



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Estructura poblacional, sitios de establecimiento y
clonalidad de *Lophophora williamsii* (Lem ex. Salm-Dyck)
J.M. Coult. en Cuatrociénegas, Coahuila, México.

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 :

ALEJANDRA GARCIA NARANJO ORTIZ DE LA HUERTA



MEXICO, D. F.

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. MARIA DEL CARMEN MANDUJANO SANCHEZ



2004.

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



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.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA 111
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Alejandra García Naranjo Ortiz de la Huerta
FECHA: 22/SEP/04
FIRMA: Alejandra García N

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:
Estructura poblacional, sitios de establecimiento y clonalidad de
Lophophora williamsii (Lem. ex Salm-Dyck) J.M. Coult. en Cuatrociénegas,
Coahuila, México.

realizado por Alejandra García Naranjo Ortiz de la Huerta

con número de cuenta 9650396-6 , quien cubrió los créditos de la carrera de:
Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Propietario Dra. María Teresa Valverde Valdés

M. Teresa Valverde V.

Propietario Biol. César Edgardo Rodríguez Ortega

Suplente Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa

J. Kyril

Suplente M. en C. Mariana Rojas Aréchiga

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



ÍNDICE

Resumen	3
Abstract	4
I Introducción	5
1.1 Antecedentes	5
1.2 Patrones de distribución	7
1.2.1 Efecto nodriza	8
1.2.2 La fase de establecimiento en las cactáceas	11
1.3 Germinación de semillas de cactáceas	11
1.4 Bancos de semillas	13
1.5 Ecología de poblaciones	14
1.6 Objetivos	22
1.7 Hipótesis	23
II Métodos	24
2.1 Descripción del área de estudio	24
2.2 La especie en estudio, <i>Lophophora williamsii</i>	25
2.2.1 Distribución geográfica de <i>Lophophora williamsii</i>	27
2.2.2 Datos históricos sobre <i>Lophophora williamsii</i>	27
2.3 Métodos en campo	28
2.3.1 Población de estudio	28
2.3.2 Patrón de distribución	29
2.4 Nodricismo	30
2.5 Germinación	31
2.5.1 Germinación de semillas de distintas edades	32
2.5.2 Germinación de semillas en tres condiciones de luz	32
2.6 Dinámica poblacional	34
III Resultados	36
3.1 Densidad poblacional de <i>L. williamsii</i> en la zona de estudio	36

3.2 Patrón de distribución espacial	36
3.3 Asociación con plantas nodriza	37
3.3.1 Identidad de las especies nodriza	37
3.3.2 Orientación de los individuos de <i>L. williamsii</i> bajo la sombra de sus nodrizas	37
3.4 Estructura poblacional	38
3.5 Germinación bajo condiciones controladas	40
3.5.1 Germinación de semillas de distintas edades y cosechas	40
3.5.2 Germinación de semillas en tres condiciones de luz	42
3.6 Dinámica poblacional	43
3.6.1 Tablas de vida estáticas	43
3.6.2 Dinámica poblacional	47
IV Discusión	49
4.1 Patrón de distribución espacial y nodricismo	49
4.2 Estructura poblacional	50
4.3 Germinación	51
4.4 Crecimiento	53
4.5 Tablas de vida	55
4.6 Dinámica poblacional	57
V Conclusiones	59
VI Bibliografía	60
VII Anexo	68
7.1 Anexo 1	68
7.2 Anexo 2	70

Resumen

La cactácea *Lophophora williamsii*, comúnmente conocida como “peyote”, presenta una amplia distribución en México, aunque algunas de sus poblaciones se encuentran amenazadas por la sobrecolecta. El objetivo de este trabajo fue identificar algunos de los posibles factores ecológicos que determinan la estructura poblacional y los sitios de establecimiento de *L. williamsii* en la región de Cuatrociénegas. Se exploró si *L. williamsii* se establece en microhabitats protegidos por el dosel de otras especies conocidas como “plantas nodriza”. También se realizaron experimentos de germinación de semillas de distintas edades y en tres condiciones de luz. Por último, se construyeron tres tablas de vida estáticas por edades para la población en estudio. Para esto se establecieron tres parcelas de 100 m² en las Sierras de San Marcos y Pinos (SMP) y Sierra La Madera (SLM). En cada parcela se mapearon todos los individuos y sus nodrizas. De cada individuo se contó el número de cabezas (tallos), se midió su diámetro, se registró si eran reproductivos, se identificó la especie nodriza asociada y se midió el tamaño de la misma. La población se subdividió en nueve clases de tamaño y 12 clases de edad; se calculó la edad de los individuos de acuerdo al aumento anual en diámetro de las plántulas germinadas en un vivero y se estimó la tasa reproductiva neta clonal.

Lophophora williamsii presentó un patrón de distribución de tipo agregado alrededor de los manchones de vegetación. El 91% de los individuos se encontró asociado a alguna nodriza y el análisis de residuos ajustados indicó que hay preferencia por la sombra de *Agave lechuguilla*, *Hechtia* sp. y *Opuntia leptocaulis*. En SMP los individuos presentaron preferencias de orientación debajo de la nodriza hacia el Sur. La densidad poblacional promedio de *Lophophora williamsii* de los tres sitios fue de 0.35 ind/m². Los individuos presentaron de (1-35 cabezas $\bar{x} = 3 \pm 1.7$). El análisis de la distribución de frecuencias indicó que el 37% de los individuos están en la clase 2 (3- 6 cm en diámetro), mientras que el 7.5% son menores a 3 cm de diámetro y presentan sólo una cabeza. El 59% de los individuos son reproductivos y comienzan a reproducirse al pasar a la clase 2. El tamaño de las cabezas varía entre 2 y 12 cm ($\bar{x} = 5 \pm 1.6$ cm) y el tamaño mínimo de los individuos reproductivos fue de 3.5 cm de diámetro. La ausencia de plantas menores a 2 cm sugiere que, al menos en dos años, no ha habido reclutamiento y la estructura poblacional indica un

reclutamiento en pulsos. La estimación del crecimiento anual en el diámetro de las plántulas resultó de 1.05 cm por año. La tasa reproductiva neta (clonal) indica que cada planta da lugar al surgimiento de 0.21 cabezas al año, en promedio. Las semillas germinan mejor bajo la sombra que bajo el sol y hay una disminución en la capacidad germinativa conforme envejecen, aunque éstas permanecen viables durante varios años. Las tablas de vida estáticas nos sugieren que la población se encuentra cerca del equilibrio numérico, con un ligero aumento ($\lambda=1.08$).

Abstract

We studied the population ecology and spatial distribution pattern of *Lophophora williamsii* in Cuatrocienegas, Mexico. In addition, the nurse plant association, germination of different aged seeds and seedling growth rates were determined. Static life tables were constructed using field and controlled experiments that allowed us to convert plant size into age. This species showed a clumped distribution pattern, as a consequence of clonal growth and nurse plant preferences. Plant density is low (0.35 ind/m²) and individual plants can be composed of 1-34 stems. Similar to other cacti species, 91% of individuals were associated to nurse plants with preference towards *Agave lechuguilla*, *O. leptocaulis* y *Hechtia* sp. Distribution frequencies of the population indicate that 37% of individuals are between 3-6 cm, and only 7.5% of individuals are smaller than 3 cm in diameter, suggesting infrequent seedling establishment. Mean seed germination percentage was 64% and decreased with age. Plant diameter growth rate was 1.05 cm/yr, indicating that individual plant age ranged from 5.7 to 163.9 years. Life table analyses suggest the population is in numeric equilibrium ($\lambda=1.08$) and clonal growth is necessary to maintain population stability. In order to protect and maintain *L. williamsii* it is important to preserve the Cuatrocienegas region.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Antecedentes

Los desiertos de México cubren la mayor parte del Altiplano Mexicano y de la Planicie Costera de los estados de Baja California y Sonora (Briones 1994). Las zonas áridas y semiáridas abarcan el 40% del territorio nacional y albergan el 20% de la flora del país (Rzedowski 1986). Entre las plantas más notables que caracterizan el paisaje de las zonas áridas de México se distingue, junto con los magueyes, los mezquites, las yucas y los agaves, al grupo de las cactáceas (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada 1991).

