de Caborca, Cráter MacDougal, Masiaca, San Marcial y Winkelman (Tabla 6.4). También explica del 12-60% de la varianza en la cantidad de brazos que se presentan en los individuos, salvo en las poblaciones de San Marcial, Masiaca y la Primavera. Finalmente, el número de brazos no presenta una relación alométrica significativa con el diámetro basal en las poblaciones de San Marcial, Masiaca, y La Primavera (Tabla 6.4).

Tabla 6.3. Alometría de la altura contra el diámetro en poblaciones de *Carnegiea gigantea* utilizando una regresión de eje mayor estandarizado (ver Falster *et al.*, 2006). a) Altura vs diámetro basal. Diferencia entre pendientes $F_{16,1513}=157.53$; $p<0.001$. b) Altura vs diámetro a 1 m de altura. $F_{16,1493}=170.30$; $p<0.001$. c) Altura vs diámetro máximo. $F_{16,781}=67.91$; $p<0.001$. Todas las regresiones son significativas $p<0.001$. La última columna muestra la matriz de similaridad entre poblaciones, donde la secuencia de letras indica poblaciones estadísticamente similares en exponente alométrico. Diferentes letras indican grupos homogéneos.

Población	n	R ²	Pendiente	Int. Conf. 95%		Ordenada	Int. Conf. 95%		
				inferior	superior		inferior	superior	
a)									
San Marcial	99	0.92	1.56	1.47	1.65	0.39	0.27	0.52	0aa
Masiaca	99	0.89	1.59	1.49	1.70	0.41	0.26	0.56	a0a
Date Creek Ranch	59	0.97	1.68	1.60	1.77	0.16	0.05	0.27	aa0a
Cráter MacDougal	93	0.93	1.77	1.67	1.86	0.20	0.07	0.33	b0bbbbbb
Sáric	102	0.89	1.83	1.72	1.96	-0.01	-0.13	0.11	b0bbbbbb
Los Vidrios	99	0.95	1.85	1.77	1.94	-0.05	-0.15	0.06	bb0bbbbbb
Bahía Kino	100	0.95	1.88	1.80	1.96	-0.19	-0.30	-0.09	bbb0bbbbbb
Caborca	101	0.95	1.89	1.80	1.98	-0.07	-0.18	0.03	bbbb0bbbb
Las Guásimas	101	0.92	1.89	1.79	2.00	-0.13	-0.23	-0.02	bbbb0bbb b
Winkelman	60	0.97	1.89	1.81	1.98	-0.11	-0.22	-0.01	bbbbbb0bb
El Orégano	94	0.86	1.91	1.77	2.06	-0.17	-0.37	0.02	bbbbbb0bbbb
Rancho Lobos	101	0.92	1.94	1.83	2.05	-0.22	-0.36	-0.08	bbbbbb0bbb
La Primavera	100	0.96	2.04	1.96	2.12	-0.28	-0.39	-0.18	cc0ccc
La Joyita	100	0.92	2.05	1.94	2.17	-0.34	-0.50	-0.17	c ccc0cc
El Dipo	103	0.95	2.07	1.99	2.16	-0.39	-0.48	-0.31	cccc0c
Cucurpe	102	0.97	2.11	2.04	2.19	-0.39	-0.48	-0.31	c cc0
(b)									
Sáric	101	0.87	1.97	1.84	2.12	-0.56	-0.73	-0.38	0aaaa
Las Guásimas	101	0.91	2.00	1.89	2.13	-0.68	-0.83	-0.54	a0aaa
Cucurpe	101	0.96	2.04	1.95	2.12	-0.69	-0.80	-0.58	aa0aa
Masiaca	99	0.81	2.05	1.88	2.23	-0.43	-0.71	-0.16	aaa0a
El Dipo	97	0.95	2.07	1.98	2.16	-0.74	-0.84	-0.63	aaaa0
San Marcial	97	0.85	2.33	2.15	2.53	-1.02	-1.31	-0.72	0bbbbbb
Bahía Kino	99	0.87	2.40	2.23	2.58	-1.50	-1.76	-1.24	b0bbbbbb
La Primavera	100	0.93	2.40	2.27	2.53	-1.05	-1.22	-0.87	bb0bbbbbb
Cráter MacDougal	92	0.88	2.43	2.26	2.62	-0.94	-1.20	-0.68	bbb0bbbbbb
Winkelman	60	0.96	2.47	2.35	2.59	-1.15	-1.32	-0.97	bbbb0bbbb
El Orégano	92	0.79	2.49	2.26	2.74	-1.40	-1.77	-1.04	bbbbbb0bbbb
Caborca	101	0.89	2.53	2.37	2.70	-1.24	-1.46	-1.01	bbbbbb0bbbb
Rancho Lobos	98	0.72	2.66	2.39	2.96	-1.68	-2.09	-1.26	bbbbbb0bbbb
La Joyita	99	0.85	2.68	2.48	2.89	-1.55	-1.87	-1.23	bbbbbb0bb
Date Creek Ranch	59	0.92	2.73	2.53	2.94	-1.72	-2.03	-1.42	bbbbbb0b
Los Vidrios	97	0.84	2.73	2.52	2.97	-1.70	-2.02	-1.38	bbbbbb0
(c)									
Masiaca	88	0.50	1.60	1.37	1.86	0.19	-0.21	0.58	0aa
Cucurpe	39	0.75	1.61	1.36	1.90	-0.03	-0.47	0.41	a0a
Winkelman	37	0.68	1.86	1.54	2.26	-0.30	-0.90	0.31	bb0bbbbbb b
Cráter MacDougal	73	0.66	2.10	1.83	2.41	-0.54	-1.00	-0.08	b0bbbbbbbbb b
La Joyita	80	0.43	2.11	1.78	2.50	-0.71	-1.30	-0.12	bb0bbbbbbbbb
San Marcial	79	0.38	2.24	1.87	2.67	-0.99	-1.67	-0.31	bbb0bbbbbbbbb
Rancho Lobos	51	0.17	2.24	1.73	2.90	-1.08	-2.04	-0.13	bbbb0bbbbbbbbb
Los Vidrios	43	0.41	2.39	1.88	3.03	-1.17	-2.12	-0.22	bbbbbb0bbbbbbb
El Dipo	25	0.86	2.40	2.04	2.83	-1.30	-1.94	-0.67	bbbbbb0bbbbbb
El Orégano	50	0.46	2.47	2.00	3.06	-1.51	-2.39	-0.63	bbbbbb0bbbbbb
Caborca	51	0.66	2.50	2.12	2.95	-1.27	-1.92	-0.61	bbbbbb0bbbbbb
La Primavera	51	0.64	2.57	2.16	3.05	-1.41	-2.11	-0.71	bbbbbb0bbbbbb
Date Creek Ranch	37	0.77	2.64	2.23	3.11	-1.68	-2.40	-0.96	bbbbbb0bbbbb
Bahía Kino	29	0.26	2.90	2.07	4.04	-2.42	-4.16	-0.69	bbbbbb0bbbbb
Las Guásimas	25	0.31	3.12	2.19	4.43	-2.57	-4.43	-0.71	bbbbbb0bbbbb
Sáric	23	0.62	4.19	3.18	5.53	-4.01	-5.84	-2.17	cc0

