



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO POBLACIONAL POR EDADES DE Neobuxbaumia macrocephala (CACTACEAE) EN ZAPOTITLAN SALINAS, PUEBLA.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

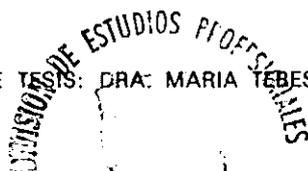
B I O L O G A

P R E S E N T A :

BEATRIZ ELENA VILCHIS ANAYA



DIRECTOR DE TESIS: DRA. MARIA TERESA VALVERDE VALDES



MEXICO, D. F.

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

2000

200441



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Estudio poblacional por edades de Neobuxbaumia macrocephala (Cactaceae) en Zapotitlán Salinas, Puebla.

realizado por Beatriz Elena Vilchis Anaya

Con número de cuenta 9022467-8, pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de tesis

Propietario Dra. María Teresa Valverde Valdés

Ma. Teresa Valverde V.

Propietario Biól. Eduardo Peters Recagno

[Firma]

Propietario Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez

Héctor O. Godínez A.

Suplente M. en C. Mariana Hernández Apolinar

[Firma]

Suplente Biól. Ligia Guadalupe Esparza Olguín

[Firma]

SECRETARÍA DE CIENCIAS

Edna M. Suárez D.

Consejo Departamental de Biología
Dra. Edna María Suárez Díaz

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

A mi familia presente:

Por tener una oportunidad en la vida

A todos mis maestros:

**Por haberme guiado por el camino del
conocimiento.**

A mi familia futura...

Agradecimientos:

A Tere por ser mas que una excelente asesora de tesis: un maravilloso ser humano y un gran ejemplo. Gracias por tu invaluable guía, paciencia y tiempo.

A la Doctora Ma. Teresa Valverde Valdés, al Doctor Héctor Octavio Godínez Álvarez, a la M. en C. Mariana Hernández Apolinar, a la Biol. Ligia G. Esparza Olguín y al Biól. Eduardo Peters Recagno por sus valiosas sugerencias y comentarios en esta Tesis.

A Jerónimo Reyes Santiago por inculcarme el amor con humor a las cactáceas y por presentarme a mi plantita.

A todos aquellos compañeros que me dieron una manotota con el trabajo de campo y con quienes disfruté enormemente cada "expedición":

Tere Valverde, Ligia Esparza, Cinthya Contreras, Marce Ruedas, Ariel Arias, Sandra Quijas, Lucas Trejo, Mariana Hernández y Pedro Mendoza.

Al M. en C. Ernesto y a la Biól. Sandra Quijas Fonseca por ayudarme con algunos macabros cálculos.

A todas y cada una de las personas del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias que contribuyeron a mi formación, en especial al Dr. Jorge Meave y a la M. en C, Silvia Castillo, por sus sugerencias en los toques finales.

A Ubis, Aquiles y Enrique por estar siempre dispuestos a ayudarme.

A Ligi por estar conmigo en todo momento.

A Lipus y Paulina por llenar de alegría mi vida y ser un importante motivo.

A Lipus por su amor, su apoyo incondicional, su locura y por creer en mi.

A mis amibos Ligia, Elizabeth y Abraham.

A todos mis amigos y compañeros del especializado de Ecología quienes han llegado a ser una parte muy importante de mi vida.

A Pedro Gaspar y Paty Quintos por colaborar con la causa.

A toda la gente de Zapotitlán Salinas que hizo posible la realización de esta Tesis.

CONTENIDO

RESUMEN	1
CAPITULO 1. INTRODUCCIÓN	2
1.1 Presentación del trabajo	2
1.2 Antecedentes teóricos.	3
1.2.1 <i>El uso de tablas de vida en demografía vegetal</i>	10
1.2.2 <i>Ecología de cactáceas columnares</i>	12
2. Objetivos	16
CAPITULO 2. LA ESPECIE Y EL SITIO DE ESTUDIO	17
2.1 Especie en estudio	17
2.2 Sitio de estudio	19
CAPITULO 3. METODOLOGÍA	21
3.1 Selección y marcaje de individuos	21
3.2 Medición de los individuos	21
3.3 Cálculo de la edad a partir del tamaño	22
3.4.1 <i>Fecundidad</i>	24
3.4.2 <i>Sobrevivencia de plántulas</i>	25
3.5 Construcción de la tabla de vida estática	27
3.6 Dinámica poblacional.	28
CAPITULO 4. RESULTADOS	30
4.1 Cálculo de la edad	30
4.1.1 <i>Cálculo de la edad a partir del tamaño</i>	30
4.2 Estructura de Edades	34
4.3 Fecundidad	35
4.4 Sobrevivencia de plántulas	37

4.5 Tabla de vida estática	39
4.6 Dinámica poblacional	42
CAPITULO 5. DISCUSIÓN	43
5.1 Atributos de historia de vida de <i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	43
5.2 Comportamiento demográfico de <i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	46
5.3 Estructura de edades y tabla de vida	49
5.4 Dinámica Poblacional y Conservación	52
CONCLUSIONES	55
BIBLIOGRAFIA	56

Resumen

En este estudio se usa la tabla de vida estática como una herramienta para conocer algunos aspectos del ciclo de vida y de la dinámica numérica de una población de *Neobuxbaumia macrocephala*. La edad aproximada de los individuos se calculó a partir de su altura una vez que se conoció su tasa de crecimiento. La tabla de vida se construyó con base en la estructura de edades (dividida en intervalos de 5 años) observada en el verano de 1997 y a partir de un análisis de sobrevivencia.

Los resultados del análisis nos indican que las plantas de *N. macrocephala* pueden presentar una longevidad mayor de 160 años. La germinación observada en el campo fue de 0.25% en 1997 y 4.75% en 1998; por otro lado la probabilidad de sobrevivencia en ambos años de las plántulas introducidas al campo fue de 0% en sitios expuestos y de 2% (en 1997) y 7.6% (1998) en sitios protegidos por *Lippia graveolens*. De manera general, las plantas más pequeñas tienen una tasa de crecimiento individual mayor que la de individuos más grandes. La mortalidad disminuye conforme aumenta la edad de los individuos. La esperanza de vida aumenta hasta la categoría de 25-29 años y posteriormente disminuye paulatinamente.

Las plantas de *N. macrocephala* alcanzan la edad reproductiva aproximadamente a los 95 años y en promedio cada individuo deja una descendencia de 28,7 plántulas por planta a lo largo de toda su vida (R_0). La población se encuentra representada en su mayor parte por individuos jóvenes (83%); el valor de λ es de 1.026, lo cual indica que está cercana al equilibrio numérico. Además de esto, sus bajas tasas de crecimiento individual, la alta mortalidad de plántulas y juveniles y la dificultad para incrementar su crecimiento poblacional, sumadas a lo restringido de su área de distribución y baja densidad poblacional sugieren que *N. macrocephala* debe ser considerada como una especie rara, y que como tal debe ser incluida en la norma oficial mexicana para asegurar la persistencia de sus poblaciones a largo plazo.

Capítulo 1. Introducción

1.1 Presentación del trabajo.

La familia Cactaceae es una de las más diversas y con un mayor número de endemismos en México. De las cerca de 2000 especies de cactáceas que se conocen en el ámbito mundial, 563 se encuentran en nuestro país (Hunt 1992) y el 78% de estas son endémicas de nuestro territorio (Hernández y Godínez 1994), distribuyéndose preferentemente en las zonas áridas y semiáridas.

Dados los altos niveles de endemismo, marcada especificidad de hábitat y lo reducido de sus poblaciones, muchas especies de cactus se encuentran en los listados de especies raras, vulnerables o en peligro de extinción (Hunt 1992) de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). Sin embargo, en muchas ocasiones no existen observaciones sistemáticas del comportamiento de sus poblaciones en estado natural que permitan catalogarlas en una u otra categoría de conservación (Hernández y Godínez 1994; Arias 1993). De hecho, la falta de conocimiento sobre su ecología poblacional ha impedido la inclusión de muchas especies que posiblemente requieran de protección urgente dentro de las listas de la UICN en la norma oficial mexicana (Norma Oficial Mexicana 1994). De este motivo se desprende el interés de abordar el estudio de la dinámica poblacional de una cactácea columnar, *Neobuxbaumia macrocephala*, que presenta un alto nivel de endemismo en una pequeña región de la zona de Tehuacán-Cuicatlán, aunado a una baja densidad poblacional. Estas características nos permiten suponer que la especie en estudio debería estar incluida en la norma mexicana de especies en peligro. Así, la presente tesis presenta un análisis poblacional, por edades, de la dinámica poblacional de esta especie, lo cual permitirá aportar evidencias que contribuyan a la evaluación de su estado de conservación en la zona de estudio.

A pesar de que en la mayoría de las plantas que se han estudiado desde el punto de vista demográfico se ha utilizado un enfoque por estadios o por categorías de tamaño,

es importante tomar en cuenta que en algunas especies la edad y el tamaño se encuentran directamente correlacionados, por lo que vale la pena utilizar un enfoque por edades al analizar el comportamiento de sus poblaciones.

De esta forma, tendremos acceso simultáneamente al estudio de algunos parámetros de su historia de vida, como la edad a la primera reproducción, la longevidad total, la fecundidad específica de la edad, etc; características poco conocidas en general entre las especies de la familia Cactaceae. Así, en la presente tesis se construye una tabla de vida estática para una población de *N. macrocephala*, tomando como base la descripción de la estructura de edades de la población. Los resultados son comparados con el análisis demográfico por categorías de tamaño, realizados a través de la construcción de una matriz de proyección poblacional para esta misma especie, en la misma zona y durante el mismo período de tiempo (Esparza 1998). Se espera que la información de ambos análisis en conjunto nos permita evaluar el estado de conservación de la población y proponer mecanismos que permitan su persistencia a largo plazo.

1.2 Antecedentes Teóricos

La ecología de poblaciones tiene por objeto describir, explicar y comprender los factores que determinan la abundancia y distribución de los organismos en la naturaleza a través del estudio de los parámetros demográficos básicos de las poblaciones: la natalidad, la mortalidad y la migración (Silvertown 1993; Begon *et al.* 1996). Adicionalmente, esta área de la ecología busca describir las distintas formas en que dichos parámetros o procesos demográficos son influenciados por diferentes factores bióticos y abióticos, en un intento por comprender los factores que determinan las variaciones espacio-temporales en la demografía de las diversas especies.

De manera general, los procesos demográficos nos dan una idea del comportamiento numérico de una población a través del tiempo y se pueden resumir por medio de la siguiente ecuación:

$$N_t = N_{t-1} + B - D + I - E$$

Donde **N** representa el tamaño de la población, **B** es el número de nacimientos, **D** el número de muertes y **I** y **E** son respectivamente el número de inmigrantes y emigrantes. Las variables **B**, **D**, **I** y **E** son conocidas como los parámetros demográficos básicos de una población (Silvertown, 1993) y son los que dan lugar a la dinámica interna que se traduce en cambios en el tamaño poblacional a través del tiempo.

Todas las poblaciones pueden ser descritas en función de estos cuatro parámetros básicos, pero también existen características que son particulares de cierto tipo de poblaciones. En el caso particular de las plantas superiores, es importante resaltar que la mayoría de las especies tienen propiedades o características que no son típicas de poblaciones animales, tales como su crecimiento metamérico, poca movilidad y formas de crecimiento variadas entre las que se incluye la clonalidad. Es por eso que ahora la biología de poblaciones de plantas se reconoce como una disciplina independiente en sí misma y de gran interés para ser estudiada (Davy *et al.* 1988).

El estudio de los parámetros demográficos de una población vegetal nos permite hacer tres tipos de inferencias con respecto a su comportamiento:

- 1) Calcular la tasa: N_t/N_{t-1} (tasa finita de incremento), dada por la letra griega λ , lo cual nos permite estimar la velocidad a la que crece o decrece una población entre el tiempo $t-1$ y t .
- 2) Conocer la fecundidad de los organismos de diferentes categorías de edad o de tamaño, su tasa de mortalidad, la edad a la primera reproducción, el número promedio de veces que un organismo se reproduce a lo largo de su vida, el número de descendientes que deja en cada evento reproductivo, la longevidad máxima, etc, que son características de gran interés en el estudio de las historias de vida.
- 3) Mejorar nuestra comprensión sobre su comportamiento numérico y, por lo tanto, proyectar su futuro potencial bajo condiciones particulares (Franco 1990).

Para iniciar el estudio demográfico de una población vegetal, lo primero es conocer el ciclo vital del organismo (Hastings 1997; Cochran y Ellner 1992) incluyendo todas las etapas o estadios por los que éste pasa desde que nace hasta que muere. Bajo estos términos y de manera general, los organismos pueden considerarse como: semélparos (aquellos que se reproducen una sola vez en su vida y frecuentemente los descendientes de una generación no coinciden en tiempo con sus progenitores) o iteróparos (aquellos que se reproducen varias veces a lo largo de su vida y las generaciones se traslapan en el tiempo) (Silvertown 1993; Gottelli 1995). Cabe señalar que en ocasiones las plantas, por su historia de vida y compleja arquitectura, no caen claramente en una u otra categoría.

Una manera conveniente de proceder en el caso de organismos con ciclos de vida diversos, como es el caso de las plantas, es la de identificar y monitorear una cohorte; esto se entiende como un grupo de individuos nacidos casi simultáneamente en una población, definiendo esta "simultaneidad" en función de la longevidad máxima de los organismos de la especie y el grado de similitud biológica entre los organismos (Franco 1990). Una vez identificada la cohorte, se puede seguir a través del tiempo para ir monitoreando su sobrevivencia y reproducción al pasar por diferentes estadios que, en muchos casos, representan categorías de edad o tamaño.

Este tipo de información nos permite construir una tabla de vida de cohorte u horizontal, que es una representación del ciclo de vida de los organismos en donde se describen la mortalidad y la fecundidad por categorías de edad, siguiendo a una generación de organismos desde su nacimiento hasta su muerte (Krebs 1994; Begon *et al.* 1996; Krohne 1996).

Si bien es cierto que en las poblaciones vegetales es común que la edad no refleje la etapa de desarrollo en la que se encuentra un organismo y, por ende, no determine su futuro demográfico potencial, lo cual dificulta de alguna manera su análisis, también es cierto que existen plantas en las que claramente se distingue el paso del tiempo en su propio crecimiento por lo que la edad y el tamaño se encuentran cercanamente correlacionadas. Este es el caso de algunos árboles como *Pinus uncinata* y *Pinus*

sylvestris (Camarero et al. 1998) y de las cactáceas columnares como *Neobuxbaumia tetetzo* (Nuñez, 1993) y *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala et al. 1995). Como en estos casos el tamaño y la edad se encuentran estrechamente relacionados, es posible estimar la edad a partir del tamaño. Gracias a esto es posible conocer la estructura de edades de una población, la cual determina en gran medida su comportamiento numérico, pues los organismos y su destino potencial van cambiando con relación a su edad.