En general, las regiones desérticas se caracterizan por presentar temperaturas extremas, una humedad relativa baja, vientos secos y lluvias esporádicas, lo que ocasiona que las plantas que habitan estos sitios sufran problemas de sobrecalentamiento y deshidratación debido a las altas temperaturas y baja disponibilidad de humedad. La adaptación de las plantas a condiciones desérticas requiere de ajustes constantes para evitar que alcancen temperaturas internas letales y restringir al máximo la pérdida de agua (Hadley 1972, Nobel 1984). Estas adaptaciones pueden concebirse como estrategias adaptativas por el hecho de que son combinaciones de diferentes rasgos en diferentes niveles de organización y función biológica. Pueden ser rasgos bioquímicos, fisiológicos, de desarrollo, genéticos o demográficos. Cada uno de estos rasgos contribuye de una manera balanceada y coordinada a la adaptación de los organismos (Kigel 1995).

El desierto Chihuahuense es una de las regiones biológicamente más importantes del país y abarca el 26.4% del territorio nacional. Este desierto está caracterizado por la presencia de arbustos perennes, como *Larrea tridentata*, y varias especies de *Agave* y *Yucca* (Briones 1994). Es considerado el centro más importante de diversidad de cactáceas y la región más rica en este grupo de plantas, presentando el 21.2% de las especies de cactáceas del mundo y el 56% de las especies mexicanas (Mittermeier *et al.* 2002). La proporción más significativa de este desierto está distribuida principalmente en los Estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas y San Luis Potosí (Hernández y Barcenás 1995). Cuatrociénegas es una región importante del desierto Chihuahuense, localizada en el Estado de Coahuila,

pues en ella se distribuye un alto número de especies amenazadas (Gómez-Hinostrosa y Hernández 2000, Rosas-Barrera y Mandujano 2001).

Las cactáceas son endémicas del continente americano, encontrándose desde el norte de Canadá hasta la Patagonia. Se reconocen 913 taxones entre especies (669) y subespecies (244) que se encuentran agrupadas en 63 géneros. México es el principal centro de diversificación de la familia con un alto índice de endemismos a nivel genérico (73%) y específico (78%), cuenta con 25 géneros, 518 especies y 206 subespecies endémicas (Guzmán *et al.* 2003).

La familia Cactaceae es un grupo de plantas altamente amenazado. La familia entera se encuentra incluida en el Apéndice II de CITES, que establece las restricciones de comercio para las especies con bajo grado de amenaza. Aunque se conoce poco de las poblaciones naturales de especies de cactáceas, sabemos que éstas se han visto afectadas por la colecta ilícita. Además, las zonas áridas y semiáridas han sido dramáticamente modificadas por la agricultura, minería, pastoreo y otras actividades productivas. Estas formas de disturbio han tenido un tremendo impacto en las poblaciones de cactáceas debido a que las especies que pertenecen a este grupo presentan lento crecimiento individual y poblacional (Hernández y Barcenás 1995).

Las especies de la familia Cactaceae tienen ciclos de vida muy largos, desde décadas hasta cientos de años. A lo largo de su ciclo de vida los individuos están expuestos a diferentes factores de mortalidad relacionados con los altos niveles de radiación solar y con el estrés hídrico característicos de sus hábitats; además de las múltiples interacciones bióticas a las que están expuestas, tales como la herbivoría y la competencia (Mandujano *et al.* 1998). Se han realizado esfuerzos para la protección de algunas especies de cactáceas, pero muchas de ellas continúan siendo altamente vulnerables debido a que los planes de conservación y manejo carecen de información sobre la biología de sus poblaciones (Mandujano *et al.* 2001, Esparza-Olguín *et al.* 2002).

Dada la escasez de información ecológica relevante para la mayoría de las especies de cactáceas la toma de decisiones acerca de su conservación es limitada. Por esto, es importante generar información sobre la biología de las especies de zonas áridas y de los sistemas que se quiere conservar; se requiere información sobre aspectos particulares de su ecología para saber qué factores determinan la distribución y abundancia de las especies a conservar (Krebs 1985). Entre la información necesaria para la evaluación del estado de riesgo y planeación de la conservación de las especies de esta familia, los estudios de ecología de poblaciones son fundamentales, ya que proveen de una herramienta muy útil para evaluar la situación actual de las poblaciones existentes, para detectar los estadios vulnerables en el ciclo de vida de las especies en cuestión y para hacer estimaciones del futuro de la población bajo diferentes escenarios ecológicos potenciales (Esparza-Olguín *et al.* 2002). Uno de los primeros aspectos que se pueden estudiar de las poblaciones de plantas es su patrón de distribución, que nos habla de la relación entre éstas y su ambiente (Krebs 1985).

1.2 Patrones de distribución

Las zonas áridas y semiáridas pueden concebirse como un mosaico espacial compuesto por dos tipos de unidades. El primero son los parches de vegetación en los cuales varias especies de plantas coexisten como resultado de los procesos de colonización y establecimiento de los individuos que los forman. Estos parches están inmersos en la segunda unidad del mosaico, constituida por los espacios abiertos, sin cobertura vegetal. Los espacios abiertos presentan condiciones abióticas extremas en comparación con las condiciones que se presentan dentro de los parches de vegetación (Nobel 1980, Nobel *et al.* 1986, De Villiers *et al.* 2001). La manera en que las diferentes especies ocupan estos dos tipos de unidades, dependerá de la capacidad que tengan los individuos para colonizar y sobrevivir en cada uno de estos sitios, según las condiciones que imperen en ellos (Rodríguez-Ortega y Ezcurra 2000). Según sus tolerancias y requerimientos, las especies van ocupando el espacio dando lugar a diferentes patrones de distribución.

El estudio de los patrones de distribución de las plantas en el espacio nos permite comprender cuáles son los factores que determinan la presencia o ausencia de cada especie

en los diferentes microambientes que componen a los ecosistemas (Piñero 1976). La distribución espacial y la abundancia de las diferentes especies de plantas esta determinada por una gran variedad de factores bióticos y abióticos. Entre los principales factores que afectan los patrones de distribución encontramos a la competencia, la herbivoría, la dispersión de semillas y la variación de los factores abióticos, principalmente la temperatura, la humedad y la radiación lumínica. Estos factores determinan la abundancia de las poblaciones y la ocupación del espacio por parte de los organismos a través del tiempo (Krebs 1985).

En organismos sésiles se han descrito tres tipos de patrones de distribución espacial (Kershaw 1973): aleatorio, agregado y regular. La distribución aleatoria se presenta cuando la probabilidad de que un organismo ocupe cualquier punto en el espacio es siempre la misma (Kershaw 1973) y generalmente se da en ambientes homogéneos; la distribución regular, uniforme, homogénea o hiperdispersa se produce cuando cada individuo “evita” a todos los demás individuos, de tal manera que la distancia entre los individuos tiende a ser semejante y se genera como resultado de la competencia. Por último, la distribución agregada, agrupada, contagiosa o subdispersa consiste en que los individuos se presentan a manera de cúmulos en el espacio (Krebs 1985). Ese tipo de distribución ocurre cuando los organismos sobreviven mejor en sitios específicos del hábitat, dando como resultado la ocupación de espacios favorables con una densidad mayor, mientras que en los espacios menos favorables se presenta una densidad poblacional menor (Flores Martínez *et al.* 1994, Leirana-Alcocer y Parra-Tabla 1999). Existen dos parámetros que nos permiten describirla en detalle: la escala espacial a la que se presentan los cúmulos de agregación y la intensidad de agregación, que se refiere al nivel de apiñamiento de los individuos al interior de los cúmulos (Kershaw 1973).