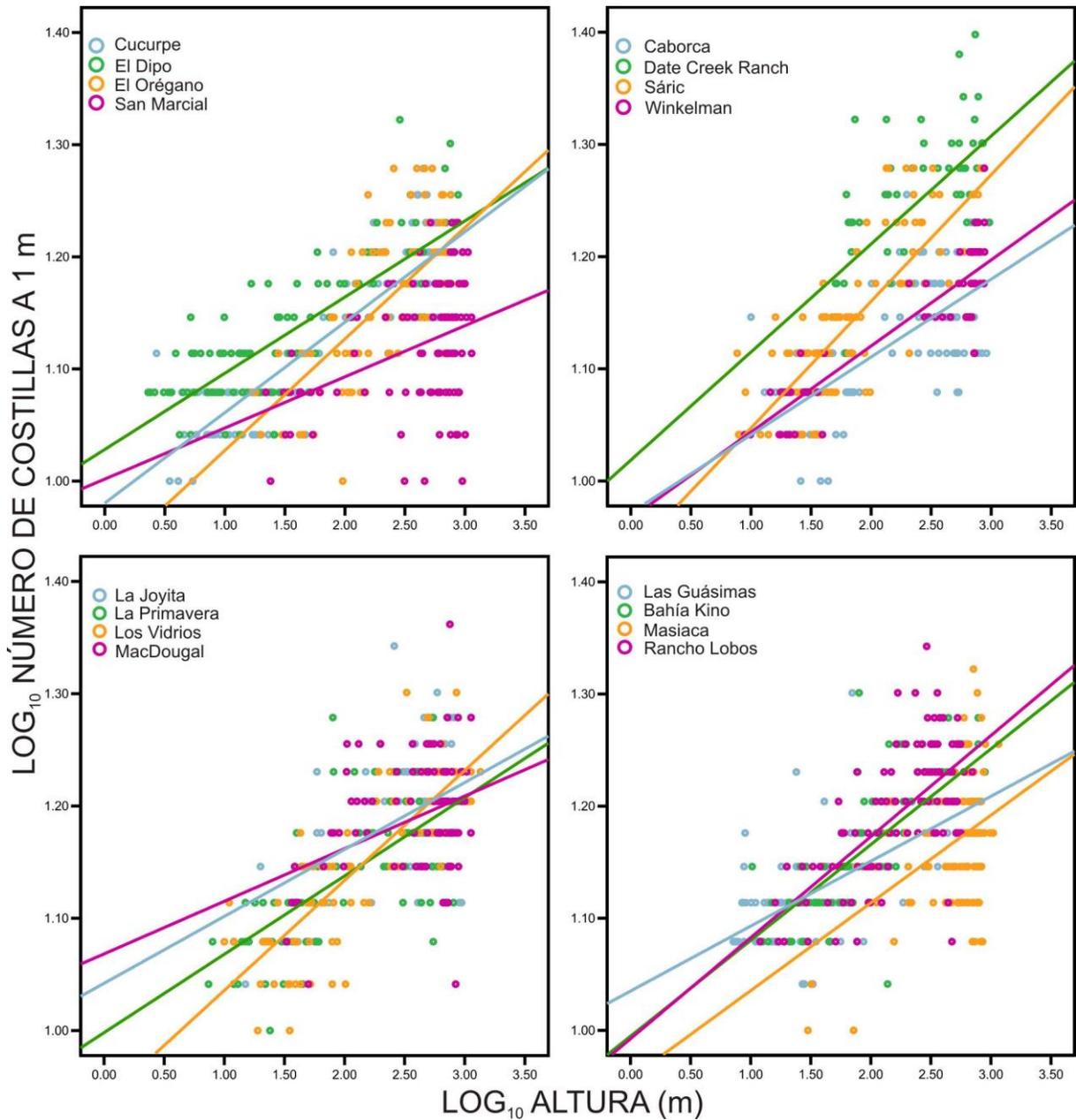


Figura 6.3. Variación entre sitios en la alometría de altura y número de brazos de 16 poblaciones de *Carnegiea gigantea*.

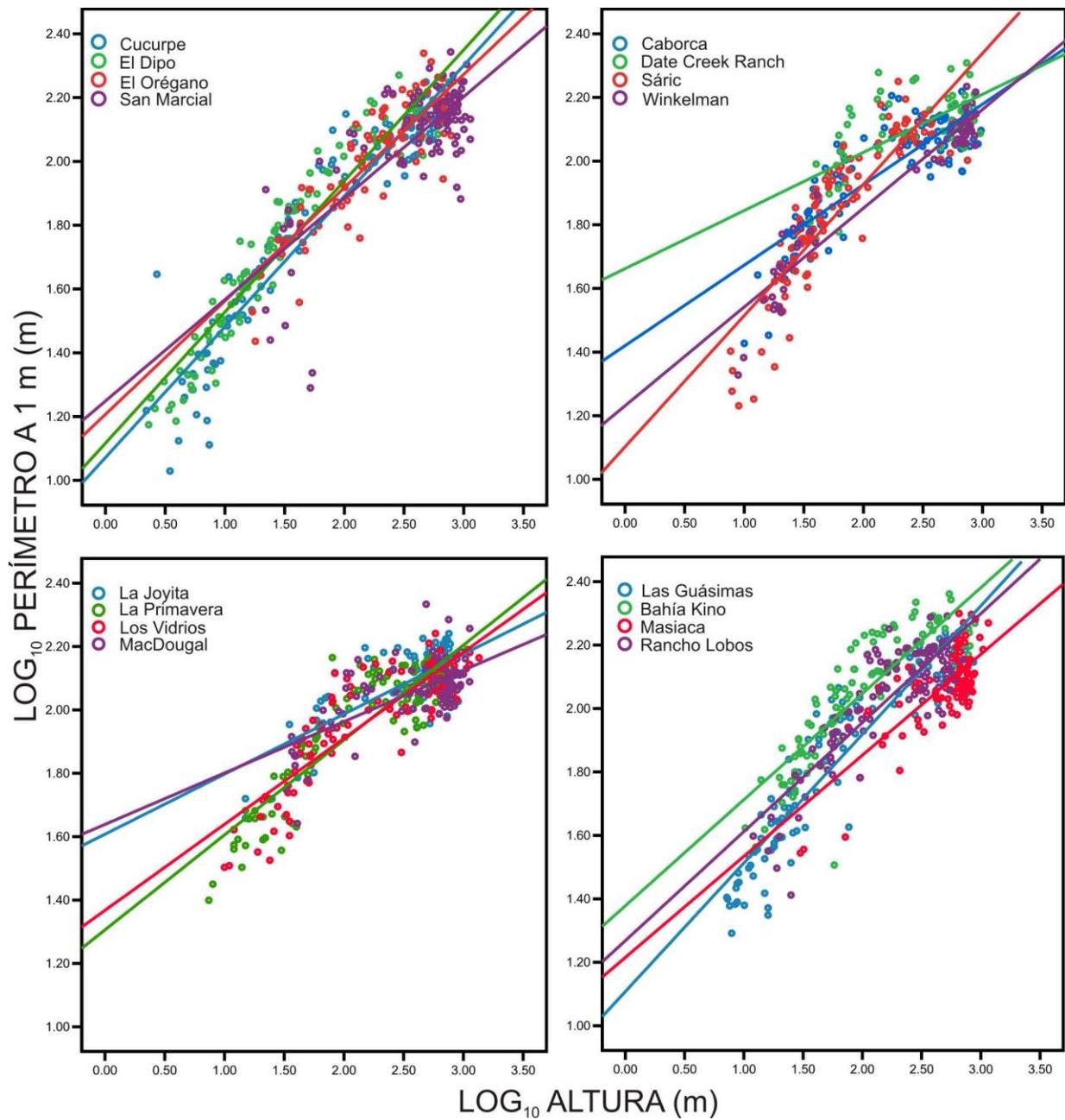


Figura 6.4. Variación entre sitios en la alometría de altura y perímetro a 1 metro de 16 poblaciones de *Carnegiea gigantea*.