En muchas especies los organismos pueden ser muy longevos por lo que resulta difícil seguir el destino demográfico de cada uno de los individuos de una cohorte desde su nacimiento hasta su muerte. La manera en que se puede superar este obstáculo es a través de la identificación de individuos de cohortes originadas en distintos tiempos, siguiendo su destino uno o unos cuantos años (Krebs 1994; Smith 1996).

Además, también se puede utilizar la información que ofrece la estructura de edades de la población y trabajar bajo el supuesto de que dicha estructura representa, en realidad, el comportamiento de una cohorte a través del tiempo. Con base en esta información se calculan los parámetros básicos de la población para construir lo que se conoce como una tabla de vida estática o vertical, que es aquella en la que, en un tiempo específico, se toma en cuenta la estructura de edades de la población, la cuál está formada por varias cohortes que representan los diferentes estadios por los que pasa el organismo a través de su vida (Krebs 1994).

Algunos de los parámetros que generalmente se incluyen en la construcción de una tabla de vida, ya sean de cohorte o estática son los siguientes (Begon et al. 1986; Larson 1992; Krebs 1996):

n_x	Es el número de supervivientes de la categoría x
l_x	Supervivencia: Probabilidad de que un individuo sobreviva de su nacimiento hasta el comienzo de la edad x.
d_x	Proporción de individuos de la cohorte original que muere durante el intervalo de tiempo de x a x-1
q_x	Tasa de mortalidad de la categoría x
K_x	Fuerza de mortalidad de la categoría x
m_x	Función de maternidad: Número de descendientes promedio que produce un individuo de la categoría x.
e_x	Esperanza de vida: Número promedio de años que se espera que viva un individuo de edad x.

A partir de los datos obtenidos de la tabla de vida se pueden calcular parámetros que nos hablan de la dinámica poblacional, tales como:

R_0	<p>Tasa reproductiva neta. Número de descendientes producidos por individuo reproductivo en el total de su tiempo de vida.</p> $R_0 = \sum_{x=0}^k l_x m_x$
G	<p>Tiempo Generacional: Edad promedio a la que los padres tienen a su descendencia.</p> $G \approx \sum_{x=0}^k x l_x m_x / R_0$
r	<p>Tasa intrínseca de crecimiento: Número de individuos por individuo, por unidad de tiempo.</p> $r \approx \ln (R_0) / G$
λ	<p>Tasa finita de crecimiento poblacional.</p> N_{t+1} / N_t $r \approx \ln \lambda, \quad \lambda = e^r$

Además de la información contenida en la tabla de vida, por medio del análisis de la estructura de edades podemos llegar a evaluar el impacto de eventos ocurridos en el pasado, como el efecto de perturbaciones drásticas o de periodos de reclutamiento exitoso; la estructura de edades puede reflejar el riesgo de mortalidad que ha tenido que enfrentar cada planta reclutada, siendo por esto un indicador aproximado de su futuro demográfico (Crawely 1997).

La elaboración de una tabla de vida (ya sea de cohorte o estática) nos permite construir una curva de sobrevivencia, la cual indica la probabilidad, para un individuo recién nacido promedio de la especie, de sobrevivir hasta distintas edades, o bien la disminución numérica en el tiempo de un grupo de individuos recién nacidos (Begon, *et al.* 1986). Cuando se construye una curva de sobrevivencia a partir de una tabla de vida estática, frecuentemente es necesario "suavizar" la curva para que represente el comportamiento aproximado de una cohorte. Con una curva de sobrevivencia se puede ilustrar el comportamiento general de la mortalidad de una población de manera gráfica (Fig. 1).

Es importante resaltar que, al construir curvas de sobrevivencia, en el eje de las ordenadas (l_x o n_x), se utiliza una escala logarítmica. El uso de los logaritmos permite comparar diversas curvas de sobrevivencia, sin importar el número de individuos que tenga la población (Begon *et al.* 1996).

Pearl (1928) clasificó en tres tipos a las curvas de sobrevivencia (Fig. 1).

- Tipo I. La curva es convexa y se refiere al aumento en la tasa de mortalidad conforme pasa el tiempo.
- Tipo II. La curva es recta, lo que implica que la tasa de mortalidad es aproximadamente constante, independientemente de la edad.
- Tipo III: La curva es cóncava e indica alta mortalidad durante los primeros estadios de la vida de una especie con una tasa de mortalidad que disminuye al aumentar la edad.

No es común que un solo tipo de curva describa adecuadamente a una población sino que, de acuerdo a la etapa o la edad en la que se encuentren los organismos, se podría presentar una sucesión de estos tres tipos de curvas (Krebs 1994).

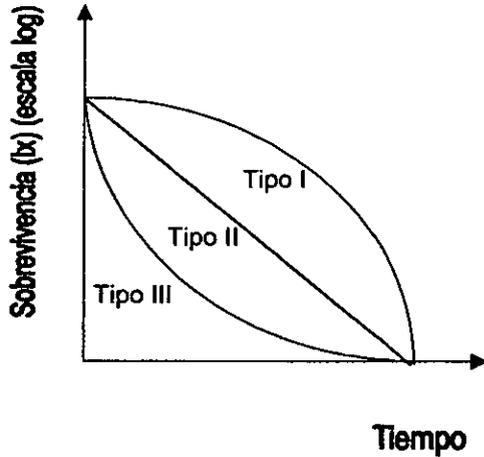


Figura 1. Curvas de supervivencia según la clasificación de Pearl (1928).

1.2.1 El uso de tablas de vida en demografía vegetal

Las tablas de vida inicialmente se utilizaron en poblaciones humanas, sin embargo, al reconocer su utilidad, comenzaron a usarse para el estudio demográfico de otros organismos. Las primeras tablas de vida completas de este tipo fueron hechas por Pearl y Parker en 1921, usando poblaciones de *Drosophila melanogaster*. No fue sino hasta 1974 que Harper y White comenzaron a realizar estudios de poblaciones vegetales a través del uso de tablas de vida (Leverich y Levin 1979). A partir de ese momento se han hecho valiosas aportaciones al conocimiento del comportamiento y la dinámica de algunas poblaciones vegetales a partir de la construcción de tablas de vida.

Uno de los primeros estudios demográficos en plantas realizados con una tabla de vida se hizo con *Phlox drummondii* (Leverich y Levin 1979), una herbácea anual del sur de Texas. En esta especie se observó que su curva de supervivencia declina

notablemente durante el período de latencia de semillas debido principalmente a la remoción por granívoros. En esta fase la curva es aproximadamente lineal (Tipo II), posteriormente se atenúa la mortalidad y finalmente declina abruptamente en el período de producción de semillas y las plantas que hasta entonces habían sobrevivido mueren. El valor de R_0 (2.42) de esta población indica que la población aumenta durante el período de estudio de 1974 a 1975.

Otro ejemplo de este tipo de análisis es el de *Rhododendron maximum*, una especie arbustiva en donde claramente se observa que la sobrevivencia y fecundidad son funciones de la edad de los nuevos brotes (Mc Graw 1989); la curva de sobrevivencia que resulta es de Tipo I con una tasa de mortalidad baja en los primeros años que se incrementa hacia la edad de 5 a 9 años. Esta última edad, a excepción de una planta que contó con 16 años, fue la edad máxima que *R. maximum* alcanzó. Los brotes comienzan a ramificar al primer año de haber surgido y tienen una esperanza media de vida de 5.6 años. Por otra parte, la fecundidad per capita en brotes de *R. maximum* fue altamente variable entre las distintas edades y se obtuvo que la estructura de edades fue significativamente diferente entre los dos años de estudio. Finalmente, se concluye que la relación entre la edad y la talla es altamente significativa ($P < 0.0001$; Mc Graw 1989).

También se han hecho estudios en *Agrostis stolonifera* y *Lolium perenne*, dos especies de gramíneas que se utilizan para forraje, en las cuales se siguieron cohortes a través del tiempo para conocer el efecto que el pastoreo y la variación ambiental tenían sobre la estructura de edades y los parámetros básicos de la población (Bullock, Silvertown y Hill 1996). Los resultados indican que la producción de brotes individuales fue dependiente de la edad e incrementaban linealmente con la edad del brote. En estas especies el pastoreo cambia de manera significativa la estructura de edades de la población, dando lugar a un decremento en la producción de brotes en relación a la edad.

El conocimiento del comportamiento demográfico de una población vegetal nos brinda la posibilidad de enfocarlo hacia la conservación, así como también al aprovechamiento

sustentable, ya que nos da información sobre las fases del ciclo de vida que presentan mayor vulnerabilidad o mayores aportes a las generaciones futuras. Desde que se empezó a aplicar el uso de matrices de proyección poblacional en demografía vegetal ha disminuido el uso de tablas de vida. Sin embargo, este tipo de análisis (tablas de vida estáticas) brinda aproximadamente el mismo tipo de información demográfica y podría ser incluso más adecuado cuando se trata de plantas que pueden ser clasificadas por edades, que tienen ciclos de vida largos, o casos en los que se cuenta con información limitada con respecto al destino demográfico real de los individuos.

1.2.2 Ecología de cactáceas columnares

Existen varios aspectos de la Ecología de cactáceas columnares que se han considerado muy importantes. Se sabe, por ejemplo, que una de las interacciones que juega un papel fundamental en el ciclo de vida de las plantas es la polinización. Son varios los estudios que muestran que los principales polinizadores de estas plantas son los murciélagos, aves y en ocasiones insectos. Dentro de los estudios que analizan el papel de los murciélagos como polinizadores están los de Valiente-Banuet *et al.* (1996 y 1997) quienes encontraron que *Leptonycteris curasoae* y *Choeronycteris mexicana* son los únicos polinizadores de *Neobuxbaumia tetetzo* y que *L. curasoae* actúa como principal polinizador de *N. macrocephala*. *L. curasoae* también es un importante polinizador en Venezuela y tanto su ciclo de vida como sus hábitos migratorios coinciden con el pico de floración de especies de un bosque caducifolio (Fleming 1998); su presencia en el centro-sur de México se debe a la gran disponibilidad de flores de cactáceas durante todo el año. (Rojas-Martínez 1996)

También se ha planteado la idea de que los murciélagos pueden ser residentes semi permanentes en el área del Valle de Tehuacán, puesto que de 27 especies de plantas que alimentan a los murciélagos, 14 de ellas (51.85%) son cactáceas columnares (Arizmendi *et al.* 1998). Cabe mencionar que los murciélagos se han considerado, además, como dispersores de semillas de muchas especies de cactáceas (Soriano y Ruiz 1998).

Las aves actúan como dispersoras y predatoras de semillas de cactáceas. Así por ejemplo, en *Stenocereus griseus*, de las 14 especies de aves que la visitan, seis son predadores, seis dispersores y dos neutrales. Las especies que con más frecuencia se encontraron asociadas a la planta fueron *Arantiga pertinax* y *Amazona barbadensis* (Silvius 1995).

Algunos insectos actúan como colectores de polen, como *Apis mellifera*, que es el principal colector en *Cereus giganteus* (24.4% de la producción total de polen) (Soriano y Ruiz 1998), lo que da lugar a la polinización de sus flores y se piensa que contribuye a la alta producción de semillas. El género *Apis*, junto con los géneros *Bombus*, *Diodasia* y *Perdita*, son los principales responsables de la producción de semillas en *Carnegiea gigantea* (Arizmendi *et al.* 1998; Fleming 1998).

La germinación y el crecimiento individual de los cactus es otra de las etapas que más se ven afectadas por la interacción planta-animal (predación por roedores e insectos, principalmente) y por los diversos factores medioambientales (Steenbergh y Lowe 1969 y 1977). La época de lluvias, el gradiente de humedad en una región y la cantidad de radiación solar a lo largo del día son algunos de los principales factores que pueden determinar el momento en que ocurre la germinación. En *Carnegiea gigantea*, se ha reportado que la floración y producción de frutos parecen estar controladas por las altas temperaturas de primavera en conjunto con el incremento en longitud de los días. (Steenbergh y Lowe 1977). Posterior a esto, la disponibilidad de humedad en el suelo propicia un momento favorable para la germinación (Bowers 1996) y el posterior establecimiento de plántulas está limitado por heladas invernales, sequías, insectos y roedores. Esta situación se ve reflejada en una alta tasa de mortalidad de plántulas la cual disminuye conforme aumenta la edad (Turner *et al.* 1969; Steenberg y Lowe 1969,1977).

Parker (1987), encontró que el éxito del establecimiento en plantas de *C. gigantea* es mayor cuando las plántulas están en declives con exposición sureña, lo que las protege de las heladas, por un lado, y les brinda sombra y protección gracias a la presencia de

Otras plantas y rocas. Además, la tasa de crecimiento promedio tiende a ser mayor durante la estación de lluvias y menor durante las heladas (Parker 1988a).

Otra de las interacciones que ejercen un efecto positivo en el momento del establecimiento de las plántulas de muchas cactáceas columnares es el nodricismo, aunque tiende en ocasiones al desplazamiento competitivo de la planta que actúa como nodriza una vez que el cactus alcanza un tamaño considerable. Mc Auliffe (1984) y Franco y Nobel (1989) encontraron que existe una asociación entre *Cercidium microphyllum*, un árbol nodriza y *Carnegiea gigantea* presentando a lo largo del tiempo un patrón de desplazamiento. Por otro lado, Parker (1988b) propone que la elevación a la que se encuentran los organismos, los nutrientes de los que disponen y la aridez son tres componentes ambientales que están relacionados con la segregación de hábitat y la distribución de la vegetación asociada a *C. gigantea*, *Stenocereus thurberi* y *Lophocereus schottii*.

Un caso similar es el de *Neobuxbaumia tetetzo*. Las plántulas de esta especie se establecen de manera principal bajo la sombra de *Mimosa luisana*, que propicia un microhábitat en el que la radiación solar es menor, por lo que la temperatura y la evaporación hídrica disminuyen (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Sin embargo, al igual que *C. gigantea*, *N. tetetzo*, afecta el crecimiento poblacional de *M. luisana* (Flores-Martínez *et al.* 1994).