1.2.1 Efecto nodriza

Una de las razones que llevan a patrones de distribución agregados es el “efecto nodriza”, que consiste en el reclutamiento de individuos debajo del dosel de arbustos y otras plantas perennes, cuya sombra ofrece condiciones adecuadas para la germinación y el establecimiento. El “efecto nodriza” ha sido descrito para el desierto Sonorense, el

Chihuahuense y otras zonas áridas del mundo, y ocurre tanto en plantas anuales, como en plantas perennes (Turner *et al.* 1966, Yeaton 1978, McAuliffe 1984a, 1984b, Jordan y Nobel 1979). Dentro de la familia de las cactáceas, este fenómeno se ha estudiado sobre todo en especies columnares (Turner *et al.* 1966, McAuliffe 1984a, Nobel 1980, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991) y otras especies de menor tamaño que requieren de condiciones particulares durante sus primeras etapas de desarrollo (Mandujano *et al.* 2002).

Es importante reconocer qué factores son los responsables de las bajas probabilidades de establecimiento y/o sobrevivencia en los sitios abiertos y de su aumento bajo la sombra de las plantas nodrizas. Los estudios que se han hecho sobre el fenómeno de nodricismo han revelado que hay efectos tanto positivos como negativos para las semillas y plántulas de las cactáceas que se establecen debajo de alguna nodriza (Franco y Nobel 1989, Nobel y Bobich 2002, Flores-Martínez *et al.* 1994). En primer lugar, es frecuente que se acumulen más semillas debajo de plantas perennes que en espacios abiertos al ser éstas transportadas por aves y murciélagos que se perchan sobre los arbustos a comer y excretar (Yeaton 1978; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998).

Por otro lado, una vez que se da la germinación, las plántulas que no se encuentran protegidas bajo el dosel de una planta nodriza se encuentran más susceptibles de ser depredadas (Turner *et al.* 1969, McAuliffe 1984a). De igual manera, debajo de la planta nodriza, el establecimiento se ve facilitado debido a que la sombra que ésta proyecta reduce la radiación solar y, por lo tanto, amortigua la temperatura de la superficie del suelo, que en espacios abiertos puede exceder los 70° C siendo letal para la mayoría de las plántulas de suculentas del desierto (Nobel 1984). El efecto de reducir la radiación lumínica y, por lo tanto, la temperatura, es importante también porque reduce la pérdida de agua del suelo por evaporación. Este es en realidad el efecto más importante de las nodrizas, ya que el agua es el factor más limitante en los desiertos (Nobel *et al.* 1986, Franco y Nobel 1988).

Asimismo, los niveles de nitrógeno y nutrientes tienden a ser mayores alrededor de los árboles y arbustos (García-Moya y Mckell 1970, Franco y Nobel 1989) y bajo estas condiciones las plántulas se encuentran protegidas durante las heladas (McAuliffe 1984b,

Nobel 1980), además de que hay una mayor transferencia de agua y nutrientes de las capas profundas a las superficiales a través de los sistemas radiculares de las plantas adultas (Flores 2001). Se ha reportado que en ciertas posiciones debajo de la nodriza, las plántulas reciben mejores condiciones de radiación a lo largo del día, provocando preferencias de ubicación debajo del dosel (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Rodríguez-Ortega y Ezcurra 2000).

Dentro de los efectos negativos de la asociación con nodrizas, se reporta que la competencia por agua puede ser crítica, debido a que la cercanía entre las plantas lleva a que sus sistemas radiculares se traslapen. Yeaton (1978) describe la relación cíclica que existe entre *Larrea tridentata* y *Opuntia leptocaulis* en el desierto Chihuahuense, en la cual hay un reemplazamiento de la nodriza por la especie suculenta con el paso del tiempo. Estudios con *Neobuxbaumia tetetzo* en Zapotitlán (Flores-Martínez *et al.* 1994) y *Carnegiea gigantea* en el Desierto Sonorense, muestran, de igual manera, los efectos producidos por el crecimiento de la planta suculenta sobre la nodriza a través del tiempo a causa de la proximidad entre ellas (McAuliffe 1984b).

En general para las cactáceas, se ha encontrado que las tasas de crecimiento y la probabilidad de sobrevivencia aumentan cuando se establecen debajo de una nodriza y de esta manera las plantas transitan más rápidamente por las etapas críticas que representan los primeros estadios de crecimiento (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998, Mandujano *et al.* 1998). Sin embargo, no todas las cactáceas parecen tener necesidad de la protección de una nodriza para su establecimiento; algunas cactáceas globosas como *Ariocarpus fissuratus*, *Epithelantha bokei*, *Turbincarpus pseudopectinatus* y algunas especies de *Mammillaria* ocupan indistintamente los diferentes sitios en su hábitat (Rodríguez-Ortega 1998, Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Es de suma importancia conocer las respuestas germinativas y de establecimiento de las especies en diferentes ambientes, para poder entender su estructura y dinámica (De Villiers *et al.* 2001).

1.2.2 La fase de establecimiento en las cactáceas

El ciclo de vida de las plantas comprende dos fases distintas de acuerdo con su movilidad: una fase sésil y una de dispersión. El reclutamiento de nuevos individuos a la población representa la interfase entre estas dos. Las limitantes básicas para el reclutamiento de nuevos individuos son la disponibilidad de semillas y de microhábitats adecuados para la germinación y posterior sobrevivencia de la plántula en dichos sitios. Estos dos aspectos se ven afectados por factores como la dispersión y la depredación de semillas o la frecuencia de disturbios (Eriksson y Ehrlén 1992).

La identificación de los factores que determinan el éxito del establecimiento en las diferentes especies de plantas es fundamental para entender la dinámica de sus poblaciones (Eriksson y Ehrlén 1992). La germinación y el establecimiento de las plántulas son fases críticas en el ciclo de vida de las plantas, debido a su alta vulnerabilidad ante la influencia de factores desfavorables. Los cambios numéricos que se dan en una población a través del tiempo son producto en gran medida del reclutamiento de nuevos individuos que ya han pasado por esta fase crucial del ciclo de vida (Ruedas *et al.* 2000).

1.3 Germinación de semillas de cactáceas

La semilla es el principal órgano de perennación de la mayoría de las plantas superiores terrestres y acuáticas. La germinación de semillas comprende tres etapas sucesivas que se superponen parcialmente: 1) la imbibición o absorción de agua, 2) el inicio de la actividad enzimática y del metabolismo respiratorio, y 3) el crecimiento y la división celular que provoca la emergencia de la radícula y de la plúmula (Vásquez-Yanes *et al.* 1997).

En la familia Cactaceae es común que los individuos produzcan frutos con gran cantidad de semillas que, a su vez, pueden alcanzar porcentajes de germinación relativamente altos bajo diversas condiciones (Rojas-Aréchiga y Vásquez-Yanes 2000). Sin embargo, las plántulas tienen un crecimiento extremadamente lento y sus patrones de asignación de biomasa son relativamente rígidos. La combinación de estas características con sus ciclos de vida largos y sus preferencias específicas de hábitat, da como resultado una tasa de reclutamiento baja y muy variable a través del tiempo (Ruedas *et al.* 2000).

Los principales factores que afectan la germinación de semillas de cactáceas son la humedad, la temperatura y la luz (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). En las zonas áridas la escasez de agua limita la germinación de semillas y puede ocasionar una gran mortalidad de plántulas. Se ha encontrado que algunas especies de cactáceas presentan semillas con “memoria de hidratación” como resultado de los ciclos de hidratación y deshidratación a los que se ven sujetas en los ambientes desérticos, lo que facilita el proceso de germinación (Dubrovsky 1996).

Con respecto a la temperatura, trabajos llevados a cabo en condiciones experimentales indican que las cactáceas en general germinan en un intervalo entre 15 y 35°C, frecuentemente con óptimos entre 20 y 25°C. Se ha encontrado que las temperaturas extremas producen bajos valores de germinación y el uso de temperaturas alternantes no favorece particularmente la germinación de semillas de cactáceas (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000).