Tabla 6.4. Ecuaciones alométricas para las características de tamaño y costilla con respecto al diámetro basal para las 16 poblaciones de *Carnegiea gigantea*

Sitio	Dbasal vs AnchC	Dbasal vs NC1m	Dbasal vs Nbrazos
Caborca	$y = 0.29 x^{0.464}$ $R^2 = 0.63^{***}$ N = 101	$y = 0.89 x^{0.20}$ $R^2 = 0.38^{***}$ N = 101	$y = -0.65 x^{0.585}$ $R^2 = 0.122^{***}$ N = 101
Cucurpe	$y = -0.09 x^{0.747}$ $R^2 = 0.84^{***}$ N = 102	$y = 0.92 x^{0.20}$ $R^2 = 0.69^{***}$ N = 102	$y = -0.30 x^{0.311}$ $R^2 = 0.078^{**}$ N = 102
Date Creek Ranch	$y = 0.48 x^{0.285}$ $R^2 = 0.25^{***}$ N = 59	$y = 0.94 x^{0.23}$ $R^2 = 0.50^{***}$ N = 59	$y = -1.33 x^{1.240}$ $R^2 = 0.662^{***}$ N = 59
El Dipo	$y = -0.10 x^{0.763}$ $R^2 = 0.82^{***}$ N = 103	$y = 0.97 x^{0.18}$ $R^2 = 0.63^{***}$ N = 103	$y = -0.46 x^{0.563}$ $R^2 = 0.37^{***}$ N = 103
El Orégano	$y = 0.10 x^{0.593}$ $R^2 = 0.61^{***}$ N = 94	$y = 0.79 x^{0.28}$ $R^2 = 0.45^{***}$ N = 93	$y = -1.19 x^{0.986}$ $R^2 = 0.21^{***}$ N = 94
Guásimas	$y = -0.03 x^{0.722}$ $R^2 = 0.81^{***}$ N = 101	$y = 0.98 x^{0.16}$ $R^2 = 0.47^{***}$ N = 101	$y = -0.19 x^{0.214}$ $R^2 = 0.11^{***}$ N = 101
Bahía de Kino	$y = 0.21 x^{0.576}$ $R^2 = 0.65^{***}$ N = 100	$y = 0.91 x^{0.21}$ $R^2 = 0.55^{***}$ N = 100	$y = -0.32 x^{0.281}$ $R^2 = 0.05^{**}$ N = 100
La Joyita	$y = 0.33 x^{0.403}$ $R^2 = 0.51^{***}$ N = 99	$y = 0.85 x^{0.24}$ $R^2 = 0.25^{***}$ N = 100	$y = -1.74 x^{1.359}$ $R^2 = 0.17^{***}$ N = 100
La Primavera	$y = 0.16 x^{0.542}$ $R^2 = 0.75^{***}$ N = 100	$y = 0.90 x^{0.21}$ $R^2 = 0.46^{***}$ N = 100	
Cráter MacDougal	$y = 0.44 x^{0.319}$ $R^2 = 0.43^{***}$ N = 93	$y = 0.91 x^{0.21}$ $R^2 = 0.15^{***}$ N = 93	$y = -1.57 x^{1.344}$ $R^2 = 0.27^{***}$ N = 93
Masiaca	$y = 0.20 x^{0.489}$ $R^2 = 0.61^{***}$ N = 99	$y = 0.75 x^{0.29}$ $R^2 = 0.18^{***}$ N = 99	
Los Vidrios	$y = 0.32 x^{0.414}$ $R^2 = 0.47^{***}$ N = 99	$y = 0.89 x^{0.22}$ $R^2 = 0.64^{***}$ N = 98	$y = -0.92 x^{0.91}$ $R^2 = 0.39^{***}$ N = 99
Rancho Lobos	$y = 0.07 x^{0.612}$ $R^2 = 0.65^{***}$ N = 101	$y = 0.86 x^{0.26}$ $R^2 = 0.43^{***}$ N = 101	$y = -0.50 x^{0.417}$ $R^2 = 0.09^{***}$ N = 101
San Marcial	$y = 0.15 x^{0.568}$ $R^2 = 0.60^{***}$ N = 99		$y = 0.53$ $R^2 = 0.01^{***}$ N = 100
Sáric	$y = 0.04 x^{0.675}$ $R^2 = 0.68^{***}$ N = 102	$y = 0.88 x^{0.26}$ $R^2 = 0.60^{***}$ N = 102	$y = -0.37 x^{0.395}$ $R^2 = 0.16^{***}$ N = 102
Winkelman	$y = 0.20 x^{0.474}$ $R^2 = 0.86^{***}$ N = 60	$y = 0.94 x^{0.16}$ $R^2 = 0.81^{***}$ N = 60	$y = -0.83 x^{0.951}$ $R^2 = 0.68^{***}$ N = 60

NOTA: Valor de significancia: * P < 0.005, **P < 0.01, *** P < 0.005.

Tabla 6.5. Ecuaciones alométricas para las características de tamaño y costillas con respecto a la altura para las 16 poblaciones estudiadas de *Carnegiea gigantea*.