En cuanto al gradiente de humedad, Yeaton (1980) encontró que la abundancia de individuos ramificados o individuos sin ramificar de *Carnegiea gigantea* depende del gradiente de humedad. Así existe un mayor número de plantas ramificadas cuando el estrés hídrico es mínimo y los individuos poco ramificados se hayan en sitios con un mayor estrés hídrico, planteando que la ramificación es una respuesta a la pérdida de agua cuticular y transpiratoria. Al parecer, existe evidencia de que el viento también ejerce efectos en el crecimiento de *Ferocactus fordii* var. *grandiflorus* y que la postración se orienta en la dirección que prevalece el viento (Henessey y Habeck 1994).

Los primeros estudios demográficos que se hicieron en cactáceas columnares son los de Steenberg y Lowe (1977), que abarcan la comparación entre varios años de aspectos relacionados con la reproducción, tales como germinación, sobrevivencia y establecimiento de plántulas y crecimiento individual de *Carnegiea gigantea*.

Méndez y Durán (1997) realizaron un estudio con *Pterocereus gaumeri* en el que analizaron la estructura de la población, encontrando que la mayor parte de la población se compone de individuos jóvenes y por lo tanto, al parecer, la población se encuentra creciendo.

También Vite-González *et al.* (1997), al realizar un estudio con *Mitrocereus fulviceps*, encontraron una tasa de crecimiento poblacional mayor a uno, lo cual sugiere que la especie no se encuentra en peligro. Por su parte, Godínez-Álvarez *et al.* (1999) realizaron un estudio demográfico en una población de *Neobuxbaumia tetetzo*, encontrando que la población se encuentra cercana al equilibrio numérico y que la sobrevivencia (y permanencia en su misma categoría) de las plantas juveniles y adultas pequeñas son el aspecto del ciclo de vida que contribuye de manera más importante al valor de λ . Asimismo, Esparza (1998) hizo un estudio poblacional por categorías de tamaño para *Neobuxbaumia macrocephala* en el que utilizó modelos matriciales con el objeto de proyectar el comportamiento numérico de la población bajo diferentes escenarios; esta autora encontró que la tasa de crecimiento poblacional es menor a la unidad (aunque no de manera significativa) y que únicamente los aumentos simulados en la fecundidad y en el establecimiento de plántulas son los que provocan un incremento importante en λ .

2.Objetivos

Objetivo General:

Describir y analizar el comportamiento demográfico de una población de *Neobuxbaumia macrocephala* con base en la construcción de una tabla de vida estática, por edades, con el propósito de contribuir al conocimiento de su historia de vida, así como a su conservación.

Objetivos particulares:

1. - Calcular la edad de los individuos con base en variables de tamaño para conocer la estructura de edades de la población a partir de la estructura de tamaños.
- 2.- Calcular los diversos parámetros demográficos de la población de *Neobuxbaumia macrocephala* por medio de la construcción de una tabla de vida estática.
- 3.- Obtener los principales descriptores de la dinámica poblacional (tasas de crecimiento poblacional) a partir del análisis de la tabla de vida para ofrecer una evaluación preliminar del estado de conservación de la población.

Capítulo 2. La especie y el Sitio de estudio

2.1 Especie en estudio

Neobuxbaumia macrocephala es una cactácea arborescente que llega a medir de 7 a 15 m de altura en estado adulto (Fig. 2). En sus etapas juveniles las plantas son una columna única, comenzando a ramificarse a diferentes alturas hacia edades más avanzadas. El tallo principal mide de 30–60 cm de ancho. Cada rama presenta de 17 a 26 costillas las cuales están divididas a todo lo largo por areolas que miden de 0.5 a 1.0cm de largo. Las areolas, tienen de 8 a 14 espinas radiales entre 0.6 a 1.4cm de altura, 1 a 3 espinas centrales de 1.0-3.5cm de largo, una espina subulada y otras aciculares a ligeramente subuladas. Las espinas son de color pardo rojizas a grisáceas.

La zona fértil se encuentra diferenciada de la infértil por un cefalio apical rojo con pelos abundantes, cerdas blancas o rosas traslúcidas y espinas escasas. Las flores son de color rojo pupúreo, miden de 4.2 a 5.2 cm de largo, son cilíndrico infundibuliformes, campanuladas, con un tubo receptacular que mide de 2.6 a 3.5cm de largo; sus estambres miden 6-8mm de largo, los filamentos son amarillo claros a rosa, el estilo mide de 2.0 a 2.4cm de largo, es de color amarillo claro a rosa y se encuentran dispuestas en círculo alrededor del ápice. Los frutos miden de 1.8 a 2.2cm de largo y de 1.6 a 1.8cm de ancho con areolas de pelos blancos (Arias 1995).

La época de floración de *N. macrocephala* es de mayo a agosto. Valiente-Banuet et al. (1997) encontraron que sus principales polinizadores son murciélagos pertenecientes a la especie *Leptonycteris curasoae*, y que la época de fructificación va de abril a septiembre.

La distribución de *N. macrocephala* se limita al Valle de Tehuacán-Cuicatlán, por lo que se considera por ello endémica de esta región. Habita principalmente en bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilo con suelos calizos, a elevaciones de 1600 a 2300 m s.n.m. (Arias 1995).



Figura 2. *Neobuxbaumia macrocephala*

2.2 Sitio de estudio

El sitio en el que se llevó a cabo este estudio se conoce como "El volcancillo" (Fig. 3), y es una pequeña región localizada cerca de Zapotitlán Salinas, ubicada a los 18°20' N y 97°28' O, perteneciendo a la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán en el estado de Puebla (Rzedowski 1978).

El clima de esta zona en general es producto de las características físicas de la atmósfera y de la posición del valle con respecto a la circulación atmosférica y en particular por la influencia del cinturón de vientos del hemisferio norte (Zavala Hurtado 1982). Este se ha determinado como un BSw, que corresponde dentro de los climas semiáridos secos al más húmedo, al presentar un verano fresco. En este clima la temperatura media anual fluctúa entre los 18°C y los 22°C.

La precipitación anual es de 400mm al año (Meyran 1980), variando de 250-500mm y una canícula bien definida a mitad del período de lluvias; las lluvias ocurren principalmente de mayo a octubre, con máximos de precipitación en Junio y Septiembre (Enge and Whiteford 1989; Smith 1965a 1965b en Zavala-Hurtado 1982).

Los suelos en la región de Zapotitlán Salinas son someros y pedregosos, pueden corresponder a cambisoles cálcicos, xerosoles cálcicos y litosoles (Zavala -Hurtado 1982).

La vegetación en el sitio de estudio pertenece a un matorral xerófilo con predominancia de *N. macrocephala*, quien coexiste con otras especies como *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus robustus*, *F. flavovirens*, *Coryphanta pallida*, *Mamillaria sphaelata*, *Agave macroacantha*, *A. karwinskii*, *Hechtia podantha*, *Dasylium sp.*, *Yuca periculosa*, y *Lippia graveolens*. Cabe señalar que a la sombra de esta última especie, un arbusto pequeño conocido localmente como orégano, se ha observado que se establecen las plántulas de *N. macrocephala*, por lo que se sugiere que esta es la especie que funciona como nodriza en este caso.

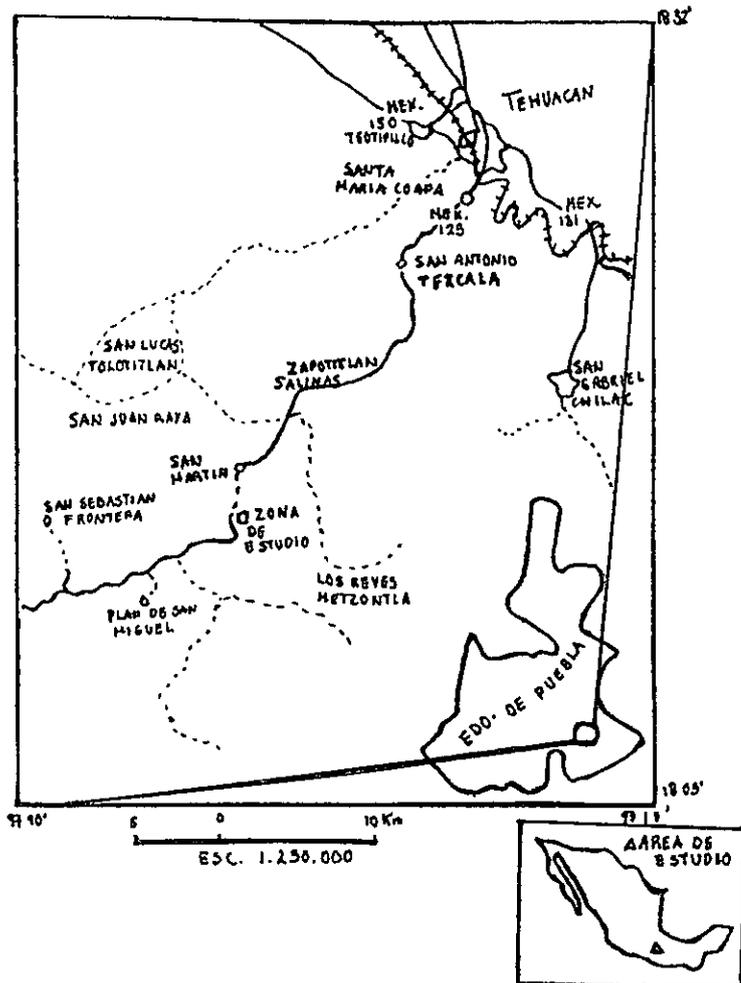


Figura 3. Sitio de estudio

Capítulo 3. Metodología

3.1 Selección y marcaje de individuos

El sitio de estudio se eligió con base su la accesibilidad y al hecho de que no se presentan otras especies de cactáceas columnares es esa zona, con el objeto de tener una población de *Neobuxbaumia macrocephala* con una abundancia de individuos relativamente alta.

En junio de 1997 se trazaron cuatro transectos paralelos de 200 m de largo por 20 m de ancho en el sitio de estudio. En estos transectos se registró la localización de cada planta de *N. macrocephala* según sus coordenadas longitudinales y transversales, facilitando así su posterior localización. El número de transectos se fijó en cuatro, puesto que de esta manera se obtuvo una muestra de alrededor de 250 individuos, lo cual se consideró un tamaño muestral adecuado para llevar a cabo el estudio.

3.2 Medición de los individuos

Cada individuo se etiquetó con una placa metálica de acero inoxidable, colocando en ella la identidad numérica correspondiente. En aquellas plantas que presentaban más de una rama, se etiquetó y se numeró individualmente cada rama. Se midió la altura total de cada rama, desde la base hasta el ápice, y además se midió la altura de la etiqueta metálica hasta el ápice; esto último se hizo con el propósito de tener un control lo más preciso posible del crecimiento de cada planta entre las mediciones realizadas en junio de 1997 (inicial) y junio de 1998 (final). Las plantas pequeñas se midieron con la ayuda de un flexómetro, y las más grandes se midieron con un estadal de 7m de altura. En el análisis posterior de los datos se trabajó con la variable "altura total acumulada", que se obtuvo como la suma de las alturas de todas las ramas de cada planta.

3.3 Cálculo de la edad a partir del tamaño

A partir de las mediciones de altura tomadas en el campo se calculó la tasa de crecimiento individual de plantas de diferentes categorías de tamaño con el objeto de estimar su edad aproximada. Aquí es necesario aclarar que esto se hizo con el propósito de calcular, lo más fielmente posible, la tasa de crecimiento individual de las plantas, que como es común en muchas especies, varía de acuerdo a su tamaño/edad. Así, se eligieron 10 categorías de tamaño (Tabla 1) bajo el criterio de que en cada categoría hubiera un número similar de individuos. Posteriormente se realizaron regresiones lineales entre la altura total acumulada (tamaño) de cada planta en 1997 y su tamaño en 1988. La pendiente de la línea ajustada en cada caso se interpretó como la tasa de crecimiento.

La existencia de una relación lineal entre dos fenómenos contiguos en el tiempo implica un comportamiento exponencial a lo largo del tiempo (Valverde & Silvertown 1997). Así, se analizó el crecimiento de *N. macrocephala* como un fenómeno exponencial descrito a través de la siguiente ecuación:

$$H_t = H_0 m^t$$

en donde H_t es la altura esperada al tiempo t , H_0 es la altura inicial (al tiempo 0) y m es la tasa de crecimiento, obtenida como la pendiente de la línea ajustada según se describió en párrafos anteriores. El valor de H_0 se calculó a partir del conocimiento de H_1 , es decir, de la altura que presentan los individuos cuando tienen un año de edad, y que se estima que es de alrededor de 1 cm, de acuerdo con nuestras observaciones del tamaño de las plántulas más pequeñas encontradas en el campo; puesto que $H_1 = 1$ cm, se puede substituir este valor en la ecuación anterior para despejar H_0 (cuyo valor resultó ser de 0.765 cm), que representa el punto en el que la curva exponencial intercepta al eje de las ordenadas.

A partir de la ecuación anterior, se puede estimar la edad de una planta cualquiera conociendo su altura total acumulada, como sigue:

$$t = (\ln H_t - \ln H_0) / \ln m$$

A partir de esto, se construyó la curva de crecimiento de la especie, con su correspondiente error asociado (i.e., el error estándar, obtenido a partir de la desviación estándar de las pendientes de las funciones lineales dadas por las regresiones antes descritas).

El conocimiento de las edades aproximadas de los individuos de la población permitió analizar su estructura de edades y construir una tabla de vida estática a partir de estos datos.

Tabla 1. Categorías de altura acumulada de *Neobuxbaumia macrocephala*

Categoría de altura total acumulada (cm)	No.de individuos
1-5	24
5.1-10.0	22
10.1-20.0	14
20.1-40.0	23
40.1-60.0	19
60.1-120.0	25
120.1-200.0	16
200.1-500.0	21
500.1-820.0	17
820.1-2276.0	22

3.4.1 Fecundidad

En el campo se realizó un conteo de estructuras reproductivas en los individuos marcados en mayo-junio de 1997 y de 1998; esto se hizo con la ayuda de un espejo de 25x25 cm que se colocó en la parte superior del estadal y en cuyo reflejo se contaron, con binoculares, las flores y frutos producidos por cada planta. De manera simultánea se hizo una colecta de frutos ($n = 25$) para contar el número de semillas por fruto y obtener una estimación del número promedio de semillas producidas por cada fruto, que resultó ser de 465.38 ± 209.11828 .

A partir del conteo de frutos que se llevó a cabo en el campo durante la temporada de fructificación de 1997, fue posible calcular el número promedio de frutos y de semillas producidos por los individuos de diferentes edades en cada temporada.