Se ha demostrado que la luz estimula la germinación de varias especies de cactáceas. Aunque algunas especies germinan en la oscuridad, otras son estrictamente fotoblásticas positivas. Las semillas de diversos cactus toneliformes y globosos requieren de luz para iniciar el proceso germinativo (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Se ha encontrado que el requerimiento de luz puede estar relacionado con la temperatura (ej. *Cereus jamacaru* y *Melocactus violaceus*) o condicionado al humedecimiento de la semillas (ej. *Melocactus curvispinus* sp. *caesius*) (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

En algunas especies de plantas la mayoría de las semillas germinan poco tiempo después de ser dispersadas, pero una pequeña fracción permanece en el suelo, dando lugar a una reserva de semillas que puede germinar tiempo después. Esta reserva se conoce como “banco de semillas” y es importante porque esparce la germinación en el tiempo, lo cual es muy importante en ambientes impredecibles (Wulff 1995).

1.4 Banco de semillas

Las especies que forman bancos de semillas presentan semillas con ciertas características morfológicas y fisiológicas que les permiten persistir en el suelo por algún tiempo. Entre estas características tenemos el requerimiento de luz para germinar, semillas de tamaño pequeño y con algún tipo de latencia, el requerimiento de un periodo de post maduración para germinar y el poseer una longevidad ecológica (Rojas-Aréchiga y Bátis 2001).

El que las semillas requieran de luz para germinar provoca que la germinación se evite en condiciones de enterramiento profundo y asegura que sólo ocurra cuando las condiciones son favorables para el establecimiento de las plántulas (Kigel 1995). Al estar ligeramente enterradas, las semillas se encuentran protegidas de los depredadores y la humedad se encuentra disponible por mayor tiempo, dado que la tasa de evaporación es menor que en la superficie del suelo (Fenner 1995, Vázquez-Yanes *et al.* 1997).

La latencia permite mantener la viabilidad de la semilla después de la dispersión. Tanto la información genética de una semilla como el ambiente juegan un papel importante en la programación de su latencia y germinación. Existen distintos tipos de latencia en las semillas y en muchos casos se ha reportado que la profundidad de la latencia en las semillas puede estar influenciado por las condiciones ambientales bajo las cuales los frutos se desarrollaron en la planta madre (Fenner 1995). En ambientes desérticos se ha encontrado que las semillas de algunas especies, más que tener mecanismos de latencia complejos, presentan simplemente una quiescencia que les permite germinar en cuanto hay humedad (Vázquez-Yanes *et al.* 1997).

Las especies vegetales que forman bancos de semillas son características de comunidades de plantas que están sujetas a disturbios impredecibles, como son los causados por los cultivos, fuego, fluctuaciones en los niveles de agua o cuando las oportunidades de colonización surgen aleatoria mente (Fenner 1995). La existencia de una reserva de semillas latentes y viables en el suelo podría asegurar que la población permanezca a partir de un establecimiento por semillas si se encuentran en el sitio correcto y en el momento indicado para germinar y establecerse (Wulff 1995). De esta manera, cuando las

condiciones climáticas son favorables, la producción de una cohorte grande de plántulas puede compensar su alta mortalidad en épocas de mayor limitación de recursos (Bowers 2000).

1.5 Ecología de poblaciones

Una población es el conjunto de individuos de la misma especie que viven en la misma área y que por lo tanto interactúan entre sí (Begon *et al.* 1986). La ecología de poblaciones nos ayuda a comprender los factores que afectan la abundancia y distribución de las especies (Begon *et al.* 1986, Krebs 1985).

Una de las formas a través de las cuales podemos describir a una población, es la estructura. La estructura poblacional se refiere a la abundancia relativa de individuos de diferentes tipos en la población y puede ser descrita en diferentes términos, como son:

- Estructura genética: describe la heterogeneidad de la población en términos de las frecuencias génicas y alélicas de la población.
- Estructura espacial: describe la distribución de los individuos como resultado de la variación en la densidad dentro de la población.
- Estructura de edades: describe el número relativo de individuos de diferentes edades.
- Estructura de tamaños: describe el número relativo de individuos de diferentes tamaños.

La biología de poblaciones trata de explicar el porqué de una estructura poblacional determinada y de entender cómo cambia dicha estructura poblacional en el tiempo. Los cambios en la estructura genética a lo largo del tiempo son sujeto de estudio de la genética de poblaciones y los cambios en el número de individuos a través del tiempo son sujeto de estudio de la demografía y la dinámica de poblaciones (Silvertown y Lovett Doust 1993).

La demografía estudia los cambios poblacionales a nivel numérico a través del tiempo, así como los factores que dan lugar a dichos cambios y es una herramienta que nos permite estudiar la dinámica poblacional mediante la descripción estadística de diversos parámetros demográficos (Silvertown 1984). Los parámetros fundamentales en cualquier estudio de dinámica de poblaciones son los nacimientos, las muertes, las inmigraciones y las

emigraciones. Éstos pueden incorporarse en una fórmula algebraica que describa los cambios numéricos de una población entre dos puntos en el tiempo:

$$N_{t+1}=N_t+B-D+I-E \quad (1)$$

dónde N_t es el tamaño de la población (número de individuos) en el tiempo t , N_{t+1} es el tamaño de la población en un periodo de tiempo posterior, (el tiempo $t+1$), B es el número de individuos que nacieron entre t y $t+1$, D es el número de individuos que murieron entre t y $t+1$; I y E son el número de inmigrantes y emigrantes respectivamente en el mismo periodo de tiempo (Begon *et al.* 1996).

La dinámica de una población se puede resumir a través de la variable λ , que se conoce como la tasa finita de incremento y se define como (N_{t+1}/N_t). Una población se encuentra numéricamente estable cuando $N_t = N_{t+1}$ ($\lambda=1$), incrementa si $N_{t+1} > N_t$ ($\lambda > 1$) y decrece cuando $N_{t+1} < N_t$ ($\lambda < 1$) (Silvertown y Lovett Doust 1993).

El crecimiento de una población se ha descrito en ecología a través de modelos matemáticos para especies con generaciones discretas y/o continuas. Los dos modelos teóricos básicos que describen el crecimiento poblacional son el exponencial y el logístico. El primero supone que las poblaciones pueden crecer indefinidamente en el tiempo, considerando que los recursos son infinitos y que la población es un sistema cerrado, es decir, que no hay inmigraciones ni emigraciones; asume también que las tasas de nacimientos y muertes son constantes en la población. El modelo logístico considera la existencia de límites al crecimiento poblacional dados por la densidad, por lo que es un modelo denso dependiente. Este modelo considera que las condiciones van cambiando a través del tiempo, pues supone que los recursos son finitos, por lo que las tasas de natalidad y mortalidad no se mantienen constantes en el tiempo (Gotelli 1995).

Tanto el modelo logístico como el exponencial ignoran características importantes que afectan el crecimiento de una población, como son la variabilidad genética, la estructura de edades y/o tamaños, la proporción de sexos y la migración. Debido a esto, surgen otras

herramientas demográficas que toman en cuenta algunas de las características anteriores. Ejemplos de éstas son las tablas de vida y los modelos matriciales de proyección poblacional. Ambos parten de la premisa de que la población está estructurada por categorías de edad, tamaño o estadio de desarrollo (Begon *et al.* 1996). Es posible utilizar este tipo de análisis aún cuando hay sobreposición de generaciones (Begon *et al.* 1986).