Sitio	ALT vs Dbasal	ALT vs D1m	ALT vs Dmax	ALT vs Nbrazos	ALT vs NC1m	ALT vs NC2b	ALT vs Pertot1
Caborca	$y = 0.04 x^{0.5296}$ $R^2 = 0.94^{***}$ N = 101	$y = 0.49 x^{0.395}$ $R^2 = 0.89^{***}$ N = 101	$y = 0.51 x^{0.400}$ $R^2 = 0.66^{***}$ N = 51	$y = -0.62 x^{0.310}$ $R^2 = 0.16^{***}$ N = 101	$y = 0.89 x^{0.105}$ $R^2 = 0.44^{***}$ N = 101		$y = 1.31 x^{0.302}$ $R^2 = 0.70^{***}$ N = 101
Cucurpe	$y = 0.19 x^{0.473}$ $R^2 = 0.97^{***}$ N = 102	$y = 0.34 x^{0.491}$ $R^2 = 0.95^{***}$ N = 101	$y = 0.02 x^{0.622}$ $R^2 = 0.75^{***}$ N = 39	$y = -0.24 x^{0.147}$ $R^2 = 0.12^*$ N = 102	$y = 0.92 x^{0.093}$ $R^2 = 0.75^{***}$ N = 102	$y = 0.90 x^{0.128}$ $R^2 = 0.41^{***}$ N = 101	$y = 1.03 x^{0.432}$ $R^2 = 0.90^{**}$ N = 102
Date Creek Ranch	$y = -0.10 x^{0.595}$ $R^2 = 0.96^{***}$ N = 59	$y = 0.63 x^{0.366}$ $R^2 = 0.92^{***}$ N = 59	$y = 0.64 x^{0.380}$ $R^2 = 0.76^{***}$ N = 37	$y = -1.45 x^{0.738}$ $R^2 = 0.532^{***}$ N = 59	$y = 1.00 x^{0.140}$ $R^2 = 0.47^{***}$ N = 59	$y = 0.58 x^{0.302}$ $R^2 = 0.18^{**}$ N = 56	$y = 1.46 x^{0.270}$ $R^2 = 0.46^{***}$ N = 59
El Dipo	$y = 0.19 x^{0.483}$ $R^2 = 0.95^{***}$ N = 103	$y = 0.36 x^{0.483}$ $R^2 = 0.95^{***}$ N = 97	$y = 0.54 x^{0.416}$ $R^2 = 0.86^{***}$ N = 25	$y = -0.36 x^{0.272}$ $R^2 = 0.60^{***}$ N = 11	$y = 0.82 x^{0.085}$ $R^2 = 0.63^{***}$ N = 103	$y = 0.92 x^{0.138}$ $R^2 = 0.48^{***}$ N = 103	$y = 1.09 x^{0.431}$ $R^2 = 0.91^{***}$ N = 103
El Orégano	$y = 0.09 x^{0.523}$ $R^2 = 0.86^{***}$ N = 94	$y = 0.56 x^{0.402}$ $R^2 = 0.78^{***}$ N = 92	$y = 0.61 x^{0.404}$ $R^2 = 0.46^{***}$ N = 50	$y = -1.10 x^{0.516}$ $R^2 = 0.11^{***}$ N = 92	$y = 0.99 x^{0.147}$ $R^2 = 0.46^{***}$ N = 93	$y = 0.69 x^{0.210}$ $R^2 = 0.04^*$ N = 94	$y = 1.08 x^{0.410}$ $R^2 = 0.75^{***}$ N = 93
Guásimas	$y = 0.07 x^{0.529}$ $R^2 = 0.92^{***}$ N = 101	$y = 0.34 x^{0.402}$ $R^2 = 0.91^{***}$ N = 101	$y = 0.82 x^{0.321}$ $R^2 = 0.31^{***}$ N = 25	$y = -0.18 x^{0.113}$ $R^2 = 0.19^{***}$ N = 101	$y = 0.94 x^{0.085}$ $R^2 = 0.46^{***}$ N = 101	$y = 0.84 x^{0.189}$ $R^2 = 0.47^{***}$ N = 101	$y = 1.05 x^{0.438}$ $R^2 = 0.86^{***}$ N = 101
Bahía Kino	$y = 0.10 x^{0.532}$ $R^2 = 0.95^{***}$ N = 100	$y = 0.63 x^{0.417}$ $R^2 = 0.87^{***}$ N = 99	$y = 0.84 x^{0.345}$ $R^2 = 0.26^{***}$ N = 29	$y = -0.29 x^{0.149}$ $R^2 = 0.104^{**}$ N = 100	$y = 0.89 x^{0.114}$ $R^2 = 0.56^{***}$ N = 100	$y = 0.84 x^{0.175}$ $R^2 = 0.27^{***}$ N = 100	$y = 1.27 x^{0.389}$ $R^2 = 0.74^{***}$ N = 100
La Joyita	$y = 0.17 x^{0.488}$ $R^2 = 0.92^{***}$ N = 100	$y = 0.58 x^{0.373}$ $R^2 = 0.85^{***}$ N = 99	$y = 0.34 x^{0.474}$ $R^2 = 0.43^{***}$ N = 80	$y = -1.52 x^{0.664}$ $R^2 = 0.18^{***}$ N = 100	$y = 0.93 x^{0.118}$ $R^2 = 0.25^{***}$ N = 100	$y = 0.54 x^{0.288}$ $R^2 = 0.20^{***}$ N = 100	$y = 1.42 x^{0.261}$ $R^2 = 0.52^{***}$ N = 99
La Primavera	$y = 0.14 x^{0.491}$ $R^2 = 0.96^{***}$ N = 100	$y = 0.44 x^{0.417}$ $R^2 = 0.93^{***}$ N = 100	$y = 0.55 x^{0.390}$ $R^2 = 0.64^{***}$ N = 51		$y = 0.88 x^{0.102}$ $R^2 = 0.47^{***}$ N = 100	$y = 0.81 x^{0.169}$ $R^2 = 0.08^*$ N = 100	$y = 1.23 x^{0.337}$ $R^2 = 0.80^{***}$ N = 100
Cráter MacDougal	$y = -0.11 x^{0.566}$ $R^2 = 0.93^{***}$ N = 93	$y = 0.39 x^{0.412}$ $R^2 = 0.88^{***}$ N = 92	$y = 0.26 x^{0.476}$ $R^2 = 0.66^{***}$ N = 73	$y = -1.72 x^{0.761}$ $R^2 = 0.22^{***}$ N = 93	$y = 0.68 x^{0.119}$ $R^2 = 0.15^{***}$ N = 93		$y = 1.43 x^{0.245}$ $R^2 = 0.45^{***}$ N = 93
Masiaca	$y = -0.26 x^{0.628}$ $R^2 = 0.89^{***}$ N = 99	$y = 0.21 x^{0.488}$ $R^2 = 0.81^{***}$ N = 99	$y = -0.12 x^{0.627}$ $R^2 = 0.50^{***}$ N = 88		$y = 0.90 x^{0.183}$ $R^2 = 0.18^{***}$ N = 99		$y = 0.96 x^{0.414}$ $R^2 = 0.60^{***}$ N = 99
Los Vidrios	$y = 0.03 x^{0.540}$ $R^2 = 0.94^{***}$ N = 99	$y = 0.62 x^{0.366}$ $R^2 = 0.83^{***}$ N = 97	$y = 0.49 x^{0.419}$ $R^2 = 0.41^{***}$ N = 43	$y = -0.90 x^{0.492}$ $R^2 = 0.37^{***}$ N = 99	$y = 0.89 x^{0.117}$ $R^2 = 0.65^{***}$ N = 98	$y = 0.18 x^{0.185}$ $R^2 = 0.14^{***}$ N = 98	$y = 1.30 x^{0.306}$ $R^2 = 0.67^{***}$ N = 98
Rancho Lobos	$y = 0.12 x^{0.516}$ $R^2 = 0.92^{***}$ N = 101	$y = 0.63 x^{0.376}$ $R^2 = 0.72^{***}$ N = 98	$y = 0.48 x^{0.446}$ $R^2 = 0.17^{***}$ N = 51	$y = -0.45 x^{0.215}$ $R^2 = 0.09^{***}$ N = 101	$y = 0.82 x^{0.135}$ $R^2 = 0.45^{***}$ N = 101	$y = 0.32 x^{0.315}$ $R^2 = 0.07^*$ N = 101	$y = 1.13 x^{0.406}$ $R^2 = 0.72^{***}$ N = 101
San Marcial	$y = -0.25 x^{0.642}$ $R^2 = 0.92^{***}$ N = 99	$y = 0.44 x^{0.429}$ $R^2 = 0.84^{***}$ N = 97	$y = 0.44 x^{0.447}$ $R^2 = 0.38^{***}$ N = 79	$y = -1.83 x^{0.899}$ $R^2 = 0.34^{***}$ N = 100	$y = 0.88 x^{0.115}$ $R^2 = 0.16^{***}$ N = 100		$y = 1.02 x^{0.409}$ $R^2 = 0.61^{***}$ N = 100
Sáric	$y = 0.01 x^{0.545}$ $R^2 = 0.89^{***}$ N = 102	$y = 0.28 x^{0.507}$ $R^2 = 0.87^{***}$ N = 101	$y = 0.96 x^{0.239}$ $R^2 = 0.62^{***}$ N = 23	$y = -0.37 x^{0.215}$ $R^2 = 0.23^{***}$ N = 102	$y = 0.95 x^{0.141}$ $R^2 = 0.64^{***}$ N = 102	$y = 0.20 x^{0.198}$ $R^2 = 0.555^{***}$ N = 102	$y = 1.00 x^{0.471}$ $R^2 = 0.77^{***}$ N = 102
Winkelman	$y = 0.06 x^{0.528}$ $R^2 = 0.97^{***}$ N = 60	$y = 0.46 x^{0.405}$ $R^2 = 0.96^{***}$ N = 60	$y = 0.16 x^{0.537}$ $R^2 = 0.68^{***}$ N = 37	$y = -0.77 x^{0.502}$ $R^2 = 0.55^{***}$ N = 60	$y = 0.96 x^{0.086}$ $R^2 = 0.80^{***}$ N = 60		$y = 1.20 x^{0.325}$ $R^2 = 0.91^{***}$ N = 60

NOTA: Valor de significancia: * $P < 0.005$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.005$.