Por otro lado, se llevaron a cabo experimentos de germinación de semillas en condiciones naturales en el verano de 1997 con el objeto de conocer las probabilidades que tiene una semilla de germinar, una vez que llega al suelo. Para dichos experimentos, se eligieron 16 micrositos en el campo y cada uno se delimitó con un cuadro de metal de 30x30 cm. A todos los sitios se les marcó y registró su posición. Ocho de los sitios se encontraban cubiertos por arbustos de *Lippia graveolens* y los ocho restantes se localizaron en sitios descubiertos. El criterio para tal elección se tomó con base en el conocimiento del fenómeno de nodricismo que ocurre entre las plántulas de la familia Cactaceae con ciertas especies de arbustos (Valiente-Banuet *et al.* 1982 y 1990). Tanto en los sitios cubiertos como en los descubiertos, cuatro de los ocho cuadros fueron considerados para colocar las semillas (100 en cada cuadro), mientras que los restantes sirvieron de control para descartar el número de plántulas emergidas de manera natural en el área de estudio.

Las semillas se sembraron a fines de junio de 1997 y se revisaron mensualmente hasta junio de 1998. El porcentaje de germinación se interpretó como la probabilidad de germinar de las semillas, una vez que llegan al suelo ya sea en un sitio abierto o cerrado. Como se estima que para el sitio de estudio la proporción de sitios abiertos y

de sitios cerrados es aproximadamente de 1:1, entonces la probabilidad de germinación de una semilla que llega al suelo se calculó a partir del promedio del porcentaje de germinación entre los dos tratamientos considerados.

Cabe destacar el hecho de que el registro de los datos de germinación en 1997 se hizo mensualmente, iniciando un mes después de haber introducido las semillas al campo. A diferencia de esto, en 1998 se siguió la germinación diariamente durante los cuatro días posteriores a la siembra de las semillas y posteriormente se realizó un seguimiento mensual. Es posible que por esta razón la probabilidad de germinar obtenida durante 1997 resultó menor que la probabilidad de germinar al año siguiente.

La fecundidad de los individuos de diferentes edades (valor de m_x de la tabla de vida) se estimó como el número de plántulas que produce un individuo promedio de cada edad, y que es una función del número de semillas producidas y de su probabilidad promedio de germinación.

3.4.2 Supervivencia de plántulas

Con el objeto de analizar el destino de los individuos de menos de un año de edad, se llevaron a cabo experimentos de introducción de plántulas al campo y seguimiento de su supervivencia a través del tiempo. Para esto, se obtuvieron plántulas a partir de la germinación de semillas en condiciones controladas en la Ciudad de México en el verano de 1997. Estas plántulas se mantuvieron 15 días en una cámara Conviron con un fotoperíodo de 12:12, con temperatura fluctuante (15°C - 30°C) y riego cada tercer día. El porcentaje de germinación bajo estas condiciones fue de 85% con sustrato de Agar y 79% en tierra preparada (una parte de tierra cernida, una parte de gravillas finas y una parte de agrolita) esterilizada a 120°C una hora. Posteriormente se transplantaron a germinadores de plástico en un sustrato de 50% tierra y 50% agrolita, previamente esterilizadas, y se mantuvieron en el invernadero (temperaturas de 22°C - 35°C y riego semanal) hasta que cumplieron dos meses de edad. Al cabo de este tiempo se llevaron al campo y se transplantaron (Septiembre de 1997). Para esto se

marcaron en el suelo diez cuadros de 30 x 30 cm, cinco al descubierto y cinco bajo arbustos de *Lippia graveolens*. En cada cuadro se sembraron 30 plántulas, equidistantes entre ellas y señaladas con palillos de color para facilitar su localización. La sobrevivencia de estas plántulas se siguió mensualmente durante un año.

Con estos datos se construyeron curvas de sobrevivencia de plántulas bajo diferentes condiciones y se obtuvo la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas al cabo de un año. Esta probabilidad se utilizó para estimar el número de plántulas de menos de un año que debieron estar presentes en el campo en el momento en el que se realizó el muestreo inicial (junio de 1997) y que seguramente fueron pasadas por alto debido a su pequeño tamaño. Este dato era necesario para incorporarlo en la tabla de vida estática y no se pudo observar o contabilizar directamente, puesto que los individuos de esa edad son sumamente pequeños y frecuentemente se entierran. Así, para calcular el número de plántulas que supuestamente estaban presentes en el área muestreada se partió del siguiente razonamiento:

- En el muestreo realizado en junio de 1997 se observó solamente una plántula de 1 cm de altura que, de acuerdo a los cálculos, corresponde aproximadamente a un año de edad.
- Según los resultados de los experimentos de establecimiento de plántulas detallados con anterioridad, se obtuvo una curva de sobrevivencia que se ajustó adecuadamente a una función exponencial decreciente, dada por la siguiente fórmula:

$$y_t = y_0 e^{-mt}$$

en donde y_t es la proporción de plántulas sobrevivientes al tiempo t , y_0 es la proporción inicial de plántulas (i.e., la ordenada al origen), e es la base de los logaritmos naturales, m es la tasa de decrecimiento de la función exponencial, y t es el tiempo. Para el caso de la función exponencial decreciente ajustada a los datos de sobrevivencia de plántulas, el valor de los parámetros fue de $y_0 = 1.1665$, y $m = 0.0133$ ($R^2 = 0.9523$). De esta forma, la función quedó como sigue:

$$y = 1.16e^{-0.0133x}$$

- Así, el valor de la ordenada al origen representa la proporción de plántulas presentes al tiempo 0. Para convertir esta proporción a número inicial de plántulas, se siguió el siguiente razonamiento: si se observó solamente una plántula de un año de edad en el campo, y esa plántula representa una proporción de 0.01 de la población inicial de plántulas (de acuerdo con las probabilidades de sobrevivencia de plántulas), entonces una proporción del 1.16 (y_0) equivale a 116 plántulas presentes en el tiempo 0.
- Así, se obtuvo que la cohorte original de la que provino esa plántula de 1 cm de altura tuvo que ser de 116 plántulas. Este valor se utilizó como el número de individuos presentes de la categoría inicial (0-1 años) para llevar a cabo el análisis de sobrevivencia posterior con el programa Glim versión 3.77 (Crawley 1993. Ver más adelante).

3.5 Construcción de la tabla de vida estática

Una tabla de vida estática parte de la estructura de edades observada en una población y trabaja bajo el supuesto de que esta estructura refleja el comportamiento de una cohorte a través del tiempo. Sin embargo, en una estructura de edades generalmente tenemos algunas clases mejor representadas que otras, lo cual, a la hora de construir la tabla de vida, puede dar lugar a valores de l_x , de q_x y de d_x que no tienen un sentido biológico. Así, la columna de n_x (observada) de la que parte la tabla de vida, debe "suavizarse" para dar lugar a una nueva columna de n_x (calculada) que refleje una función monotónica decreciente y que pueda usarse como base para construir la curva de supervivencia. Para construir esta columna de n_x (calculada) se llevó a cabo un análisis de supervivencia con el programa GLIM versión 3.77 (Crawley 1993).

Para obtener la columna de n_x (calculada) se multiplicó el número de plantas que había en cada categoría de edad por un valor de supervivencia obtenido a partir del análisis de supervivencia en el programa GLIM (ver. 3.77). Este valor de supervivencia integra la edad, el tiempo de estudio y el destino observado de los individuos de cada edad (murió/ no murió); de esta integración, el programa nos proporciona dos variables de enlace (alfa y gama) que permiten ajustar los datos de n_x (observada) para obtener una función Weibull decreciente que represente la relación entre la edad y la supervivencia. El valor de supervivencia (S) de los individuos de la edad t se calcula como sigue:

$$S(t) = e^{-\gamma t^\alpha}$$

en donde e es la base de los logaritmos naturales, α es una constante que indica la manera en la que varía la mortalidad a través del tiempo (*i.e.*, si se concentra en las primeras etapas del ciclo de vida, en las últimas, o si es constante en el tiempo) y γ es, a su vez, una función de α y de μ (edad promedio de muerte) y se calcula como sigue:

$$\gamma = \mu^{-\alpha}$$

A partir de la columna de n_x (calculada) se construyó el resto de la tabla de vida, obteniendo las columnas l_x , d_x , q_x , y e_x . Cabe hacer notar que, como *N. macrocephala* tiene una longevidad muy alta (alrededor de 160 años) se comprimió la columna de n_x (calculada) para calcular la tabla de vida por categorías de edad con intervalos de cinco años. Finalmente, la columna de m_x se calculó como se explicó anteriormente (sección c del presente capítulo); esto último permitió estimar una serie de medidas de la dinámica poblacional, como se señala a continuación.

3.6 Dinámica poblacional

Los descriptores principales de la dinámica poblacional, es decir, de la manera en la que el tamaño poblacional está variando en el tiempo, son los siguientes:

- R_0 (Tasa Reproductiva Neta): nos habla de la velocidad a la que se multiplica la población en el tiempo que dura una generación.
- G (tiempo generacional): nos dice la edad promedio a la que los padres tienen a su descendencia.
- r (Tasa intrínseca de crecimiento poblacional): es el número de individuos por individuo por unidad de tiempo.
- λ (Tasa finita de crecimiento poblacional): es la tasa a la que se multiplica la población entre el tiempo t y el tiempo $t+1$.

Estos valores se obtuvieron a partir de la tabla de vida estática, según las ecuaciones que se presentaron en el primer capítulo. Al obtener estos valores, es posible comprender de manera más completa la dinámica de la población de *N. macrocephala* y evaluar su estado de conservación actual. Asimismo, los resultados obtenidos de este análisis podrán ser comparados con el análisis demográfico por tamaños (matrices de proyección poblacional) que se llevó a cabo en esta especie (Esparza 1998), para la misma población y el mismo periodo de tiempo que comprende el presente estudio.

Capítulo 4. Resultados

4.1 Cálculo de la edad

4.1.1 Cálculo de la edad a partir del tamaño

Para cada una de las 10 categorías de tamaño establecidas, se llevó a cabo un análisis de regresión lineal simple a fin de describir con mayor detalle la tasa de crecimiento en las plantas, al relacionar las alturas acumuladas en junio de 1997 y junio de 1998 (Fig. 4). En cada caso la pendiente de la curva representó la tasa de crecimiento. En la Fig. 4 y en la Tabla 2 puede observarse que existen diferentes tasas de crecimiento de acuerdo a la categoría de tamaño. De manera general, las tasas de crecimiento tienden a disminuir conforme aumenta la altura; estas tasas de crecimiento individual (pendientes) varían entre 1.019 y 1.306. Los coeficientes de correlación (R^2) de las regresiones lineales ajustadas muestran una amplia dispersión en los valores de las primeras tres categorías de tamaño. Sin embargo, conforme el tamaño aumenta tenemos, de manera general, un incremento en los coeficientes de correlación, dado por una menor variabilidad de los datos. Esto se ve reflejado también en las desviaciones estándar de la pendiente que se muestran en la Tabla 2, y a partir de las cuales se calculó la desviación estándar de la curva de crecimiento que se presenta en la Fig 5.

Tabla 2. Pendiente de la relación lineal "tamaño en 1997 vs. tamaño en 1998", interpretada como la tasa de crecimiento por categoría de tamaño. Se presenta el número de individuos por categoría, el coeficiente de correlación de la regresión y la desviación estándar de la pendiente.

Categoría (altura en cm)	No. de individuos	m (pendiente)	R ² (Coeficiente de correlación)	P< 0.000001	Error estándar de m (+/-)
0-5	24	1.3068	0.5991	0.000001	0.0152
5-10	22	1.2031	0.4059	0.000001	0.0106
10-20	14	1.1437	0.3224	0.000001	0.0152
20-40	23	1.0901	0.8923	0.000001	0.0029
40-60	19	1.0682	0.7046	0.000001	0.0038
60-120	25	1.0359	0.9012	0.000001	0.0025
120-200	16	1.0248	0.9602	0.000001	0.0016
200-500	21	1.0198	0.9551	0.000001	0.0028
500-820	17	1.0400	0.9774	0.000001	0.0027
820-2276	22	1.0360	0.9964	0.000001	0.0009

Así a partir del conocimiento de las diferentes tasas de crecimiento individual por categoría de tamaño, se construyó la curva de crecimiento individual de *N. macrocephala* a través del tiempo (Fig. 5).

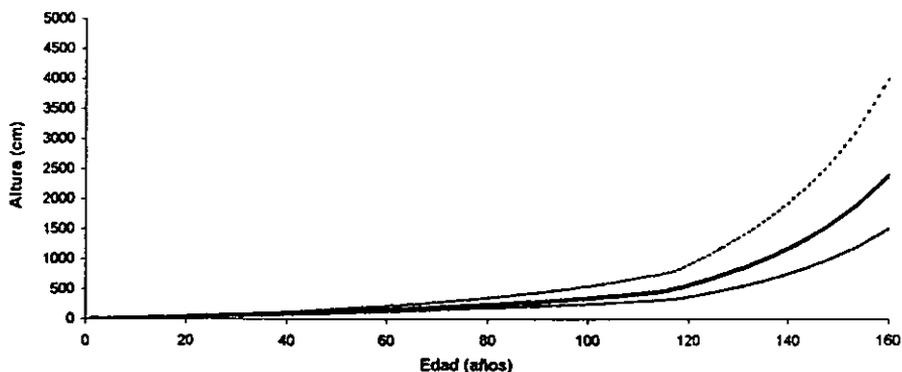


Figura 5. Curva de crecimiento de *Neobuxbaumia macrocephala* (línea central gruesa). Las líneas punteadas de color claro se refieren al error estándar de la curva.

De esta curva puede observarse que el ciclo de vida de *N. macrocephala* puede durar más de 180 años, edad a la cual se espera que un individuo tenga alrededor de 2500 cm de altura total acumulada. Sin embargo, nótese que el nivel de incertidumbre en el cálculo de la edad a partir del tamaño va aumentando a edades mayores, puesto que las curvas que describen el error estándar de la curva de crecimiento se van separando poco a poco.