En lo que respecta a las tablas de vida, existen dos maneras de obtener los datos necesarios para construirlas, los cuales producen dos tipos básicos. Ambos tipos serían idénticos si el medio no cambiara de un año a otro y la población se mantuviera en equilibrio (Begon *et al.* 1986). Las tablas de vida de “cohorte” (también llamadas dinámicas u horizontales) estudian a una cohorte, es decir, un grupo de individuos de la población que nacieron aproximadamente al mismo tiempo, desde su nacimiento hasta la muerte del último sobreviviente, y a partir de esto, se calculan las tasas de sobrevivencia y mortalidad por categoría. Las tablas de vida “estáticas” (específicas en el tiempo o verticales) derivan de la descripción de la estructura de edades de una población en un momento dado, asumiendo que éstas reflejan el comportamiento de la sobrevivencia de las cohortes a través del tiempo. Las tablas de vida “estáticas”, se utilizan comúnmente para organismos iteróparos de vida larga con generaciones superpuestas, para los cuales es difícil hacer el seguimiento detallado de una cohorte (Begon *et al.* 1986).

Para elaborar una tabla de vida estática, la población se divide en clases de edad y se estiman las tasas de sobrevivencia y fecundidad específicas para cada clase de edad. Una tabla de vida está compuesta por una serie de columnas, la primera se le designa como X , la cual indica y numera las diferentes edades o etapas por las que pasan los individuos a lo largo de su ciclo de vida; N_x representa el número de individuos en cada categoría de edad; la sobrevivencia (l_x) indica la proporción de la cohorte original que sobrevive al inicio de la edad X . Esta última columna generalmente comienza con un valor estandarizado de 1 y a partir de éste se calculan los valores de las siguientes columnas.

La sobrevivencia, l_x , se define como:

$$l_x = N_x / N_0 \quad (2)$$

La mortalidad (d_x) es el número de individuos que muere en cada clase de edad y se calcula como sigue:

$$d_x = l_x - l_{x+1} \quad (3)$$

La fracción de la población que muere en cada clase de edad se conoce como q_x y se calcula de la siguiente manera:

$$q_x = d_x / l_x \quad (4)$$

La esperanza de vida (e_x) es el número de años que se espera que viva un individuo de edad X y se calcula como:

$$e_x = T_x / L_x \quad (5)$$

(La T_x a la que se hace referencia en esta ecuación, representa el tiempo de vida de todos los individuos que viven desde la edad X en adelante ($T_x = \sum L_x$), en donde L_x es el número promedio de individuos vivos de X a $X+1$ y se calcula como $L_x = (N_x + N_{x+1}) / 2$).

La función de maternidad (m_x) indica el número de descendientes que habrá en la siguiente generación por cada individuo de la categoría X ; es la tasa de nacimientos en cada intervalo de edad.

El valor reproductivo (V_x) es el número de individuos que faltan por nacer de un individuo promedio de la clase de edad X :

$$V_x = e^{\rho x} / l_x \sum e^{-\rho y} l_y m_y \quad (6)$$

Donde l_y es la sobrevivencia y m_y la fecundidad en la clase X , más la sobrevivencia (l_x) y fecundidad (m_x) de las categorías posteriores para ambos casos (Stearns 1992).

A partir de los valores de la columna de l_x se puede calcular la estructura estable de edades, es decir, la estructura a la que convergerá la población si su comportamiento demográfico se mantiene constante. Para calcular la estructura estable de edades se puede utilizar la siguiente ecuación:

$$C_x = l_x e^{-rx} / \sum l_x e^{-rx} \quad (7)$$

donde C_x es la fracción de la población en la clase X al equilibrio y r es la tasa intrínseca de crecimiento, que se definirá más adelante.

A partir de la tabla de vida se pueden calcular variables que nos hablan de la dinámica de la población, es decir, de la tasa a la que está creciendo o decreciendo la población. Una de estas variables es la tasa reproductiva neta (R_0) que representa el número total de descendientes que produce un individuo a lo largo de toda su vida y se define como:

$$R_0 = \sum m_x l_x \quad (8)$$

La tasa reproductiva neta representa el potencial reproductivo de un individuo a lo largo de toda su vida, ajustado por la mortalidad. La mortalidad que se da en cada clase de edad reduce el potencial de contribución de los individuos a la descendencia, es decir, a los individuos que formarán la siguiente generación. Si R_0 es mayor que la unidad, quiere decir que hay un incremento en el número de descendientes en cada generación y, por lo tanto, la población está creciendo. Si R_0 es menor que la unidad, los individuos no se pueden reemplazar a sí mismos, lo que implica que la población está decreciendo. Finalmente, si $R_0=1$, la producción de descendientes está balanceada con la mortalidad en cada generación y el tamaño de la población no cambia. La tasa reproductiva neta es una medida generacional, es decir, refleja la tasa a la que se multiplica la población al cabo de la duración de una generación. Así, para interpretar la temporalidad de R_0 es necesario conocer el tiempo generacional.

El tiempo generacional es el promedio de edad de los padres de toda la descendencia producida en una cohorte e indica el tiempo promedio transcurrido entre el nacimiento de los padres y el nacimiento de la descendencia. Éste se estima así:

$$G \approx (\sum m_x l_x x) / (\sum m_x l_x) \approx (\sum m_x l_x x) / R_0 \quad (9)$$

Cuando se conoce la tasa reproductiva neta (R_0) y el tiempo generacional (G), se puede aproximar la tasa intrínseca de incremento en la población (r) directamente como un índice instantáneo:

$$r \approx (\ln R_0) / G \quad (10)$$

El tiempo generacional es una estimación aproximada, por lo que el valor de r es sólo una aproximación a su valor real cuando las generaciones se traslapan. El valor real de r puede obtenerse a partir de la ecuación de Euler-Lotka (Stearns 1992).

La tasa intrínseca de incremento poblacional es un índice instantáneo y puede ser convertido en un índice finito a través de la fórmula:

$$\begin{aligned} \lambda &= e^r, \\ \text{puesto que} \\ r &= \ln \lambda \end{aligned} \quad (11)$$

En el ciclo de vida de las plantas, los diferentes estadios de desarrollo proveen de intervalos útiles para el análisis de los cambios en el tamaño poblacional a través del tiempo y dan información de lo que sucede demográficamente a lo largo del ciclo de vida de los individuos. Las fases del ciclo de vida que pueden reconocerse son las semillas, las plántulas, varios estadios de juveniles y, por último, los estadios reproductivos (Silvertown 1984).

Muchas cactáceas se propagan tanto clonalmente, produciendo más tallos, como a través de la reproducción sexual, por medio de la producción de semillas (Parker 1988, León de la Luz y Domínguez-Cadena 1991, Hicks 2000). En el caso de las plantas clonales es útil reconocer dos tipos de unidades: los genets y los ramets (Harper y White 1974). Un genet es el producto de un cigoto que da lugar a un individuo genético. A su vez, un genet puede producir un número de individuos genéticamente iguales pero fisiológicamente independientes llamados ramets, derivados de un solo individuo genético por propagación

vegetativa o reproducción asexual. Existen dos procesos que dan lugar a ramets, la formación asexual de semillas, sin fertilización, y la formación de ramas o vástagos por crecimiento vegetativo que se desprenden de la planta madre (Cook 1985).

Cuando se estudia la demografía de organismos clonales es importante tomar en cuenta la plasticidad del crecimiento y de la propagación vegetativa. Si hay plasticidad en las tasas de crecimiento, entonces los individuos de la misma edad pueden diferir substancialmente en su tamaño. La propagación vegetativa produce “progenie” de tamaño distinto o distinto estado de desarrollo que la producida por reproducción sexual. Es importante recordar que la progenie producida sexualmente difiere genéticamente de sus padres, mientras que la producida por propagación vegetativa es genéticamente idéntica a la planta madre. Además un individuo proveniente de una semilla tendrá diferentes probabilidades de sobrevivencia, crecimiento y reproducción que un individuo producido clonalmente (Cook 1985, Mandujano *et al.* 1996).

La propagación vegetativa evita los costos de la reproducción sexual como son la producción de flores, néctar y órganos asociados, los costos de fecundidad al producir semillas y los costos genéticos de recombinación. Muchos autores la consideran como una estrategia ecológica de invasión y establecimiento rápido (Cook 1985). Muchas plantas se pueden propagar vegetativamente por medio de estructuras como tallos, esquejes, rizomas y bulbos, teniendo así mayores probabilidades de establecimiento, en comparación con las de una plántula emergida de una semilla (Harper y White 1974). Sin embargo, la propagación vegetativa tiene como desventajas la disminución de la variación genética y del potencial evolutivo (Cook 1985).