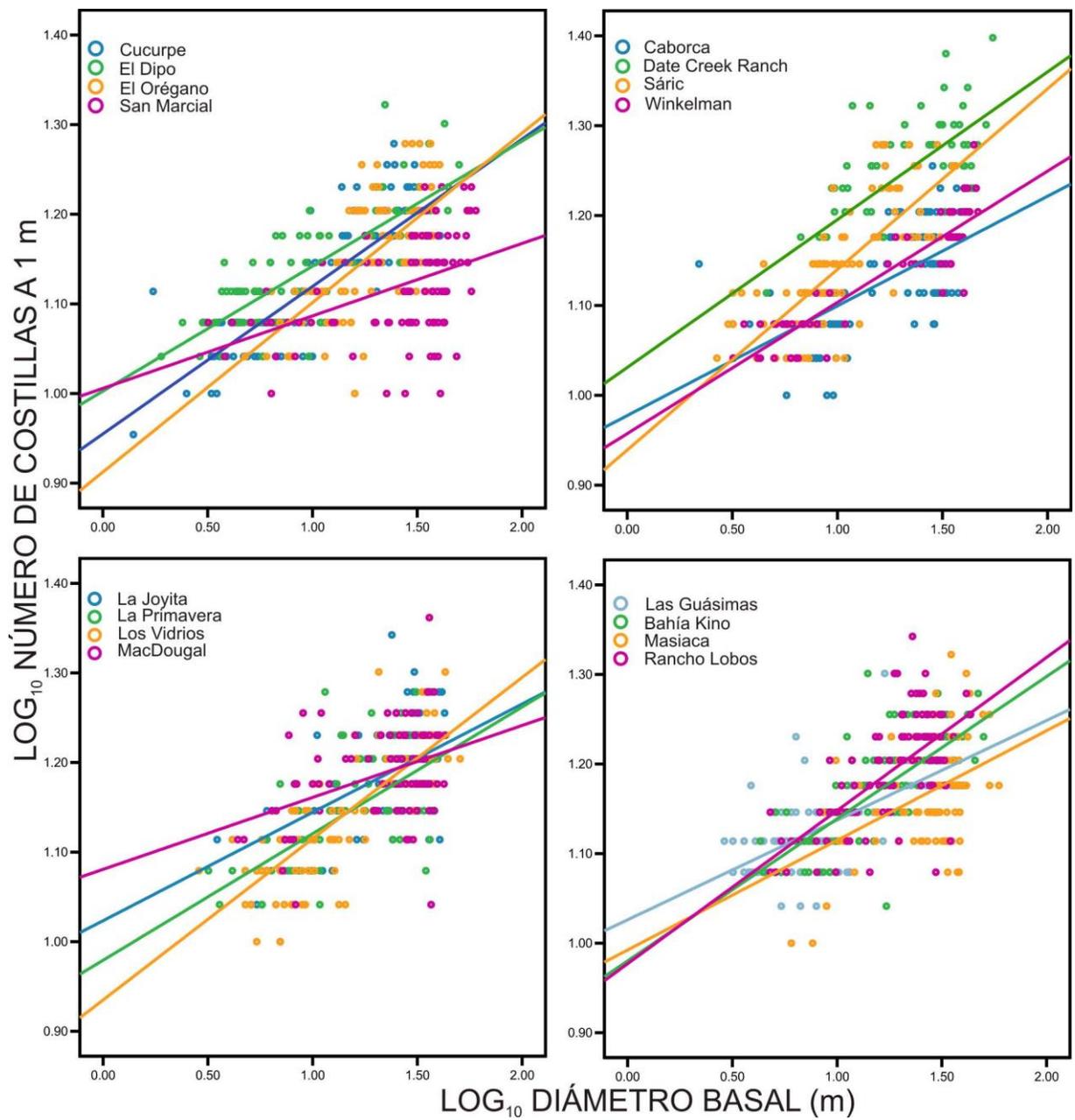


Figura 6.5. Variación entre sitios en la alometría de diámetro basal y número de costillas de 16 poblaciones de *Carnegiea gigantea*.

6.2.1.1. Correlaciones de los coeficientes alométricos con factores ambientales y espaciales

A pesar de la variación significativa entre poblaciones en los coeficientes alométricos, solamente en algunos casos se encontró una asociación con algunos factores ambientales. Ni la latitud ni la longitud explican algún patrón geográfico para ninguno de los coeficientes alométricos examinados. Tampoco se aprecia relación con el índice de continentalidad expresado como la distancia a la costa más cercana, o como la distancia al supuesto “óptimo” de crecimiento en las inmediaciones de Tucson, Arizona (Tabla 6.6). Sin embargo, existe una correlación positiva entre la precipitación anual y el coeficiente alométrico de altura contra diámetro a 1 m. También hay correlaciones significativas de la temperatura máxima de noviembre a abril con los coeficientes de altura y perímetro total, y de diámetro basal y número de costillas a 1 m, y negativas de las máximas y mínimas promedio de estos mismos meses de la época de secas con el coeficiente alométrico de diámetro basal y número de brazos (Tabla 6.6). La pedregosidad de los sitios también parece afectar el coeficiente que describe la relación entre la altura total y el número de brazos.

Tabla 6.6. Correlaciones de los coeficientes alométricos con factores ambientales y espaciales.

				Precipitación			Temperatura					Textura del suelo	Pedregosidad	Riqueza de especies	Distancia a Tucson	Distancia a la costa
	Latitud norte	Longitud oeste	Elevación	Noviembre-Abril	Mayo-Octubre	Anual	Noviembre-Abril		Mayo-Octubre		Anual					
							Máxima	Mínima	Máxima	Mínima						
Altura vs Diámetro basal	0.02	-0.06	-0.19	0.11	0.30	0.23	0.13	-0.07	0.04	0.02	0.01	-0.07	0.21	0.11	0.49	0.00
Altura vs Diámetro a 1m	-0.12	-0.28	0.42	0.39	0.42	0.57	0.23	0.17	-0.15	-0.11	0.06	-0.25	0.05	0.06	0.03	0.03
Altura vs Diámetro máximo	0.16	0.03	0.09	-0.17	0.42	0.23	-0.14	-0.04	-0.11	0.05	-0.24	0.13	-0.08	-0.18	0.17	0.11
Altura vs No. de brazos	0.01	-0.17	0.05	0.01	0.01	0.00	-0.33	-0.47	0.15	-0.15	-0.29	0.27	0.54	0.15	-0.19	0.35
Altura vs perímetro total a 1m	-0.30	-0.29	0.08	0.19	0.44	0.49	0.62	0.44	-0.11	0.04	0.41	-0.41	-0.16	0.25	0.29	-0.16
Diámetro basal vs No. brazos	0.24	0.10	0.26	0.01	-0.43	-0.34	-0.58	-0.50	0.12	-0.15	-0.38	0.46	0.38	-0.18	-0.41	0.39
Diámetro basal vs costillas a 1m	0.29	0.44	0.18	0.07	-0.39	-0.30	-0.20	0.27	-0.13	0.24	0.02	0.03	-0.15	-0.38	0.04	-0.06
Diámetro basal vs ancho costilla	-0.38	-0.34	0.10	0.07	0.33	0.37	0.55	0.37	-0.08	-0.02	0.37	-0.33	-0.20	0.29	0.08	-0.18

6.2.2. Características morfológicas de los individuos adultos

Existe una notable diferenciación entre poblaciones para las características de tamaño, y para el número y disposición de las costillas, espinas y aréolas en los individuos adultos (Tabla 6.7, Tabla 6.8).

Tabla 6.7. Análisis de varianza de las variables morfológicas de altura, número de costillas a 1 m, promedio del ancho de una costilla, diámetro basal y del promedio de la distancia entre aréolas de *Carnegiea gigantea*.

		Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F
Altura total	Entre Poblaciones	5255904.22	15	350393.61	23.68
	Dentro de poblaciones	3314413.10	224	14796.49	
	Total	8570317.32	239		
Nº de costillas a 1m	Entre Poblaciones	314.56	15	20.97	7.65
	Dentro de poblaciones	614.40	224	2.74	
	Total	928.96	239		
Promedio ancho de una costilla	Entre Poblaciones	162.58	15	10.84	9.85
	Dentro de poblaciones	246.49	224	1.10	
	Total	409.06	239		
Diámetro basal	Entre Poblaciones	7173.39	15	478.23	18.00
	Dentro de poblaciones	5952.72	224	26.57	
	Total	13126.11	239		
Promedio distancia entre aréolas	Entre Poblaciones	7.12	15	0.47	9.27
	Dentro de poblaciones	10.82	211	0.05	
	Total	17.94	226		

Nota: todos los valores son significativos al $p < 0.001$.