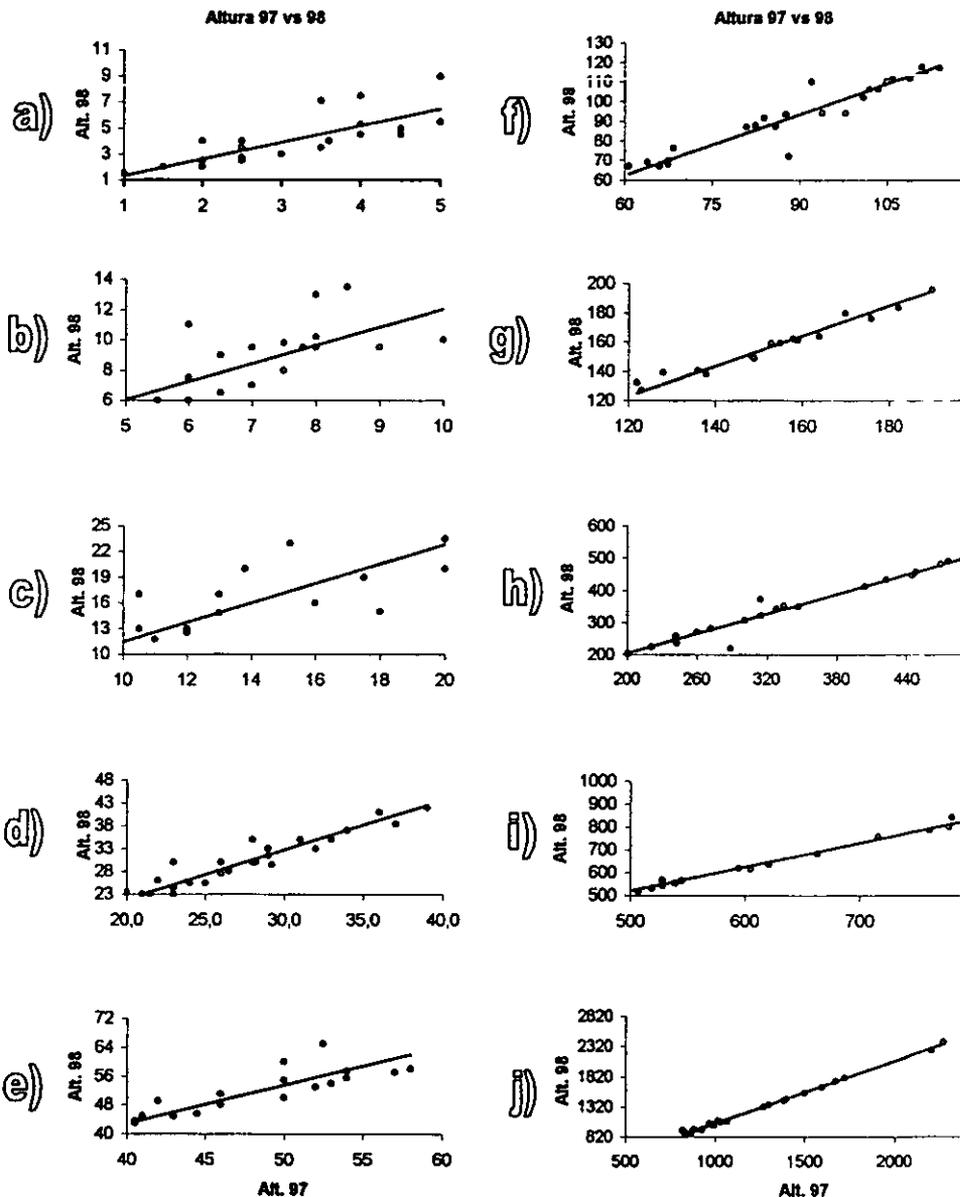


Figura 4. Relación entre alturas en años sucesivos de *N. macrocephala* en diferentes categorías de tamaño: a) 0-5cm, b) 5-10cm, c) 10-20cm, d)20-40cm, e)40-60cm, f)60-120cm, g)120-200cm, h) 200-500cm, i) 500-800cm, j) 800-2500cm.

4.2 Estructura de Edades

A partir de la estimación de la edad, se pudo describir la estructura de edades de la población, según su estado en junio de 1997 (Fig. 6). Aquí se aprecia que alrededor del 80% de los individuos de la población pertenecen a las categorías juveniles (plantas pre-reproductivas, menores de 95 años de edad según los intervalos establecidos), mientras que el restante 20% de la población conforma a los individuos adultos. También se puede apreciar, de manera general, que existen dos intervalos de edad con una frecuencia alta de individuos: el primero se encuentra en la categoría que va de 1 a 30 años (49.5% de la población) y el segundo en las categorías de 111 a 135 años (14.7%); por otro lado, existen muy pocos individuos representando las categorías que incluyen plantas con una edad de 66 a 105 años (16 individuos = 7.84%).

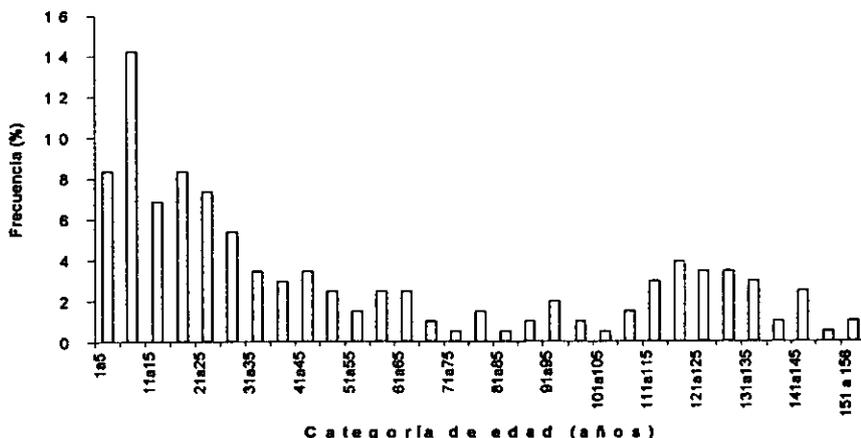


Figura 6. Estructura por edades de *Neobuxbaumia macrocephala*

En la gráfica de estructura de edades presentada en esta sección (Fig. 6) únicamente se incluyeron a los individuos observados en el campo, y no se tomaron en cuenta al número calculado de plántulas que se estima que podrían haber estado presentes en la población (ver sección 3.2 de la Metodología), como se hizo para la construcción de la tabla de vida.

4.3 Fecundidad

La fecundidad de los individuos de diferentes categorías de edad se estimó partiendo de dos parámetros fundamentales: por un lado, el conteo del número de frutos producidos por cada planta durante la época de fructificación (y el cálculo del número promedio de semillas por fruto y, por otro lado, los experimentos de germinación llevados a cabo en el campo. En estos últimos experimentos se obtuvo que para 1997 el porcentaje de germinación fue de 0.25% (es decir, dos semillas germinadas de un total de 800 semillas) y para 1998 fue de 4.75%. Estos porcentajes representan el promedio de lo que se obtuvo en los dos tratamientos considerados: sitios abiertos y sitios cerrados.

Así, tenemos que el número promedio de semillas por fruto (465.38 semillas) se multiplicó por el número de individuos de cada categoría y este valor, a su vez, se multiplicó por la probabilidad de germinación obtenida en 1997 para dar lugar al valor de fecundidad que sería incorporado a la tabla de vida, y que se desglosa en la Tabla 3. Aquí puede observarse que a partir de la categorías de los 95-99 años se observa una constancia en la reproducción. A partir de esta edad se observa reproducción prácticamente en todas las categorías y existe una tendencia a una mayor fecundidad hacia las categorías de edad más viejas, siendo los individuos de la categoría de 140 a 144 años aquellos con los valores máximos de fecundidad en la población.

Tabla 3. Fecundidad de *N. macrocephala* para diferentes categorías de edad. El número promedio de semillas por individuo se multiplicó por la probabilidad de germinación de 1997 (0.0025= 0.25%) para obtener el valor de m_x .

Categoría de edad (años)	No. Promedio de frutos/categoría	No. Promedio semillas/individuo	m_x
0-4	0	0	0
5-9	0	0	0
10-14	0	0	0
15-19	0	0	0
20-24	0	0	0
25-29	0	0	0
30-34	0	0	0
35-39	0	0	0
40-44	0	0	0
45-49	0	0	0
50-54	0	0	0
55-59	14	3194.66	7.987
60-64	0	0	0
65-69	0	0	0
70-74	0	0	0
75-79	0	0	0
80-84	0	0	0
85-89	0	0	0
90-94	0	0	0
95-99	5	760.63	1.902
100-104	5	1140.63	2.852
105-109	0	0	0
110-114	2	304.25	0.761
115-119	32	1622.68	4.057
120-124	9	821.48	2.054
125-129	31	1829.56	7.074
130-134	57	3251.71	8.129
135-139	28	2129.77	5.324
140-144	50	11409.50	28.524
145-149	17	1939.615	4.849
150-154	50	11409.5	28.524
155-159	29	6617.51	16.544

Nota: (m_x = No. promedio de plántulas con las que se espera que contribuya un individuo de cada categoría a la siguiente generación)

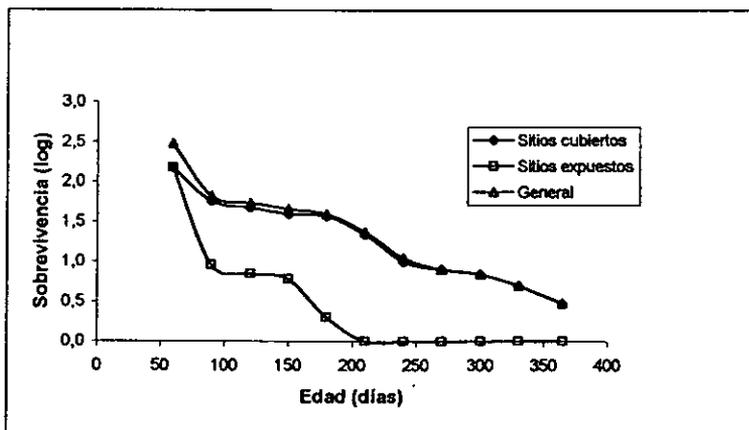
4.4 Supervivencia de plántulas

Los resultados de esta sección muestran que, para ambos años la mortalidad de plántulas fue mucho mayor y más rápida en los lotes totalmente expuestos a la luz solar que en aquellos que se encontraban bajo matorrales de *Lippia graveolens* (Fig. 7). En 1998 las plantas bajo exposición total murieron durante el primer mes después del trasplante, mientras que en 1997 la mortalidad total en este tratamiento se observó hasta el noveno mes después de la siembra.

En la Fig. 7 se muestra la supervivencia de las plántulas de cada tratamiento por separado y también se presenta una "curva general", que toma en cuenta el total de las plántulas de los dos tratamientos. Con respecto a esta curva general, comparando entre años, puede verse que existen diferencias en cuanto a la velocidad de mortalidad: las plántulas de 1997 muestran una supervivencia mayor después del primer mes de trasplante en comparación con las de 1998. Sin embargo, la supervivencia final al cabo de un año fue mayor en 1998 que en el año anterior. Estos datos no se sometieron a un análisis estadístico riguroso, pues únicamente se presentan en plan informativo; en realidad, fueron solamente los datos de 1997 los que se utilizaron para construir la tabla de vida.

Aunque los datos detallados de supervivencia de plántulas no se utilizaron para la construcción de la tabla de vida, sí se utilizó el valor de la probabilidad de supervivencia de plántulas de 1997 (tres plántulas supervivientes de 300 trasplantadas = 0.01) para calcular el número aproximado de plántulas que debieron estar presentes en el campo al momento del muestreo inicial (ver sección 3.4 de la Metodología).

a)



b)

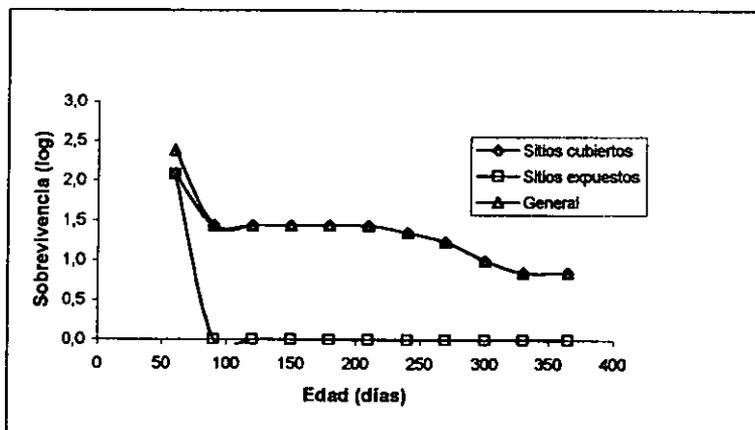


Figura 7. Probabilidad de sobrevivencia de plántulas de *Neobuxbaumia macrocephala* bajo la sombra de arbustos y expuestas a la radiación solar. La curva marcada como "general", se refiere al conjunto de las plántulas de ambos tratamientos. La letra a corresponde al período 1997- 1998 y la letra b al período 1998-1999.

4.5 Tabla de vida estática

La base de la construcción de la tabla de vida estática para *Neobuxbaumia macrocephala* fue la estructura de edades observada en 1997 y las observaciones de sobrevivencia de todos los individuos muestreados en el campo. Así, la tabla de vida estática (Tabla 4) cuenta con una columna de "n_x observada", que se refiere a la estructura de edades de la población, según el muestreo de tamaños de 1997. Posteriormente se presenta una columna de "n_x calculada", que se obtuvo mediante el análisis de sobrevivencia llevado a cabo con el programa GLIM, según se detalló en la sección 3.5 de la Metodología. A partir de esta última columna se calculó el resto de la tabla de vida, incluyendo la columna de l_x, que se utilizó para construir la curva de sobrevivencia (Fig. 8).

Para calcular la columna de "n_x calculada", se utilizó la siguiente función, derivada de procesamiento de los datos de sobrevivencia en el programa GLIM (Crawley 1993):

$$S(t) = e^{-0.18544959 t^{0.44537}}$$

El valor de α es menor a 1 (0.44537), lo cual, según Crawley (1993), nos habla de que el riesgo de mortalidad es alto al inicio de la vida y va disminuyendo conforme los individuos van envejeciendo. Esto nos estaría hablando de una curva de sobrevivencia del tipo III, como en efecto se obtuvo para esta especie (Fig. 8).

Al analizar las columnas de la tabla de vida (Tabla 4) se observa que la sobrevivencia va disminuyendo con la edad. La mortalidad más alta se observa en la primera categoría y posteriormente va disminuyendo, tanto en la columna de d_x como en la de q_x. La esperanza de vida aumenta a partir de la primera categoría y hasta la categoría de 25-29 años; posteriormente va disminuyendo conforme aumenta la edad, reflejando

que los individuos se van acercando al final de su vida. La esperanza de vida de los individuos de la primera categoría es menor que el valor observado en categorías posteriores, reflejando la alta tasa de mortalidad que se observa durante las fases tempranas de la vida. Nótese que algunas de las columnas que se presentan en la tabla de vida (L_x y T_x) no tienen un significado biológico inmediato sino que se utilizan para calcular otros parámetros, como la e_x .