En varias especies vegetales el mayor reclutamiento de individuos a las poblaciones se da vegetativamente. El escaso reclutamiento sexual puede deberse a una baja producción de semillas viables, o a causas genéticas o ecológicas, como puede ser la falta de polinizadores adecuados, la baja disponibilidad de recursos y características del sistema reproductivo en cuestión. También se puede deber a cuellos de botella ambientales que reducen drásticamente el establecimiento de nuevos individuos (Mandujano *et al.* 1996).

Se sabe muy poco sobre la dinámica poblacional de especies de plantas de vida larga y son pocas las referencias sobre la dinámica poblacional de cactáceas (Esparza- Olguín *et al.* 2002). En general para las especies de cactáceas se ha encontrado que las tasas de crecimiento individual son bajas, que las probabilidades de transición de los individuos a las categorías siguientes son bajas debido a esto, que existen regresiones a categorías de menor tamaño debido a la muerte de ramas y que la mortalidad decrece y la reproducción incrementa conforme incrementa el tamaño de la planta (Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

Hasta la fecha la herramienta más utilizada para estudiar la dinámica de poblaciones de cactáceas han sido las matrices de proyección poblacional. En la mayoría de los casos en los que se han utilizado éstas, se ha visto que la tasa finita de incremento poblacional (λ) se encuentra cerca de la unidad, sugiriendo que las poblaciones se encuentran cerca del equilibrio numérico. Es importante mencionar que tanto el uso de matrices de proyección poblacional como el de tablas de vida probablemente constituyen herramientas limitadas para detectar incrementos o decrementos en el número de individuos de poblaciones de especies de vida larga, donde los procesos poblacionales más relevantes pueden ocurrir en la escala de décadas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

1.6 OBJETIVOS

Objetivo General

En este trabajo se evaluó la estructura poblacional, el patrón de distribución y el establecimiento de *Lophophora williamsii* en Cuatrociénegas, Coahuila, con el objeto de comprender algunos de los factores que afectan el comportamiento demográfico de esta especie.

Los objetivos particulares de esta tesis se subdividen en tres temas fundamentales:

1.-Distribución y nodricismo

- a) Determinar la abundancia y el patrón de distribución de *L. williamsii* en Cuatrociénegas, para hipotetizar acerca de los factores que determinan la estructura espacial de la población.
- b) Conocer si existe una asociación positiva de los individuos de *L. williamsii* con plantas del estrato arbustivo y, de existir, determinar si existen preferencias de asociación y orientación de los individuos de *L. williamsii* debajo del follaje de las plantas nodriza.

2.-Germinación y establecimiento

- a) Comparar la germinación de semillas de *L. williamsii* de distintas edades para determinar si existe una pérdida de viabilidad en el tiempo.
- b) Explorar el efecto de la intensidad de luz sobre la germinación y el establecimiento de individuos de *L. williamsii* bajo condiciones controladas.

3.-Dinámica poblacional

- a) Conocer la estructura de la población de *L. williamsii* en Cuatrociénegas por medio de estudios de densidad, cobertura y distribución de tallas.
- b) Elaborar una tabla de vida estática por edades, basada en la estimación de la edad de los individuos según su tamaño, con el objeto de estimar algunos parámetros de la dinámica de la población en estudio.

c) Conocer la contribución relativa de la reproducción sexual y de la propagación vegetativa al crecimiento de la población.

1.7 HIPÓTESIS

La posición que ocupen los individuos de *L. williamsii* en el espacio dependerá de la distribución espacial de los factores ambientales (bióticos y abióticos) que afectan su germinación, establecimiento y desarrollo.

Si el establecimiento de las plantas de *L. williamsii* resulta ser más exitoso debajo del dosel de plantas nodriza, entonces esperamos encontrar un patrón de distribución agregado.

Se espera encontrar diferencias en la germinación de semillas de distintas edades debido a pérdida de viabilidad.

Debido a las condiciones micro-ambientales (luz, temperatura) generadas por los diferentes tratamientos, esperamos encontrar diferencias en la germinación.

II MÉTODOS

2.1 Descripción del área de estudio

Cuatrociénegas se encuentra en el Desierto Chihuahuense, al norte de México, en la región conocida como el altiplano septentrional, el cual está localizado entre los dos macizos montañosos más grandes de México: al este de la Sierra Madre Oriental y al oeste de la Sierra Madre Occidental. La humedad proveniente de los océanos se ve interceptada por ambas cadenas montañosas, fenómeno que explica la aridez de esta región (Instituto Nacional de Ecología 1999).

El Área de Protección de Flora y Fauna de Cuatrociénegas se encuentra en un valle con una extensión de 150,000 ha y está ubicada en la parte central del Estado de Coahuila, a 80 km al oeste de la ciudad de Monclova. Esta región forma parte de la Provincia de la Sierra Madre Oriental y de la Subprovincia denominada Sierras y Llanuras Coahuilenses. El valle de Cuatrociénegas se encuentra rodeado por las siguientes sierras: al norte La Madera y La Menchaca, al oeste La Purísima y San Vicente, al sur San Marcos y Pinos y al sureste La Fragua (Instituto Nacional de Ecología 1999). El clima de esta región desértica es muy seco (BWhw'' (x')(e)'), según la clasificación climática de Köppen modificada por García-Miranda 1981), con un promedio de precipitación anual menor a 200 mm; las temperaturas varían de 0° C en el invierno a más de 44° C en el verano (Marsh 1983). La temperatura media anual fluctúa entre los 18° C y los 22° C, alcanzando temperaturas bajo cero en el mes más frío (García- Miranda 1981).

En las partes bajas de las Sierras que rodean al valle de Cuatrociénegas, hasta una altitud de 1100 m, la vegetación es un matorral xerófilo dominado por especies como la lechuguilla (*Agave lechuguilla*), las yucas (*Yucca* spp.), los sotoles (*Dasyllirion* spp.), el ocotillo (*Fouquieria splendens*), la sangre de drago (*Jatropha dioica*) y la candelilla (*Euphorbia antisyphilitica*). En las bajadas de las Sierras se presenta un matorral desértico micrófilo dominado por especies como la gobernadora (*Larrea tridentata*), ocotillo, *Opuntia bradtiana*, *Koeberlinia spinosa*, mezquite (*Prosopis glandulosa*) y huizache (*Acacia greggii*) (Instituto Nacional de Ecología 1999).

2.2. La especie en estudio, *Lophophora williamsii*

El género *Lophophora* forma parte de la Familia Cactaceae, Subfamilia Cactoidea y Tribu Cacteae y cuenta con dos especies que son *L. williamsii* y *L. difusa*. Éstas difieren morfológica y químicamente, y ambas habitan en zonas desérticas, generalmente sobre suelos calcáreos (Guzmán *et al.* 2003).

Lophophora williamsii (Lem. ex Salm-Dyck) J.M. Coult es una planta globosa, frecuentemente aplanada en el ápice, de 2 a 6 cm de altura y 4 a 11 cm de diámetro. Generalmente es de color verde azulado, en ocasiones verde amarillento, a veces con tinte rojizo. Tiene de 4 a 14 costillas, las cuales casi siempre están presentes y bien definidas, siendo de altura variable y a veces formando tubérculos mas o menos altos. Las areólas se encuentran distantes entre sí 0.9 a 1.5 cm, son circulares, de 2 a 4 mm de diámetro.