6.2.2.1. Tamaño

Una selección de los 15 individuos más grandes de cada población muestra que existen poblaciones donde los individuos adultos apenas alcanzan una altura de aproximadamente 5 metros como en Sáric y Cucurpe, mientras que otras poblaciones, ampliamente separadas espacialmente como las de San Marcial, Cráter MacDougal, Masiaca y Los Vidrios, presentan estaturas promedio de adultos cercanas a los 10 metros (Tabla 6.8).

Tabla 6.8. Características morfológicas de los promedios de altura total, número de costillas a 1m de altura y a la segunda bifurcación, altura a la que se presenta la segunda bifurcación, diámetro basal y máximo, número de brazos, ancho costilla, número de espinas centrales y radiales, longitud de la espina mas larga, forma de aréola y distancia entre aréolas para los 15 individuos de mayor altura de cada población estudiada de *Carnegiea gigantea*.

SITIOS	ALT	NC1m	NC2b	AltC2b	Dbasal	Dmax	Nbrazos	AnchC	NEspC	NEspR	Lesp	Aare	Lare	Fare	Dare
Caborca	736 ± 25.34	14.6 ± 0.38	17.9 ± 0.43	172.5 ± 8.43	33.4 ± 0.90	42.7 ± 0.85	2.3 ± 0.57	8.42 ± 0.37	5.23 ± 1.91	13.77 ± 5.13	2.50 ± 0.74	0.71 ± 0.09	0.94 ± 0.16	1.33 ± 0.25	0.79 ± 0.19
Cucurpe	524 ± 12.30	15.8 ± 0.43	18.9 ± 0.36	164.8 ± 7.42	29.9 ± 0.92	50.0 ± 1.28	1.2 ± 0.37	8.85 ± 0.20	5.17 ± 0.99	15.90 ± 4.05	2.78 ± 0.85	0.80 ± 0.11	1.08 ± 0.17	1.35 ± 0.17	0.80 ± 0.20
Date Creek Ranch	761 ± 21.96	19.1 ± 0.61	22.6 ± 0.58	151.4 ± 5.13	42.1 ± 1.45	52.3 ± 1.20	6.1 ± 0.78	7.61 ± 0.22	6.92 ± 2.03	27.38 ± 12.23	3.22 ± 0.68	0.92 ± 0.14	1.11 ± 0.22	1.20 ± 0.15	0.49 ± 0.20
El Dipo	608 ± 43.16	16.3 ± 0.46	19.1 ± 0.45	158.3 ± 6.60	35.3 ± 2.02	49.4 ± 1.75	4.3 ± 0.57	8.78 ± 0.22	5.93 ± 1.19	18.17 ± 6.31	2.55 ± 0.50	0.79 ± 0.12	1.07 ± 0.18	1.36 ± 0.23	0.92 ± 0.18
El Orégano	699 ± 17.92	15.6 ± 0.42	19.5 ± 0.50	230.7 ± 15.00	35.8 ± 0.90	54.8 ± 1.43	2.4 ± 0.46	9.21 ± 0.29	5.57 ± 1.40	16.40 ± 5.55	3.57 ± 0.80	0.84 ± 0.14	1.02 ± 0.14	1.23 ± 0.18	0.85 ± 0.17
Las Guásimas	589 ± 37.54	15.7 ± 0.36	19.1 ± 0.52	171.7 ± 10.76	32.0 ± 0.81	50.8 ± 1.86	0.9 ± 0.26	9.25 ± 0.30	5.90 ± 1.15	21.70 ± 9.00	2.25 ± 0.30	0.83 ± 0.20	0.98 ± 0.27	1.19 ± 0.22	0.84 ± 0.14
Bahía Kino	664 ± 33.12	16.7 ± 0.41	20.4 ± 0.52	185.2 ± 11.38	39.4 ± 1.51	60.3 ± 1.67	0.7 ± 0.32	10.2 ± 0.36	6.47 ± 1.59	19.00 ± 5.40	3.42 ± 0.94	0.84 ± 0.12	1.00 ± 0.21	1.19 ± 0.18	0.87 ± 0.21
La Joyita	821 ± 26.51	16.3 ± 0.45	21.4 ± 0.90	165.9 ± 9.70	37.3 ± 0.82	48.1 ± 1.22	4.1 ± 0.56	8.72 ± 0.21	5.97 ± 0.93	23.27 ± 5.70	3.44 ± 0.73	0.87 ± 0.14	1.10 ± 0.21	1.27 ± 0.14	1.06 ± 0.26
La Primavera	702 ± 32.65	14.9 ± 0.24	17.9 ± 0.40	163.7 ± 6.31	32.3 ± 0.96	45.0 ± 0.93	0.6 ± 0.19	8.28 ± 0.20	5.73 ± 1.28	17.43 ± 7.84	3.07 ± 0.82	0.82 ± 0.11	1.09 ± 0.16	1.34 ± 0.22	0.80 ± 0.16
Los Vidrios	860 ± 54.73	16.5 ± 0.34	21.7 ± 0.69	193.3 ± 10.33	39.2 ± 1.22	48.2 ± 0.69	3.9 ± 0.70	8.13 ± 0.17	9.04 ± 3.02	18.71 ± 7.12	3.92 ± 1.05	0.82 ± 0.15	0.98 ± 0.11	1.23 ± 0.28	0.75 ± 0.15
Cráter MacDougal	941 ± 24.56	15.9 ± 0.51	19.1 ± 0.57	157.9 ± 8.21	36.0 ± 0.84	45.7 ± 1.25	3.8 ± 1.13	8.26 ± 0.18	6.57 ± 2.22	23.30 ± 12.58	3.12 ± 0.80	0.88 ± 0.13	1.21 ± 0.26	1.36 ± 0.19	0.93 ± 0.26
Masiaca	882 ± 26.66	15.2 ± 0.55	18.6 ± 0.78	213.3 ± 30.67	41.2 ± 2.24	52.2 ± 3.08	7.3 ± 1.06	9.25 ± 0.29	5.47 ± 1.39	16.27 ± 5.65	2.58 ± 0.58	0.76 ± 0.15	0.88 ± 0.11	1.16 ± 0.14	1.07 ± 0.21
Rancho Lobos	534 ± 14.80	16.7 ± 0.33	19.8 ± 0.46	154.2 ± 3.98	31.4 ± 1.09	45.7 ± 1.48	1.0 ± 0.34	8.62 ± 0.26	5.40 ± 1.51	18.50 ± 9.47	3.14 ± 1.01	0.83 ± 0.17	1.11 ± 0.18	1.36 ± 0.17	0.56 ± 0.20
San Marcial	982 ± 20.38	13.7 ± 0.48	16.3 ± 0.75	211.4 ± 16.96	49.4 ± 1.78	57.5 ± 2.20	10.5 ± 1.38	10.6 ± 0.48	4.83 ± 1.42	16.67 ± 6.91	2.38 ± 0.74	0.88 ± 0.12	1.07 ± 0.18	1.21 ± 0.16	1.18 ± 0.49
Sáric	471 ± 53.64	16.9 ± 0.38	20.4 ± 0.60	149.4 ± 5.77	26.0 ± 1.63	38.1 ± 0.97	1.1 ± 0.40	7.28 ± 0.14	5.67 ± 0.88	16.97 ± 3.63	3.34 ± 1.05	0.76 ± 0.12	0.95 ± 0.17	1.26 ± 0.28	0.99 ± 0.16
Winkelman	800 ± 15.06	15.9 ± 0.35	19.6 ± 0.51	194.3 ± 10.43	40.2 ± 0.97	52.1 ± 1.49	5.3 ± 0.69	8.45 ± 0.21	4.37 ± 1.74	15.63 ± 7.29	2.55 ± 1.00	0.83 ± 0.11	1.10 ± 0.22	1.33 ± 0.20	0.68 ± 0.16

Nota: Los datos muestran el promedio ± un error estándar. Todos los valores están expresadas en centímetros. Para cada variable se muestra en color rojo el valor promedio mas alto y en color azul el de menor promedio.