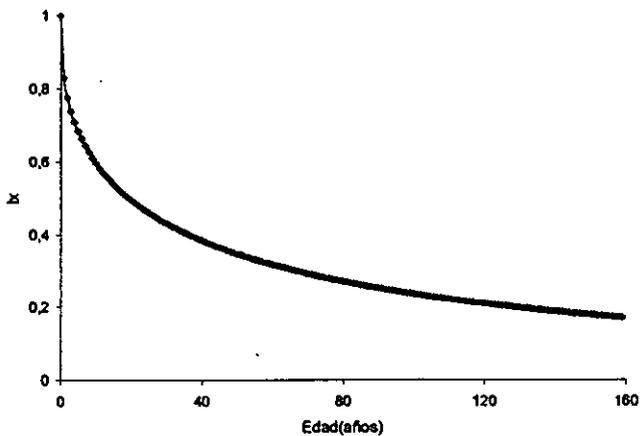


Figura 8. Curva de sobrevivencia (l_x) de *N. macrocephala* a partir de la ecuación:

$$S(t) = e^{-0.185177961 t} \quad 0.44537$$

Tabla 4. Tabla de vida de *Neobuxbaumia macrocephala*

Cat.de altura (cm)	Cat. de edad x	Frecuencia	Frecuencia	sobrevivencia lx	Mortalidad dx	Indice de mort. qx	Lx	Tx	Esperanza	
		observada rx	calculada rx						de vida ex	Fecundidad mx
0a2,23	0a4	124	470,603	1,000	0,204	0,204	0,898	12,086	67,299	0,000
2,24a7,20	5a9	29	374,525	0,796	0,091	0,114	0,750	11,188	74,544	0,000
7,21a15,60	10a14	18	331,784	0,705	0,064	0,090	0,673	10,438	77,519	0,000
15,61a26,59	15a19	16	301,864	0,641	0,049	0,077	0,617	9,764	79,149	0,000
26,60a40,41	20a24	13	278,703	0,592	0,040	0,068	0,572	9,148	79,939	0,000
40,42a56,21	25a29	17	259,811	0,552	0,034	0,061	0,535	8,575	80,119	0,000
56,22a69,06	30a34	9	243,886	0,518	0,029	0,056	0,504	8,040	79,819	0,000
69,07a82,26	35a39	1	230,153	0,489	0,026	0,052	0,476	7,537	79,121	0,000
82,27a97,98	40a44	7	218,111	0,463	0,023	0,049	0,452	7,060	78,082	0,000
97,99a114,29	45a49	10	207,414	0,441	0,020	0,046	0,431	6,608	76,743	0,000
114,30a129,19	50a54	3	197,813	0,420	0,018	0,044	0,411	6,178	75,134	0,000
129,20a146,04	55a59	2	189,123	0,402	0,017	0,042	0,393	5,767	73,280	7,987
146,05a165,08	60a64	7	181,202	0,385	0,015	0,040	0,377	5,373	71,199	0,000
165,09a185,69	65a69	3	173,939	0,370	0,014	0,038	0,362	4,996	68,908	0,000
185,70a204,83	70a74	2	167,244	0,355	0,013	0,037	0,349	4,633	66,417	0,000
204,84a225,95	75a79	1	161,047	0,342	0,012	0,036	0,336	4,284	63,739	0,000
225,96a249,24	80a84	2	155,287	0,330	0,011	0,035	0,324	3,948	60,881	0,000
249,25a274,94	85a89	2	149,914	0,319	0,011	0,034	0,313	3,624	57,852	0,000
274,95a303,28	90a94	2	144,888	0,308	0,010	0,033	0,303	3,311	54,659	0,000
303,29a334,55	95a99	3	140,172	0,298	0,009	0,032	0,293	3,008	51,306	1,902
334,56a396,04	100a104	2	135,737	0,288	0,009	0,031	0,284	2,715	47,799	2,852
396,05a407,08	105a109	1	131,555	0,280	0,008	0,030	0,275	2,431	44,142	0,000
407,09a449,05	110a114	3	127,604	0,271	0,008	0,029	0,267	2,156	40,339	0,761
449,06a537,08	115a119	9	123,864	0,263	0,008	0,029	0,259	1,888	36,393	4,057
537,09a655,49	120a124	5	120,318	0,256	0,007	0,028	0,252	1,629	32,308	2,054
655,50a792,93	125a129	5	116,950	0,249	0,007	0,027	0,245	1,377	28,086	7,074
792,94a946,46	130a134	8	113,746	0,242	0,006	0,027	0,238	1,132	23,730	8,129
946,47a1129,73	135a139	6	110,693	0,235	0,006	0,026	0,232	0,893	19,241	5,324
1129,74a1348,48	140a144	2	107,781	0,229	0,006	0,026	0,226	0,661	14,822	28,524
1348,49a1609,58	145a149	4	105,000	0,223	0,006	0,025	0,220	0,435	9,874	4,619
1609,59a1921,25	150a154	2	102,341	0,217	0,005	0,025	0,215	0,215	5,000	18,521
1921,26a2293,26	155a159	2	99,796	0,212	0,005	0,025	0,215	0,000	0,000	16,541

4.6) Dinámica poblacional

En la Tabla 5 se presentan las principales medidas de la dinámica poblacional, obtenidas de la tabla de vida según se detalló en la Introducción. Se encontró que la edad promedio a la que los padres tienen a su descendencia (G) es a los 131.3 años. El número promedio de descendientes que deja una planta a lo largo de su vida es de 28.699 individuos (R_0). La población está creciendo lentamente, a una tasa de 0.03 individuos por individuo por año (r), lo que implica que, cada año, la población se multiplica 1.03 veces (λ).

Tabla 5. Medidas de la dinámica poblacional que se obtuvieron a partir de la tabla de vida.

Medidas de Dinámica poblacional	valores
G	131.309
R_0	28.699
r	0.026
λ	1.026

Capítulo 5. Discusión

Los resultados del análisis demográfico por edades presentados en este trabajo permiten por un lado, evaluar el estado de la población en términos de su dinámica numérica y, por otro, analizar algunas particularidades de la historia de vida de la especie en estudio. Una de las ventajas de trabajar con una planta en la que el tamaño refleja casi directamente la edad de los individuos (Steenbergh y Lowe 1977), es precisamente la posibilidad de analizar aspectos de la historia de vida de la especie que están relacionados con la edad. A continuación se presentará un breve análisis de los resultados de este aspecto del trabajo, y posteriormente se abundará sobre la relevancia de los resultados demográficos estrictamente.

5.1 Atributos de historia de vida de *Neobuxbaumia macrocephala*.

El conocimiento de algunos aspectos de la historia de vida de *N. macrocephala*, tales como la longevidad total, la edad a la primera reproducción, el cambio de la fecundidad según la edad de las plantas, etc., resultó de gran interés, puesto que a pesar de que en los últimos años se han empezado a estudiar cactáceas columnares desde un punto de vista poblacional, pocos trabajos habían abordado estos aspectos en particular. Como era de esperarse y como se había sospechado para la mayoría de las cactáceas columnares, *N. macrocephala* es considerablemente longeva, llegando a edades de alrededor de 165 años. Ahora, es necesario tomar en cuenta que esta estimación de la edad presenta un error importante (Fig. 5), además de que en el campo se observaron individuos de un tamaño aún mayor que el de los individuos más grandes considerados en este estudio. Por esta razón, sería posible pensar que la longevidad total de *N. macrocephala* se encuentra por encima de los 200 años de edad, lo cual coincide con las estimaciones que se han realizado, por ejemplo, para *N. tetetzo* de hasta 250 años o más (Núñez 1993), o para *Carnegiea gigantea* (175 años – Turner *et al.* 1969). En comparación con otras cactáceas columnares o candelabrifórmes, *Neobuxbaumia macrocephala* es una planta que no presenta muchas ramificaciones. El número máximo de ramas que puede presentar un individuo es de alrededor de 10 y los

individuos se empiezan a ramificar cerca de los 280 cm de altura en promedio, que corresponde a una edad aproximada de 90 años. Esta forma de crecimiento resulta idónea para realizar análisis de crecimiento que nos permitan estimar edades en función de las tasas de crecimiento. El modelo utilizado aquí para calcular la edad de *N. macrocephala* es, de manera general, similar a los propuestos para otras especies de cactáceas columnares, como *Carnegiea gigantea* (Steenbergh y Lowe 1977), *Stenocereus thurberi* y *Lophocereus schottii* (Parker 1988) y *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís 1995); en estos modelos se calcula la tasa de crecimiento en altura en un lapso de tiempo conocido, lo que nos da la pauta para calcular la edad de los individuos de diferentes alturas en una población.

Uno de los resultados más interesantes que nos brindan los estudios de cactáceas basados en la edad es, por ejemplo, el de *Cephalocereus columna-trajani*. Normalmente esta planta alcanza la edad reproductiva cerca de los 70 años, a diferencia de *N. macrocephala* que la alcanza a los 95; sin embargo, cuando el tallo de *C. columna-trajani* ha sufrido algún daño, puede llegar a retrasar su edad reproductiva hasta 60 años (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís 1995).

Es importante hacer notar que la tasa de crecimiento de los individuos de *N. macrocephala* va cambiando según su tamaño; en este trabajo se calculó esta tasa de crecimiento para 10 categorías de tamaño diferentes y, de manera general, resultó ser mayor para individuos más pequeños, disminuyendo hacia tallas mayores (Tabla 2). Las tasas de crecimiento que se reportaron para *N. macrocephala* (tercera columna de la Tabla 2) se refieren al número de veces que un individuo incrementa su tamaño de un año al siguiente. Por ejemplo, un individuo de entre 0 y 5 cm de altura incrementa su tamaño 1.3 veces en el lapso de un año. Así, una planta de 5 cm de altura alcanzaría 6.5 cm en el tiempo de un año (1.5 cm/año). Por otro lado, un individuo de entre 500 y 820 cm de altura en promedio, incrementa su tamaño 1.04 veces en un año. Así, una planta de 820 cm de altura alcanzaría, al cabo de un año, 853 cm de altura (33 cm/año). De esta forma, aunque el aumento neto en centímetros sea mayor en plantas de mayor tamaño, la tasa relativa de crecimiento es más lenta comparada con la de plantas pequeñas.

El análisis de las tasas de crecimiento en otras cactáceas rara vez se presenta en los términos en los que se analizó en el párrafo anterior, por lo cual resulta muy difícil evaluar efectivamente la manera en la que esta variable se va modificando a lo largo del ciclo de vida de las plantas. Por ejemplo, los individuos de menos de 1 m de altura de *Lophocereus schottii* crecen alrededor de 6 cm/año, mientras que cuando alcanzan alturas superiores a 5 m, crecen un promedio de 88 cm/año (Parker 1988). Por su parte, Zavala Hurtado y Díaz-Solís (1995) reportan que las plantas de *Cephalocereus columna-trajani* crecen 11 cm/año. Las plántulas de *Pahycereus pringlei* crecen entre 1 y 3 cm/año, mientras que los adultos crecen hasta 30 cm/año (Nolasco et al. 1996). Los individuos de *Carnegia gigantea* pueden crecer 0.2 cm/año, 0.5 cm/año o 0.4 cm/año, dependiendo de su edad (entre 1 y 13 años) (Steenbergh y Lowe 1977; Jordan y Nobel 1982). Como puede verse, a pesar de que los datos reportados para estas especies nos brindan información valiosa, la forma de presentarlos puede ser difícil de interpretar e imposible de comparar entre especies, mientras que las tasas relativas de crecimiento reportadas para las distintas categorías de tamaño de *N. macrocephala* (Tabla 2) no presentan ese problema. Así, se sugiere que este tipo de análisis se adopte también para otras especies, puesto que la tasa de crecimiento individual y su variación a lo largo del ciclo de vida de las especies son atributos de historia de vida de gran interés para ampliar nuestro conocimiento sobre la biología de las cactáceas en general.

Es importante señalar que, para obtener las edades aproximadas de *N. macrocephala*, fue necesario incorporar un dato que se pudiera interpretar como la altura al tiempo 0, lo cual biológicamente no tiene mucho sentido. Sin embargo, es un punto de partida del modelo de crecimiento exponencial que debe calcularse con el mayor cuidado posible, debido a que los cálculos que se desprenden de dicho modelo son altamente sensibles al valor del tamaño inicial; por esta razón, se decidió incorporar algún valor del tamaño real de las plántulas durante su primer año de vida. En este punto consideré sumamente importante obtener esta primera medida de altura por observación directa en el campo: las plántulas más pequeñas observadas en el campo (y que se asumió que tenían un año de edad al momento del muestreo) tenían en promedio 1 cm de altura, lo cual, al intrapolar la ecuación de crecimiento exponencial al

tiempo 0, dio como resultado un valor de altura al tiempo 0 de 0.76 cm . El cálculo de la edad a partir del modelo exponencial es sumamente sensible al valor de la altura al tiempo 0 (Quijas 1999), por lo que la incertidumbre que existe acerca de los tamaños y las tasas de crecimiento reales durante el primer año de edad, nos llevan consecuentemente a una incertidumbre mucho mayor de las edades a tallas mayores.

De acuerdo con los resultados, se obtuvo que los individuos de *N. macrocephala* alcanzan la madurez reproductiva aproximadamente a los 95 años de edad, momento en el cual comienzan a contribuir efectivamente al crecimiento de la población. Al igual que otros cálculos relacionados con la obtención de las edades, este también tiene un porcentaje de error; sin embargo, esta aproximación nos habla de algunas de las limitantes intrínsecas que esta especie tiene para incrementar el tamaño de sus poblaciones (Esparza 1998). Si tomamos en cuenta que las probabilidades de llegar a los 95 años son menores de 0.3, entonces podemos ver que una proporción muy baja de los individuos que inicialmente se establecen como parte de una cohorte va a tener realmente la posibilidad de contribuir al crecimiento futuro de la población.

5.2 Comportamiento demográfico de *N. macrocephala*.

a) Estadios tempranos.

Una de las etapas del ciclo de vida de las plantas que presenta mayor vulnerabilidad es el establecimiento y la sobrevivencia de plántulas; es generalmente durante esta etapa cuando se presenta un filtro poblacional muy intenso que solamente algunos individuos logran pasar (Harper 1977; Silvertown & Lovett-Doust 1993). En las cactáceas en particular, las condiciones de aridez e intensa insolación de los hábitats en los que viven constituyen un filtro aún más importante para el establecimiento de plántulas (Despain 1974; Turner 1966). Por otro lado, la germinación de semillas en este grupo taxonómico generalmente no presenta mayores problemas (Rojas-Arechiga *et al.* 1995; Godínez y Valiente-Banuet 1998; Ruedas 1999). De la misma forma, las semillas de *N.*

macrocephala presentan una elevada tasa de germinación en condiciones controladas (85% - Esparza 1998).