Los individuos de *Lophophora williamsii* presentan variaciones en su forma a lo largo de su ciclo de vida: al principio los podarios son tres, cinco, etc., pero a medida que aumentan en número, se reduce su tamaño y de una disposición inicialmente espiralada, pueden formarse ortósticos, quedando, por tanto, los tubérculos ordenados en costillas (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada 1978). El crecimiento de las plantas de *L. williamsii* es muy lento; se requieren de más de cinco años para que las plantas alcancen 15 mm de diámetro. Aparentemente la edad y el tamaño de la planta son dos factores que determinan el número de costillas en los individuos de algunas poblaciones. Las plantas jóvenes normalmente presentan cinco costillas, mientras que las adultas presentan de 5 a 14 (Anderson 1980).

Las flores están dispuestas en las areólas del ápice y miden de 1 a 2.4 cm de longitud y de 1 a 2.2 cm de diámetro. El perianto de la flor es de color rosa, a veces blanco y rara vez amarillento. Estas plantas florecen de marzo a septiembre (Anderson 1969, Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada 1978). El fruto de *L. williamsii* es una baya claviforme, de 15 a 20 mm de longitud y de 2 a 3.4 mm de diámetro. Es un fruto desnudo de color rojo o rosado que madura y emerge rápidamente del ápice lanoso de la planta y queda parcialmente incluido entre los pelos del hundimiento apical (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada 1978) . La fructificación en San Luis Potosí se ha registrado en los meses de julio a septiembre

(Trujillo 2002). Los frutos son similares a los de *Obregonia* en que existen dos morfos en las semillas (Anderson 1980). La mayor proporción de las semillas son grandes, negras y piriformes, y miden de 1 a 1.5 mm de diámetro (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada 1978); las semillas del otro morfo son mas pequeñas. Aparentemente no existen diferencias significativas en la germinación de los dos morfos de semillas (Trujillo 2002).

Lophophora williamsii presenta tanto reproducción sexual como propagación vegetativa. La propagación vegetativa da como resultado un crecimiento cespitoso debido a los brotes adventicios que salen en la base del tallo- raíz. Este crecimiento se considera una respuesta al daño ocasionado por herbívoros o por el corte de las cabezuelas por cosecha humana. Los brotes así producidos pueden ser separados y posteriormente desarrollar raíces y establecer nuevas colonias (Anderson 1969).

Lophophora williamsii frecuentemente forma colonias, aunque pueden encontrarse individuos solos. Las plantas de peyote tienden a crecer a la sombra de arbustos de *Larrea* spp., *Prosopis* spp., *Acacia farnesiana*, *Mimosa biuncifera* o a la sombra parcial de *Agave lechuguilla*, *Jatropha dioica* y *Euphorbia antisiphilitica* (Anderson, 1969; Lumbreras 1976; Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1991). Coexiste con otras suculentas como *Ariocarpus retusus*, *Coryphantha* sp., *Echinocactus horizontalis*, *E. platyacanthus*, *Ferocactus* sp., *Flourensia cernua*, *Hechtia glomerata*, *Mammillaria* sp., *Opuntia leptocaulis*, *O. tunicata*, *Yucca carnerosana* y *Y. filifera* y con otras plantas como *Fouquieria splendens*, *Dasylyrion wheeleri* (sotol) y *Koeberlinia spinosa* (Islas 1999).

Sobre *Lophophora williamsii* existen varios estudios taxonómicos, del culto antropológico, de los efectos químicos y biológicos de sus componentes y sobre la biosíntesis de sus alcaloides (Bruhn y Holmstedt 1974). Sin embargo, los estudios ecológicos son muy escasos y se conoce muy poco sobre sus poblaciones naturales. Se sabe que en varias localidades de Texas y México la actividad humana ha reducido considerablemente el número de individuos o ha alterado las poblaciones por la constante colecta de las cabezuelas (Anderson 1969, Islas 1999).

Actualmente *Lophophora williamsii* se encuentra en la NOM-059-ECOL-2001 con el nombre de *Peyotl zacatensis*, dentro de la categoría de protección especial (Pr), que se refiere a especies o poblaciones que podrían llegar a encontrarse amenazadas por factores que inciden negativamente en su viabilidad. El nombre *Peyotl zacatensis* es sinónimo de *Lophophora williamsii* (Guzmán *et al.* 2003).

2.2.1 Distribución geográfica de *Lophophora williamsii*

Lophophora williamsii es una cactácea endémica del Desierto Chihuahuense (Anderson 1969). En México, se encuentra distribuida en los Estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, San Luis Potosí, Zacatecas y Tamaulipas (Guzmán *et al.* 2003). En los Estados Unidos existe en el sur de Nuevo México y en Texas (Anderson 1969).

El rango latitudinal que abarca esta especie es de cerca de 1200 km, de los 20°54' a los 29°47' de latitud norte a lo largo de la cuenca del Río Bravo y hacia el sur en la Meseta Central del norte de México, situada entre la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental hasta Saltillo, Coahuila. Al sur de Saltillo su área de distribución se hace más angosta, es interrumpida por montañas y luego se extiende hacia el sur cerca de la ciudad de San Luis Potosí. En cuanto a la altitud, existen grandes variaciones a lo largo de su área de distribución; en el Río Bravo se encuentra a una elevación de casi 50 msnm y en la región sur, en el estado de San Luis Potosí a casi 1850 msnm (Anderson 1969).

Lophophora williamsii crece silvestre en las regiones desérticas de la altiplanicie en terrenos calizos, sobre colinas pedregosas y en las riberas escarpadas de los ríos, especialmente a lo largo de la cuenca del Río Bravo. Tiene preferencia por los suelos calcáreos y arcillosos del Cretácico (Lumbreras 1976).

2.2.2 Datos históricos sobre *Lophophora williamsii*

Lophophora williamsii recibe varios nombres comunes según los grupos étnicos que la nombren. Algunos de estos nombres se enlistan a continuación: peyote (nahuatl), kamaba (tepehuanes), hicore, hikuli o jiculi (huicholes), huaname (taraumaras), wokow

(comanches), señi (kiowas), mezcalito y botones de mezcal (nombre comercial) (Schultes y Hoffman 1982)

El peyote (*Lophophora williamsii*) fue notado por los españoles desde 1560. Misioneros Jesuitas del siglo XVII atestiguan que los indios mexicanos usaban el peyote en forma ceremonial y medicinal, debido a sus propiedades narcóticas y alucinógenas. Los españoles encontraron que el consumo del peyote estaba firmemente establecido en las religiones nativas y sus esfuerzos por exterminarlo hicieron que su culto se desplazara a las montañas, donde perdura hasta la fecha (Schultes y Hoffman 1982).

El uso del peyote forma parte de un culto médico-religioso. Mediante diversas alucinaciones, el curandero se pone en comunicación con los espíritus malévolos que causan la enfermedad y la muerte. En cada ceremonia se consumen de 4 a 30 cabezas por persona. Actualmente esta planta es apreciada por tarahumaras, huicholes y otras culturas mexicanas, así como algunas tribus estadounidenses y canadienses (Schultes y Hoffman 1982, Bátis y Rojas-Aréchiga 2002). Se ha sugerido que el uso del peyote se extiende por más de 7000 años. Se ha encontrado evidencia del culto del peyote en Cuatrociénegas, la cual data de 810 a 1070 D.C. (Schultes y Hoffman 1982).

2.3 MÉTODOS EN CAMPO

2.3.1 Población de estudio.

Se establecieron tres parcelas de 10 * 10 m, cubriendo un área de 300 m² en sitios donde se tenía conocimiento de que la planta estaría presente: dos parcelas en la Sierra de San Marcos y Pinos y una parcela en la Sierra de La Madera, localizadas en Cuatrociénegas, Coahuila. La ubicación de las parcelas de la Sierra San Marcos y Pinos fue a los 26° 53' Norte, 102° 06' Oeste, a 771 msnm y a los 26° 53' Norte, 102° 06' Oeste, a 773 msnm, mientras que la parcela de la Sierra La Madera se localizó a los 26° 58' Norte, 102° 07' Oeste, a 789 msnm.