En términos de diámetro basal, a 1 metro de altura y diámetro máximo, algunas poblaciones presentan adultos con una acentuada forma de clava como Cucurpe y Las Guásimas, mientras que la forma cilíndrica es común en poblaciones como San Marcial, Masiaca y Date Creek Ranch. Estas últimas poblaciones se distinguen por ser casi tan gruesas en la base como en las partes superiores.

6.2.2.2. Costillas

El número de costillas a un metro de altura es muy variable, desde poblaciones con un promedio de 14-15 costillas (San Marcial y Masiaca), hasta 19 costillas en Date Creek Ranch (Tabla 6.8). Mientras que el número de costillas en el punto donde se bifurcan por tercera vez (un valor cercano al máximo de costillas posible en un individuo) varía desde 16 hasta 23 costillas en estas mismas poblaciones. La altura a la cual ocurre la tercera bifurcación de costillas ocurre alrededor de 1.6 metros en la mayoría de las poblaciones y es significativamente más alto en las poblaciones localizadas hacia el sur como El Orégano, Masiaca y San Marcial. En estas últimas tres poblaciones, también se encontró la mayor anchura de costillas, mientras que las costillas menos profundas se encuentran en las poblaciones de Sáric y Date Creek Ranch (Tabla 6.8).

6.2.2.3. Espinas y aréolas

El número de espinas centrales varía desde 4.4 hasta 8.4, aunque la mayoría de las poblaciones presenta entre 5 y 6 espinas, la población con el mayor número de espinas centrales es la de Los Vidrios ya que contiene casi el doble de espinas que la de Winkelman. Las espinas radiales más numerosas se encuentran en las poblaciones más hacia el noroeste en: Date Creek Ranch, La Joyita y Cráter MacDougal. Estas poblaciones tienen más de 23 espinas radiales, mientras que las más escasas están en la población de Winkelman, localizada en el extremo noreste del ámbito de distribución donde sólo presentan poco más de 15 espinas radiales en promedio (Tabla 6.8). Las espinas más largas fueron las centrales salvo raros casos donde alguna radial podría ser tanto o ligeramente más larga. En siete poblaciones se presentan espinas largas con una longitud mayor de 30 mm, y en Caborca, Las Guásimas y San Marcial son relativamente pequeñas con alrededor de 22 mm de longitud. La distancia entre aréolas

es también muy diversa, desde poblaciones con aréolas muy poco separadas como en Date Creek Ranch y Rancho Lobos, hasta poblaciones con aréolas ampliamente dispersas como sucede en San Marcial, Masiaca y La Joyita.

Un mayor número de costillas con aréolas poco separadas, permite una mayor densidad de aréolas y espinas por unidad de área. Asimismo, espinas más numerosas y grandes ofrecen mayor protección al ataque de herbívoros. Al combinar los valores normalizados respecto al máximo de cada uno de estos rasgos, las poblaciones del noroeste de la distribución resultan las poblaciones mejor defendidas (Tabla 5.9). Asimismo, destacan Caborca y Winkelman como las poblaciones con la menor densidad de espinas.

Tabla 6.9. Índice de defensa expresado como la suma de los valores normalizados del número máximo de costillas, número y tamaño de espinas centrales y radiales y distancia entre aréolas. El valor máximo posible para el índice es 5.

Población	Costillas	Espinas Centrales	Espinas Radiales	Longitud Espinas	Distancia aréolas	Índice de Defensa
Caborca	0.78	0.58	0.50	0.64	0.67	3.17
Cucurpe	0.83	0.57	0.58	0.71	0.68	3.37
Date Creek Ranch	1.00	0.77	1.00	0.82	0.42	4.00
El Dipo	0.83	0.66	0.66	0.65	0.78	3.58
El Orégano	0.83	0.62	0.60	0.91	0.72	3.67
Las Guasimas	0.83	0.65	0.79	0.57	0.71	3.56
Bahía de Kino	0.87	0.72	0.69	0.87	0.74	3.89
La Joyita	0.91	0.66	0.85	0.88	0.90	4.20
La Primavera	0.78	0.63	0.64	0.78	0.68	3.51
Los Vidrios	0.96	1.00	0.68	1.00	0.64	4.28
MacDougal	0.83	0.73	0.85	0.80	0.79	3.99
Masiaca	0.78	0.61	0.59	0.66	0.91	3.55
Rancho Lobos	0.87	0.60	0.68	0.80	0.47	3.42
San Marcial	0.70	0.53	0.61	0.61	1.00	3.45
Sáric	0.87	0.63	0.62	0.85	0.84	3.81
Winkelman	0.87	0.48	0.57	0.65	0.58	3.15

6.2.3. Correlaciones entre características morfológicas de los individuos adultos

6.2.3.1. Tamaño

Las características de tamaño de los individuos adultos están en general bien correlacionadas entre si. Destaca la estrecha y altamente significativa relación entre la altura y el diámetro basal y del diámetro basal con el número de brazos en los individuos adultos (Tabla 6.10). Las características morfológicas mejor y más

ampliamente relacionadas con el tamaño de los individuos adultos son las alturas a las cuales ocurre la primera y segunda bifurcación de las costillas y la anchura de las costillas. También las aréolas tienden a ser mas largas conforme se incrementa el diámetro, lo que explica las correlaciones de forma y longitud de las aréolas con el diámetro a 1 m de altura.

6.2.3.2. Costillas, espinas y aréolas

La anchura de las costillas está bien correlacionada con otras características de costillas como el número a 1 m, y con el número y alturas a la primera y segunda bifurcación (Tabla 6.10). El número de espinas radiales en cada aréola se correlaciona positivamente con el número de costillas, y las centrales sólo con el número de costillas en la segunda bifurcación, al igual que la longitud promedio de las espinas. Finalmente, como se mencionó anteriormente el diámetro esta correlacionado con la longitud y forma de las aréolas.

6.2.4. *Correlaciones de la morfología de los individuos adultos con factores ambientales*

La altura promedio de los individuos adultos no muestra correlación alguna con los diversos factores climáticos, edafológicos y espaciales. Lo mismo sucede con los diámetros (Tabla 6.10). Esto es, los principales factores de tamaño de los individuos adultos se comportan de manera independiente del ambiente. Paralelamente, las características de costillas presentan una asociación laxa, pero significativa, con diversos parámetros ambientales.

El número de costillas a un metro de altura, y las costillas que se añaden conforme se incrementa la altura del individuo, están correlacionadas negativamente con la temperatura máxima de los meses de invierno-primavera y también con la riqueza de especies de los sitios. En este último caso, probablemente porque tanto el número de costillas como la riqueza de especies son variables que dependen de la temperatura máxima de la época de secas.

Es notable la correlación significativa del número de costillas observada en la segunda adición de costillas con la latitud Norte y la longitud Oeste que indica que conforme se avanza hacia el norte o hacia el oeste, se incrementa el número de costillas en los individuos adultos. Sólo para la característica del segundo incremento en número de costillas existe también una correlación negativa con la precipitación

veraniega (Tabla 6.10). La altura a la cual se añaden estas nuevas costillas es cada vez mayor conforme se incrementa la precipitación veraniega y también conforme aumentan las temperaturas máximas de la época de aguas y de secas. Consecuentemente, la anchura de las costillas disminuye al aumentar la latitud, la elevación y la precipitación de invierno-primavera, y muestra una asociación positiva, con el mayor coeficiente de correlación observado en la tabla, con la temperatura máxima en la época de secas (Tabla 6.10). Finalmente, la distancia entre las aréolas se incrementa con la temperatura máxima durante la época de aguas y con la temperatura promedio anual.