Los resultados de germinación en condiciones controladas nos hacen suponer que en el campo la germinación también podría ser alta, puesto que la fructificación y la liberación de las semillas ocurre poco antes de la temporada de lluvias. Sin embargo, los resultados de este trabajo muestran que la probabilidad de germinación que se obtuvo en el campo fue muy baja (0.25% en 1997 y 4.75% en 1998). Aquí es necesario tomar en cuenta que el seguimiento de los experimentos de germinación, sobre todo en 1997, se realizó de manera muy espaciada, lo que seguramente llevó a que se pasaran por alto eventos de germinación que ocurrieron entre visita y visita. Aún así, el hecho de que de un mes al siguiente no se observaran semillas germinadas indica que, aunque la germinación se dé de manera exitosa, la probabilidad de que estas semillas recién germinadas mueran es tan alta que no se logran mantener ni siquiera por el periodo de un mes. Esta alta mortalidad está en gran medida determinada por las condiciones de intensa insolación que frecuentemente llevan a la deshidratación del sustrato, incluso durante la temporada húmeda. Además, se han observado hormigas y otros insectos llevándose las plántulas de otras cactáceas (Valiente-Banuet y Ezcurra 1994; Mandujano 1996), lo cual también podría estar ocurriendo con *N. macrocephala*.

Una vez que germinan las semillas, el periodo de establecimiento es sumamente importante, puesto que de su éxito depende la capacidad de incremento numérico de la población. En *N. macrocephala* la mortalidad de las plántulas introducidas al campo fue al cabo de un año fue del 100% cuando se sembraron en sitios expuestos, y del 98% (en 1997) y 92.4% (en 1998), cuando se sembraron bajo matorrales de *Lippia graveolens*. La mayor sobrevivencia de plántulas bajo la cobertura de estos matorrales, aunada a los altos niveles de asociación que observamos en el campo entre juveniles de *N. macrocephala* y arbustos de *L. graveolens* sugieren que esta última es la especie que juega el papel de nodriza para la cactácea en estudio. El periodo de tiempo en el que las plántulas de *N. macrocephala* son altamente dependientes de la nodriza coincide posiblemente con el breve estadio en el que estas

aún presentan un metabolismo C3, el cual les brinda la ventaja de tener tasas de crecimiento relativamente rápidas en el momento de mayor vulnerabilidad. Posteriormente, el paso a un metabolismo C4 seguramente incrementa la resistencia de estas plantas ante las condiciones ambientales, elevando su probabilidad de supervivencia una vez pasado cierto estado crítico.

Con respecto al destino de las semillas recién germinadas y las plántulas, otra cuestión que vale la pena mencionar es que la tabla de vida que se presenta en este estudio no se encuentra desglosada año por año, sino que se reporta en categorías de edad de cinco en cinco años. De esta manera, la alta mortalidad que se presenta durante los primeros meses de vida no se encuentra representada. Por ejemplo, en la tabla de vida se muestra que la probabilidad de pasar de la categoría de 0-4 años a la categoría de 5-9 años (l_x) es de 0.796. Esto supondría que de cada 100 semillas que germinan para convertirse en plántulas, casi 80 de ellas llegaría a la edad de cinco años. Esto obviamente no ocurre en la realidad, como lo sugieren los resultados de germinación y supervivencia de plántulas en el campo. Parte del problema en esta transición en particular, consistió en que como no se observaron plántulas menores a 1 año en el campo, se tuvo que estimar su número ($n= 116$) de acuerdo a la curva de supervivencia de plántulas obtenida a partir de los experimentos de campo. Adicionalmente, sólo se encontraron ocho individuos en las edades entre 1 y 4 años (para llegar a un total de 124 plantas en la categoría de 0-4 años), lo cual confirma la tendencia hacia una gran mortalidad durante el primer año. Esto en realidad no se encuentra plasmado en la tabla de vida, lo cual nos indica que el trabajar con categorías de edad en las que se tiene poca resolución con respecto a los estadios iniciales, nos puede enmascarar o suavizar en un momento dado la verdadera intensidad de los filtros poblacionales.

Una vez que las plántulas de *N. macrocephala* se han establecido con éxito, su probabilidad de mortalidad va disminuyendo conforme se incrementa su tamaño (Esparza 1998). Por otro lado, podemos reconocer varias categorías de juveniles que, por su tamaño reducido, podemos considerar aún como altamente vulnerables. Por ejemplo, según los resultados aquí reportados, deben pasar alrededor de 15 años para

que un juvenil alcance una talla de 15 cm de altura, y 25 años para alcanzar una altura de 50 cm.

5.3 Estructura de edades y tabla de vida

La estructura de edades estimada para la población de *N. macrocephala* nos puede brindar información sobre el estado en el que se encuentra la población actualmente; además, nos permite hacer inferencias sobre los eventos demográficos que ocurrieron en el pasado. La estructura de edades de esta población muestra una forma de "j" invertida, que representa, en términos generales, una mayor frecuencia relativa de individuos jóvenes que de individuos viejos. Este tipo de estructura poblacional se interpreta generalmente como la de una población con un crecimiento dinámico (Pinard 1992). Sin embargo, si la analizamos más en detalle, nos podemos dar cuenta que la primera categoría (que, por cierto, no incluye en este caso a las plántulas de 0-1 años) presenta un menor número que la segunda, lo cual sugiere que posiblemente el establecimiento de nuevos individuos en los últimos años no ha sido tan exitoso como solía ser. De cualquier forma, la abundancia relativa de individuos juveniles (menores de 95 años) es mayor (83%) que la de adultos (17%). Este mismo patrón se presenta en otras cactáceas columnares, como *N. tetetzo* (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998), *Lophocereus schottii* (Parker 1989) y *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís 1995), y en otras no columnares, como *Echinocereus triglochidiatus* (Reid et al. 1983), *Echinocactus horzonthalonius* (Reid et al. 1983) y *Mammillaria magnimamma* (Quijas 1999).

La estructura de edades de *N. macrocephala* muestra dos intervalos de edades en los que se presenta una mayor abundancia de individuos: el primero y más elevado corresponde a individuos de entre 1 y 30 años (49.5% de la población) y el segundo corresponde a individuos de entre 111 y 135 años (14.4% de la población). Este segundo intervalo, que se presenta más bien hacia edades avanzadas del ciclo de vida de la especie, probablemente coincide con un periodo relativamente largo de condiciones favorables para el establecimiento de nuevos individuos y/o una

producción mayor de semillas de los individuos reproductivos en esos años; además, entre las edades de 65 a 111 años se presentan fluctuaciones menores, lo cual podría deberse a este mismo tipo de fenómeno. De la misma manera, el análisis de la estructura de edades de *C. columna-trajani* sugiere que hace 88 a 123 años hubo altas tasas de reclutamiento, posiblemente a causa de las condiciones benignas del medio (Zavala-Hurtado y Díaz-Solis 1995).

En lo que respecta a los estadios intermedios y tardíos del ciclo de vida (*i.e.*, de los 10 años en adelante), puede observarse que se muestra un comportamiento demográfico relativamente constante. Por ejemplo, la probabilidad de mortalidad al interior de cada categoría de edad (q_x) varía entre 0.09 y 0.02, disminuyendo paulatinamente hacia las categorías de edad más avanzada. Por su parte, la sobrevivencia (l_x) también disminuye paulatinamente hacia edades mayores, presentándose los decrementos más significativos en las primeras etapas de desarrollo. Esto se ve reflejado en la curva de supervivencia de tipo III que se obtuvo, en donde la mayor mortalidad se concentra en las primeras clases, manteniéndose un ligero decremento en l_x hacia las categorías de mayor edad. Este comportamiento demográfico se ha observado también en otras cactáceas, en las que la mortalidad durante las fases tempranas de desarrollo es muy alta.

Según los resultados de la tabla de vida, la esperanza de vida aumenta hasta la categoría de 25-29 años, y a partir de ese momento disminuye poco a poco, mostrando un decremento más marcado a partir de los 115 años de edad. Inicialmente la esperanza de vida es alta, pues todavía se tienen más de 160 años de vida por delante; sin embargo, la gran mortalidad de los estadios tempranos determina que no sean estos los que presenten una mayor esperanza de vida, sino que el valor máximo se encuentre en un estadio en el que la supervivencia es substancialmente mayor. Es difícil especular con respecto al comportamiento demográfico de otras cactáceas a este nivel, pues los estudios que abordan esta área de la biología del grupo son prácticamente nulos. Los resultados que se han obtenido para *Mammillaria magnimamma* indican que esta especie también muestra una curva de supervivencia del tipo III, tiene una longevidad de alrededor de 23 años, y muestra una esperanza de

vida máxima cuando alcanza una edad de entre 6 y 8 años (Quijas 1999). Con excepción de la diferencia en la escala temporal que abarcan ambas especies, el patrón de comportamiento demográfico es muy similar entre ellas.

Los organismos de *N. macrocephala* más longevos incluidos en la muestra tienen una edad estimada de 160 años. Como se mencionó antes es posible pensar que la edad máxima que puede alcanzar una planta de esta especie sea aún superior a los 160 años; sin embargo, los organismos claramente presentan una longevidad limitada. Las causas de mortalidad en organismos viejos pueden ser variadas. De manera natural un organismo muy longevo con una biomasa considerable puede llegar a una altura crítica a partir de la cual, debido al tamaño de sus tallos, ya no puede sostenerse en pie, ocasionando su ruptura o caída. A veces se cae sólo una parte, pero otras veces puede caerse el organismo entero. En el primer caso, pueden introducirse agentes infecciosos a través de las heridas provocadas por la caída de los tallos, lo cual podría culminar con su muerte (Ganter y Starmer 1992; Zavala-Hurtado y Díaz-Solís 1994). Otra razón por la cual se pueden producir heridas en los tallos y hacerlos susceptibles a infecciones son los cortes que realizan los campesinos con machete, o las mordidas que el ganado puede provocar (observación personal).

Con respecto al comportamiento reproductivo de *N. macrocephala*, se observa que una vez pasada la etapa juvenil, la fecundidad muestra una tendencia al aumento conforme incrementa la edad, lo que indica que una planta es capaz de contribuir con un mayor número de individuos nuevos a la población mientras más longeva sea. Este patrón es muy común en plantas y responde al hecho de que los individuos más viejos o de mayor tamaño, tienen una mayor disponibilidad de recursos para asignar a la reproducción y un mayor número de meristemas disponibles para la producción de flores (Yeaton 1980; Esparza 1998). El hecho de que en la tabla de vida reportada aquí no se observe un incremento constante en la fecundidad hacia edades mayores, sino más bien una variación un poco errática, obedece seguramente a lo reducido de la muestra en las categorías de mayor edad. Por ejemplo, para las últimas dos categorías de edad se encontraron únicamente dos individuos en cada una, lo cual claramente

impide realizar una descripción detallada del comportamiento reproductivo de esas categorías.

5.4 Dinámica Poblacional y Conservación

En este análisis de la dinámica poblacional de *N. macrocephala* se han utilizado dos puntos de vista para estudiar los eventos que ocurren en diferentes fases de su ciclo de vida: por un lado, se ha seguido el crecimiento individual de las plantas, haciendo posible una estimación del tiempo que una pequeña plántula, tras su establecimiento, debe resistir las arduas condiciones del medio hasta alcanzar una edad en la que su sobrevivencia esté prácticamente asegurada, y posteriormente hasta que pueda madurar sexualmente y contribuir al crecimiento de su población; por otro lado, este tipo de análisis ha permitido abordar el estudio de la estructura poblacional y realizar una estimación, a través de la construcción de la tabla de vida, de la tasa de crecimiento poblacional. Esto último, permite realizar una evaluación preliminar del estado de conservación en el que se encuentra la población y, de acuerdo a esto, plantear estrategias para su conservación.

En este contexto, es importante señalar que paralelamente a este estudio, se llevó a cabo un análisis demográfico por categorías de tamaño, a través de la construcción de una matriz de proyección poblacional, durante el mismo intervalo de tiempo y en la misma población de *N. macrocephala* que se utilizó para el presente estudio (Esparza 1998). Así, es posible hacer una comparación entre los resultados reportados aquí, y los obtenidos por Esparza (1998). En primer lugar, la tasa de crecimiento poblacional en este trabajo fue de $\lambda = 1.026$, mientras que en el estudio de Esparza (1998) fue de $\lambda = 0.979$, lo cual la llevó a concluir que la especie presenta limitaciones para su crecimiento poblacional. Esto llevó a la sugerencia de clasificar a *N. macrocephala* formalmente como especie rara en la norma oficial (Valverde 1999). Sin embargo, el intervalo de confianza al 95% calculado para el valor de λ obtenido por Esparza (1998) fue de ± 0.119 , lo cual implica que su límite superior sería de 1.098 y su límite inferior de 0.860. De esta forma, el valor de λ calculado según los resultados de este trabajo

se encuentra dentro del intervalo de confianza de λ obtenido por métodos matriciales, lo cual demuestra que el uso de una tabla de vida estática para *N. macrocephala* ha resultado prácticamente equivalente al uso del análisis matricial para evaluar el estado actual de la población. Además, el análisis por edades ha facilitado la evaluación directa de algunos parámetros demográficos y de historia de vida que se encuentran relacionados con la edad.

Los resultados de este trabajo sugieren que la población estudiada de *N. macrocephala* se encuentra cercana al equilibrio numérico. Sin embargo, la gran mortalidad que se presenta durante los primeros estadios y que, como se mencionó con anterioridad, no se encuentra plasmada directamente en los datos aquí presentados, podría implicar que este equilibrio numérico es relativamente frágil, y que en ciertos momentos la cantidad de muertes en la población podría superar a la cantidad de nacimientos. Por otro lado, durante el cálculo de la fecundidad para la tabla de vida que se presenta en esta tesis se vio que al introducir variaciones muy substanciales (de dos órdenes de magnitud) en los valores de fecundidad se observa muy poca variación en el valor de λ . Esto apoya los resultados de Esparza (1998), quien muestra que los valores de fecundidad de la matriz son los que tienen valores de elasticidad más bajos. Esto parecería implicar que realmente no importa cuántas semillas lleguen al suelo cada año, y que entonces la colecta de semillas con fines de propagación comercial no tendría un efecto substancial sobre la población. Sin embargo, es necesario tomar esto con mucha cautela, ya que Esparza (1998) también demostró que sólo al incrementar substancialmente la fecundidad y/o el establecimiento de plántulas se logran valores de λ por encima de la unidad. En este sentido, si se permitiera la colecta de semillas de esta especie, quizá sería importante planear la introducción periódica de plántulas o juveniles para incrementar las probabilidades de reclutamiento de nuevos individuos a la población.