Se consideró relevante correlacionar las variables morfológicas de los adultos con un índice de continentalidad: la distancia en kilómetros a la costa más cercana. Además, ya que la literatura indica que las cercanías de Tucson, Arizona reúne las condiciones “óptimas” para el crecimiento del saguaro (Steenberg y Lowe, 1983; Drezner, 2003), se hizo un índice basado en la distancia de cada población a esta localidad. A pesar de que la distancia de la costa es la variable mejor correlacionada con los diferentes factores ambientales, en ningún caso se detectó un patrón significativo de correlación con alguna de las variables morfológicas de los sahuaros. La distancia respecto al “óptimo” muestra correlaciones positivas significativas con el diámetro a 1 m y con el diámetro máximo, con la altura a la primera agregación y con la anchura de las costillas, y negativas con la forma de las aréolas (Tabla 6.10). Destaca de estos resultados la asociación positiva con el número y longitud de las espinas, esto es entre mayor es el número de costillas mas numerosos y grandes son las espinas. Asimismo, los individuos con más costillas presentan una menor distancia entre las aréolas y una menor profundidad de costilla.

Tabla 6.10. Correlaciones de Pearson para los atributos alométricos de los 15 individuos mas altos de las 16 poblaciones de *Carnegiea gigantea*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
1. Altura	1.00	.82	.49	.34	.75	-.29	-.23	-.10	.73	.51	.24	.22	.09	-.02	.36	.09	-.29	.29	.12	.14	-.38	-.36	.08	-.16	-.14	-.22	.39	.19	-.07	.19	.04	-.03	.22	-.06
2. Diámetro basal	1.00	.83	.72	.85	-.14	-.12	-.08	.72	.56	.52	.02	.11	-.17	.51	.08	-.47	.21	.14	.08	-.28	-.24	.29	.09	.01	-.33	.09	-.11	-.22	-.06	.05	-.03	.39	.10	
3. Diámetro 1m de altura	1.00	.94	.53	-.01	-.03	.00	.56	.51	.73	.04	.27	-.07	.62	.11	-.59	.15	-.09	-.05	-.32	-.29	.38	.13	.27	-.23	.12	-.14	-.05	-.04	-.08	.15	.53	.01		
4. Diámetro máximo	1.00	.40	-.06	-.06	-.06	.57	.62	.79	-.01	.10	-.06	.47	.02	-.53	.11	-.14	-.14	-.27	-.31	.48	.22	.37	-.16	.12	-.12	-.01	-.03	-.11	.15	.53	.01			
5. Número de brazos	1.00	-.20	-.20	-.19	.64	.43	.28	-.15	.03	-.33	.34	.05	-.33	.36	.22	.02	.00	.01	.38	.31	-.05	-.33	-.01	-.18	-.27	-.12	.23	-.01	.30	.23				
6. Número de costillas a 1m	1.00	.98	.90	-.39	-.49	-.53	.41	.57	.38	.36	.19	-.12	-.59	.40	.31	.44	.41	-.45	-.14	-.54	-.45	-.49	-.44	-.52	.13	.06	-.54	-.15	.41					
7. Número de costillas primera agregación	1.00	.95	-.30	-.41	-.55	.48	.51	.46	.31	.12	-.17	-.57	.45	.35	.42	.40	-.46	-.16	-.56	-.46	-.39	-.38	-.50	.16	.03	-.61	-.17	.42						
8. Número de costillas segunda agregación	1.00	-.16	-.30	-.51	.56	.53	.58	.31	.07	-.23	-.46	.50	.50	.27	.24	-.52	-.31	-.52	-.38	-.19	-.22	-.37	.12	-.12	-.63	-.13	.33							
9. Altura primera agregación de costillas	1.00	.90	.50	.04	-.19	.04	.14	-.31	-.59	.37	.11	.13	-.39	-.32	.43	.11	.31	.13	.44	.34	.24	-.03	-.15	.03	.54	-.11								
10. Altura segunda agregación de costillas	1.00	.60	-.09	-.41	.02	-.01	-.39	-.51	.34	-.08	-.09	-.36	-.33	.57	.24	.52	.21	.51	.32	.37	-.05	-.02	.23	.47	-.11									
11. Ancho costilla	1.00	-.18	-.13	-.20	.14	-.12	-.35	.47	-.50	-.26	-.58	-.56	.48	.10	.66	.31	.30	.26	.42	-.30	-.28	.44	.61	-.44										
12. Número de espinas centrales	1.00	.45	.62	.23	-.02	-.23	-.06	-.04	.32	-.25	-.23	-.48	-.49	-.28	-.02	.24	.28	.08	.29	-.38	-.32	.15	-.31											
13. Número de espinas radiales	1.00	.27	.75	.51	-.17	-.08	-.08	.06	-.02	-.06	-.42	-.36	-.22	-.25	-.02	-.10	-.10	.34	-.09	.05	.16	-.03												
14. Longitud espina mas larga	1.00	.25	.13	-.06	-.04	.04	.27	-.02	-.06	-.44	-.41	-.29	.24	.14	.44	.11	.13	-.14	-.28	-.14	-.10													
15. Longitud aréola	1.00	.69	-.19	-.14	-.05	-.13	.01	-.02	-.04	-.06	-.22	-.39	-.06	-.18	-.26	.42	.20	.14	.07	.24														
16. Ancho aréola	1.00	.57	-.26	-.16	-.33	.23	-.02	-.21	-.14	-.50	-.34	-.26	-.18	-.42	.49	.36	.15	-.44	.27															
17. Forma areola	1.00	-.24	-.14	-.25	.30	-.01	-.26	-.14	-.46	-.01	-.31	-.03	-.28	.19	.26	.01	-.69	.10																
18. Distancia entre aréolas	1.00	-.35	-.16	-.27	-.23	.26	.10	.48	.37	.51	.39	.50	-.33	-.16	.37	.34	-.42																	
19. Latitud Norte	1.00	.71	.45	.46	-.08	.14	-.51	-.45	-.41	-.45	-.62	-.16	-.05	-.78	-.23	.59																		
20. Longitud Oeste	1.00	-.12	-.09	-.39	-.37	-.31	.05	-.22	.08	-.20	-.41	-.54	-.73	.17	-.09																			
21. Elevación	1.00	.83	.20	.60	-.46	-.54	-.51	-.70	-.66	.18	.56	-.27	-.56	.83																				
22. Pp prom. noviembre-abril	1.00	.22	.64	-.32	-.45	-.45	-.63	-.48	.08	.47	-.26	-.45	.76																					
23. Pp prom mayo-octubre	1.00	.87	.48	-.07	.09	-.25	.05	.04	.27	.35	.28	.27																						
24. Precipitación media anual	1.00	.20	-.30	-.20	-.55	-.24	.03	.45	.15	-.02	.58																							
25. Temp. prom. max noviembre-abril	1.00	.51	.51	.29	.79	-.25	-.24	.67	.60	-.46																								
26. Temp. prom. min. noviembre-abril	1.00	.22	.85	.78	-.37	-.41	.31	.40	-.78																									
27. Temp. max. mayo-octubre	P<.01	1.00	.49	.69	.26	-.13	.47	.20	-.40																									
28. Temp. min mayo-octubre	P<.05	1.00	.74	-.09	-.41	.22	.33	-.79																										
29. Temp. media anual	1.00	-.12	-.38	.59	.46	-.74																												
30. Textura del suelo	1.00	.34	.22	-.26	.24																													
31. Nivel de pedregosidad	1.00	.32	-.47	.61																														
32. Riqueza de especies	1.00	.20	-.31																															
33. Distancia de cada sitio a Tucson Az.	1.00	-.55																																
34. Distancia mas cercana hacia la costa	1.00																																	