Otro dato que es importante retomar del análisis matricial es el hecho de que la permanencia de los individuos en las categorías de mayor tamaño contribuye de forma mucho más importante al valor de λ (i.e., 80%) que cualquier otro evento demográfico; sin embargo, también es cierto que es prácticamente imposible manipular o

incrementar la supervivencia de estos estadios, que naturalmente ya es muy alta. Esto también se ve reflejado en la tabla de vida, en los altos valores de supervivencia de las categorías de edad intermedias y avanzadas; por otro lado, son estas las que producen una mayor cantidad de descendientes. Una forma de manejo y conservación para esta especie sería el brindar las condiciones propicias para que precisamente todos estos descendientes tengan una mayor probabilidad de supervivencia durante sus primeras etapas de desarrollo. Así, el manipular a la población a través de la introducción de semillas y plántulas a sitios seguros para su germinación y establecimiento sería una opción a seguir. Si fuera posible tan solo brindar un escenario en el que se asegurara que el 80% de los individuos de la categoría de 0-4 años pasara a la categoría de 5-9 años (como se sugiere en la tabla de vida aquí presentada), esto quizá sería suficiente para provocar un ligero incremento en el tamaño de la población. Sin embargo, además de sus bajas densidades (129 individuos por hectárea, Esparza 1998), otro componente de la rareza de *N. macrocephala* es su reducida área de distribución, lo cual nos lleva a suponer que aún logrando incrementos en sus tasas de crecimiento poblacional, sería necesario proteger de alguna forma la zona en la que se distribuye para asegurar su permanencia a largo plazo. Es quizá este último punto el que tiene un peso más significativo al hacer una recomendación de incluir a *N. macrocephala* formalmente como especie rara en la norma oficial.

Conclusiones

1. Las plantas de *N. macrocephala* medidas alcanzan una edad máxima de alrededor de 165 años. Comienzan la reproducción alrededor de los 95 años y el tiempo generacional es de 131.3 años. A lo largo de su vida una planta deja una descendencia de 28.7 plántulas, en promedio.
2. La probabilidad de germinación que se obtuvo en el campo fue muy baja (0.25% en 1997 y 4.75% en 1998) y la mortalidad de las plántulas introducidas al campo durante un año de seguimiento fue del 100% cuando se sembraron en sitios expuestos, y del 98% y 92.4% en 1997 y 1998 respectivamente cuando se sembraron bajo matorrales de *Lippia graveolens*.
3. La mortalidad de las plantas de *N. macrocephala* de manera general va disminuyendo, conforme aumenta su edad.
4. La esperanza de vida aumenta hasta la categoría de 25-29 años, y a partir de ese momento disminuye poco a poco, mostrando un decremento más marcado a partir de los 115 años de edad, lo cuál representa un período de senescencia.
5. La estructura de edades de esta población muestra, una mayor frecuencia relativa de individuos jóvenes (83%) que de individuos adultos (17%).
6. De manera general, la tasa de crecimiento individual en las plantas de *N. macrocephala* de mayor altura es más lenta comparada con la de plantas pequeñas.
7. La tasa de crecimiento poblacional de *N. macrocephala* se encuentra cercana al equilibrio numérico ($\lambda = 1.026$),
8. Por su reducida área de distribución, su alto endemismo, su baja densidad poblacional y sus limitaciones para el crecimiento poblacional, se sugiere que *N. macrocephala* sea protegida y considerada como rara en la norma oficial mexicana.

Bibliografía

Altesor, A; Ezcurra E. y Silva C. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny in four cactus species. *Acta Oecológica* 13(6): 777-785.

Arias, M.S. 1993. *Cactáceas: conservación y diversidad en México*. En: *Diversidad biológica en México*. (Eds). Raúl Gío-Argaéz y Eucario López Ochoterena. Vol. Esp. XLIV. Sociedad Mexicana de Historia Natural .

Arias, M.S; Gama-López S., y Guzmán-Cruz, L.U. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss. Instituto de Biología, UNAM. México, D-F.

Arizmendi, M.C., Valiente-Banuet A., Rojas- Martínez A. y Dávila P. 1998. Ecología de la alimentación de Murciélagos Nectívoros en el Centro de México. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso mexicano de Botánica. México p. 104.

Arizmendi, M.C., Ornelas, F., y Valiente-Banuet, A. 1998. Las Aves como polinizadores de cactáceas columnares. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso mexicano de Botánica. México.

Begon, M. y Mortimer, M. 1986. *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Begon, M., Mortimer M. y Thompson, D.J. 1996. *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell Science, Great Britain.

Bowers, J.E. 1997. Environmental determinants on flowering date in the columnar cactus Carnegiea gigantea in the northern Sonoran Desert. *Madrono* 43 (1): 69-84.

Bravo Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. I. UNAM. México, D.F.

Bullock, J.M., Silvertown, J. y Hill, B. C. 1996. Plant demographic responses to environmental variation: distinguishing between effects on age structure and effects on age-specific vital rates. *Journal of Ecology* 84: 733-743.

Camarero, J. J., Guerrero-Campo, J., Gutiérrez, E. 1998. Tree-ring growth and structure of Pinus uncinata and Pinus sylvestris in the central Spanish Pyrenees. *Artic and Alpine Research* 30(1): 1-10.

Cochran, M.E. y Ellner, S. 1992. Simple metods for calculatiog age-based life history parameters for stage-structured populations. *Ecological Monographs* 62: 345-364.

Crawley, M.J. 1993. *GLIM for Ecologist (versión 3.77)*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, U.K.

Davy, A.J., Hutchings, M.J. and Watkinson, A.R. 1988. *Plant population Ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Despain, O.G. 1974. The survival of Saguaro (Carnegieia gigantea) Seedlings on soils of differing albedo and cover. *Journal of the Arizona Academy of Science* (9): 102-107.

Esparza, O.L.G. 1998. Estudio Poblacional de Neobuxbaumia macrocephala: Análisis Matricial. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.

Fleming, T.H. 1998. Biología de la polinización de cuatro especies de cactáceas columnares del desierto sonorense. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso mexicano de Botánica. México p. 12.

Flores, M.A., Ezcurra E. y Sánchez, C.S. 1994. Effect of Neobuxbaumia tetezo on growth, and fecundity of its nurse plant Mimosa luisana. *Journal of Ecology* 82(2): 325-330.

Franco, M. 1990. Ecología de Poblaciones. *Ciencias. Especial* 4: 4-9.

- Franco, A.C. y Nobel, P.S. 1989. Effects of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Ganter, P.F; Starmer, W.T. 1992. Killer factor as a mechanism of interference competition in yeast associated with cacti. *Ecology* 73(1): 54-67.
- Godínez, A.H. y Valiente-Banuet, A. 1998. Efectividad de la dispersión de semillas de *Neobuxbaumia tetetzo* por distintas especies de vertebrados en el Valle de Tehuacán, Puebla. Taller Internacional sobre la Evolución, Ecología y Conservación de Cactáceas Columnares y sus Mutualistas. Programa y resúmenes. p. 23.
- Gottelli, N.J. 1995. *A Primer of Ecology*. Sinauer Associates, Inc; U.S.A.
- Hastings, A. 1997. *Population Biology*. Springer. New York.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London, U.K.
- Henessey, M.K. y Habeck, D.H. 1994. Observation on reproduction of an endangered cactus, *Cereus robinii* (Lemaire). *FLA. SCI* 57(3): 93-103.
- Hunt, 1992. *CITES. Cactaceae Checklist*. Royal Botanic Gardens Kew.
- Hernández, H.M. y Godínez, H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Krebs, J.C. 1994. *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Addison-Wesley Educational. Publishers, Inc. U.S.A.
- Larson, J. 1992. Estudio Demográfico de *Echeverría gibbiflora* DC. (Crassulaceae) en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM.

Levin, D.A. 1973. The age structure of a Hybrid swam in Liatris (Compositae) *Evolution* 27: 532-535.

Leverich, W.L. y Levin, D.A. 1979. Age-Specific survivorship and reproduction in Phlox drummondii. *The American Naturalist* 113(6): 881-903.

Mandujano, M.C., Montaña C. y Eguiarte, L.E.. 1996. Reproductive Ecology and inbreeding depression in Opuntia rastrera (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany* 83(1): 63-70.

Mc Auliffe, J.R. 1984. Prey refugia and the distribution of two Sonoran Desert cacti. *Oecología* 65: 82-85.

Mc Graw, J.B. 1989. Effects of age and size on life histories and population growth of Rhododendron maximum shoots. *American Journal of Botany* 76(1): 113-123.

Méndez, M. y Durán, R. 1997. Estudio poblacional de Pterocereus gaumeri (Britton y Rose) Mac Dougall y Miranda, especie endémica y amenazada de la Península de Yucatán. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes p.44.

Meyran, G.J. 1980. *Guía Botánica de Cactáceas y otras suculentas del Valle de Tehuacán*. Sociedad Mexicana de Cactología A.C. México.

Norma Oficial Mexicana. 1994. (NOM-059-ECOL-1994). Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amenazadas, raras y sujetas a protección especial. <http://www.conabio.gob.mx>.

Nolasco, H., Vega-Villasante, F., Romero-Schmidt, H.L. y Díaz-Rondero A. 1996. The effects of salinity, acidity, light and temperature on the germination of seeds of cardón (Pachycereus pringlei (S. Wats.) Britton y Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 33(1): 87-94.

- Núñez, C.H. 1993. Determinación de edades en una cactácea columnar gigante Neobuxbaumia tetetzo (Coulter) Backeberg en Zapotitlán de las salinas Puebla, México.. 23p. Tesis de licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias. UNAM.
- Pearl, R. 1982. *The Rate of Living*. Knopf. New York.
- Pearl, R. y Parker, S.L. 1921. Experimental studies on the duration of life I. Introductory discussion of the duration of life in *Drosophila*. *American Naturalist*. 55:481-509.
- Parker, K.C. 1987. Site-related demographic patterns of organ pipe cactus populations in southern Arizona. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114 (2): 149-155.
- Parker, K.C. 1988a. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran desert. *Vegetatio* 78: 125-140.
- Parker, K.C. 1988b. Growth rates of Stenocereus thurberi and Lophocereus schottii in Southern Arizona. *Botanical Gazette* 149(3): 335-346.
- Pinard, M. 1992. Impacts of stem harvesting on population of Iriartea deltoidea (Palmae) in a Extractive Reserve in Acre, Brazil. *Biotrópica* 25: 2-14.
- Quijas, F.S. 1999. Análisis Demográfico por Edades de Mammillaria magnimamma (Cactaceae) en el Pedregal de San Angel, México, D.F. Tesis de Licenciatura (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Reid, W; Lozano R. y R. Odum. 1983. Non-equilibrium population structure in three Chihuahuan Desert cacti. *The Southwestern Naturalist* 28(1): 115-117.
- Rojas-Arechiga *et al.* 1995. Estudios sobre la germinación de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM.

Rojas-Martínez, A. 1996. Estudio Poblacional de Tres Especies de Murciélagos Nictívoros Considerados como Migratorios y su Relación con la Presencia Estacional de los Recursos Florales en el Valle de Tehuacan. Tesis de Maestría en Ciencias. UNAM.

Ruedas, M.M. 1999. Germinación y Crecimiento Temprano de Mammillaria magnimamma. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.

Silvertown, J.W. y Lovett-Doust J. 1993. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, U.K.

Silvius, K.M. 1995. Avian consumers of cardon fruits. (Stenocereus griseus: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica*. 27 (1): 96-105.

Smith, L.R. 1996. *Ecology and Field Biology*. Harper Collins College Publishers. New York, U.S.A.

Soriano, P.J. y Ruiz, A. 1998. El papel de los murciélagos y las aves en la reproducción de las cactáceas columnares en la región norte de los Andes. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso mexicano de Botánica. México p 15.

Steenberg, W.H. y Lowe, C.H. 1969. Critical factors during the first year of life of the Sahuaro (Cereus giganteus) at Saguaro National monument, Arizona. *Ecology* 50(5): 825-834.

Steenberg, W.H. y Lowe C.H. 1976. Ecology of the Saguaro I. The role of freezing weather in a warm-desert plant population. En: Research in the Park. National Park Service Symposium Series No.1 Washington, D.C.

Steenberg, W.H. y Lowe C.H. 1977. Ecology of the Saguaro: II. Reproduction, Germination, Establishment, Growth, and Survival of the Young Plant. National Park Service Scientific Monograph Series, 8. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.

Turner, R.M, Alcorn, S.M. y Olín G. 1969. Mortality of transplanted Saguaro seedlings. *Ecology* 50(5): 835-844.

Turner, R.M, Alcorn, S.M., Olín, G. y Booth, J. A. 1966. The influence of shade, soil and water on Saguaro seedling establishment. *Botanical Gazzete* 127: 95-102.

Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus Neobuxbaumia tetetzo and the nurse plant Mimosa luisana in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.

Valiente-Banuet, A. et al.1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in México. *Journal Tropical of Ecology* 12(1): 103-119.

Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, H., Arizmendi, M.C. y Dávila. P. 1997. Pollination Biology of two Columnar Cacti (Neobuxbaumia mezcalensis and Neobuxbaumia macrocephala) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84(4): 452-455.

Valverde, T y Silvertown J. 1997. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology*. 78: 1555-1562.

Valverde, T. 1999. Dinámica poblacional de Mammillaria crucigera y Neobuxbaumia macrocephala en la región de Tehuacan-Cuicatlán. Proyecto R-129 CONABIO.

Vite-González, F., Macías-Martínez, A. y Zavala-Hurtado, J.A. 1997. Estudio poblacional de Mitrocereus fluviceps Weber (Cactaceae). I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes.

Yeaton, R.I., Karban R. y Wagner, H.B. 1980. Morphological growth patterns of Saguaro (Carnegiea gigantea: Cactaceae) on flats and slopes in Organ Pipe Cactus National Monument Arizona. *The Southwestern Naturalist* 25(3): 339-349.

Zavala Hurtado, J.A. 1982. Estudios ecológicos en el Valle de Zapotitlán, Puebla, I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia de las especies. *Biotica* 7:99-120.

Zavala-Hurtado, J.A. y Díaz-Solís, A. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus Cepalocereus columna-trajani (Karwinski ex. Pfeiffer) Schuman (Cacataceae). *Journal of Arid Environments* 31: 21-31.