En cada parcela se mapearon todos los individuos de *L. williamsii* y sus nodrizas con coordenadas "x" y "y". Se consideró como individuo a cada grupo de cabezuelas que se

encontraban creciendo juntas, aunque debido al tipo de crecimiento que presentan es difícil determinar si todas las cabezuelas de cada grupo se encuentran unidas por debajo del suelo. De cada individuo se contó el número de cabezas (tallos), se midió el diámetro de cada tallo y se registró si eran reproductivos o no. Se registraron como cabezas reproductivas a aquellas que presentaban en la lana apical alguna reminiscencia de eventos reproductivos anteriores.

Se realizó una ANOVA para comparar las estructuras poblacionales de los diferentes sitios de muestreo, para esto los valores utilizados fueron previamente transformados con la función de la raíz cuadrada. No se utilizó una prueba de X^2 ya que se contaba con muy pocos individuos en algunas categorías.

2.3.2 Patrón de distribución

Clark y Evans (1954, en Krebs 1989) fueron los primeros en sugerir la utilización de mapas para la evaluación de los patrones espaciales de distribución de las plantas. Estos autores utilizaron la distancia de un individuo a su vecino más cercano como la medida más relevante para describir el patrón de distribución. Este método es muy útil cuando se tiene un mapa de toda la población, pero en muchas ocasiones esto es imposible, por lo que el estudio se realiza a partir de muestreos a lo largo del área en la que se encuentra establecida la población.

En este trabajo se midió la distancia de puntos tomados al azar a los organismos más cercanos, y de éstos a sus vecinos más próximos; estos datos se utilizaron para analizar si los individuos de la población muestreada presentan un patrón de distribución espacial aleatorio o no, todo ello por medio de la prueba de Hopkins (1954 en Krebs 1989). Esta prueba trabaja con el estadístico h , que se calcula como:

$$h = \Sigma (X_i^2) / \Sigma (r_i^2) \quad (12)$$

donde:

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

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

El estadístico h se distribuye como una F con $2n$ grados de libertad en el numerador y lo mismo en el denominador, donde n para los grados de libertad es el número de puntos muestreados al azar. Si los organismos se encuentran agregados, la distancia de un punto al azar al organismo más cercano será mayor que la distancia entre individuos cercanos. Lo contrario ocurre si el patrón espacial es uniforme. Así, la prueba de F para h es una prueba de F de dos colas, en la cual cuando h es muy pequeña, se puede concluir con certeza estadística que el patrón espacial es uniforme. El índice del patrón de distribución con un intervalo de variación de 0 a 1 puede ser estimado por:

$$I_H = h/1+h = \Sigma(X_i^2) / \Sigma(X_i^2) + \Sigma(r_i^2) \quad (13)$$

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

2.4 Nodricismo

Para saber si *Lophophora williamsii* depende de una planta nodriza para establecerse, se evaluó si las plantas ubicadas en las parcela de estudio presentaban asociación con elementos del estrato arbustivo o no, esto se realizó mediante una prueba de χ^2 . La hipótesis nula que se manejó fue que el número de individuos establecidos debajo de plantas nodrizas es directamente proporcional al área que cubren estos dos ambientes en el sitio de estudio. El 26 % del ambiente se encontraba cubierto de vegetación, mientras que el 74% restante eran espacios abiertos.

En el caso de existir dicha asociación, se evaluó si existen preferencias específicas por alguna especie mediante una prueba de χ^2 de bondad de ajuste. A la planta nodriza se le midieron sus dos diámetros principales para obtener su cobertura. En este caso, se manejó como hipótesis nula que el número de individuos de *L. williamsii* debajo de las nodrizas es proporcional a la cobertura de cada una de las especies nodriza. Para el análisis de preferencias específicas de asociación con especies nodrizas, se utilizaron 95 individuos de

L. williamsii, debido a que, de los individuos restantes, no se contaba con ciertas características estructurales de la planta nodriza a la que se encontraban asociados.

Para cada parcela se elaboró un mapa de los individuos de *L. williamsii*, así como de las plantas nodrizas. Con el mapa se ubicó hacia qué orientación se encontraban los individuos de *L. williamsii* con respecto a la cobertura de su nodriza, con el objeto de evaluar si existían preferencias de orientación. Las orientaciones de las plantas se clasificaron en cuatro categorías: N, S, E y O. La categoría N comprendió desde el NE hasta el NO, (entre los 315 y 45°); el E, comprendió desde el NE hasta el SE (entre los 45 y 135°); el S desde el SE hasta el SO (entre los 135 y 225°) y el O desde el SO hasta el NO (entre los 225 y 315°).

Se llevo a cabo una prueba de χ^2 para evaluar si existían preferencias de orientación en la distribución de las plantas de *L. williamsii* y se realizó un análisis de los residuos ajustados para evaluar la significancia estadística de la diferencia entre las frecuencias esperadas y las observadas para cada orientación en particular (Everitt 1977). Se estableció como hipótesis nula que se encontraría un número similar de plantas hacia cualquiera de las cuatro orientaciones. En este caso se presentan los datos de los individuos por separado para la Sierra de la Madera (SLM) y la Sierra San Marcos y Pinos (SMP). Los datos de las parcelas SMP 1 y SMP 2 se trabajaron juntos, ya que se encuentran en la misma localidad y presentan la misma orientación.

2.5 Germinación

Para evaluar la germinación de las semillas de *Lophophora williamsii*, se utilizó un total de 500 semillas de distintas edades, colectadas de Cuatrociénegas en diferentes fechas y, por lo tanto, provenientes de diferentes cosechas (1994, 1995, 1996, 1998, 1999, 2000, 2002), por personal del Jardín Botánico, Instituto de Biología, UNAM. Las semillas fueron almacenadas en seco y a temperatura ambiente en la Ciudad de México desde la fecha de su colecta. Se llevaron a cabo dos experimentos diferentes.

2.5.1 Germinación de semillas de distintas edades

Se pusieron a germinar 200 semillas de *Lophophora williamsii* de diferentes edades. Se utilizaron 8 semillas de 1994 y 32 semillas de los otros años (1995, 1996, 1998, 1999, 2000, 2002) de acuerdo a su disponibilidad. Las semillas se sembraron en frascos de vidrio y se colocaron dentro de una cámara de germinación a 25° C y con un fotoperiodo de 12:12 horas, bajo luz blanca (33.21 $\mu\text{Mol/m}^2/\text{s}$). En los frascos de vidrio se utilizó tierra preparada (1:1 tierra negra y tepojal) y humedecida como sustrato, sobre el cual se colocaron 20 semillas de los distintos años, escogidas y sembradas dentro del frasco en una posición al azar. Cada frasco tuvo semillas de varias fechas de colecta. Se implementó un sistema de cuadrícula en el fondo del frasco que nos permitió ubicar la identidad de cada semilla y determinar su destino (germinada o no germinada). Se consideró a una semilla como germinada, una vez aparecida la radícula. Se revisaron los frascos todos los días a la misma hora, desde que fueron sembradas las semillas hasta que dejó de observarse germinación. El experimento duró dos meses.

El análisis de los resultados para evaluar si existen diferencias significativas en la germinación de las semillas de distintas edades y cosechas, se llevó a cabo con un modelo lineal generalizado, con una variable de respuesta binaria y error binomial (Crawley 1993), utilizando el paquete estadístico GLIM 4 (1992 Royal Statistical Society, London). La curva de disminución de la probabilidad de germinación de las semillas al aumentar su edad, se describe a través de la siguiente fórmula:

$$P = (1 - (t+1/t)) * 100 \quad (14)$$

donde t son los años que tienen las semillas y P es el porcentaje predicho de germinación para cada edad.

2.5.2 Germinación de semillas en tres condiciones de luz

Este experimento consistió en un diseño factorial completamente aleatorizado que constó de tres condiciones de luz bajo las cuales se evaluó la germinación. Las semillas utilizadas provinieron de una mezcla al azar de 300 semillas de diferentes edades y cosechas (1995,

1996, 1999 y 2000). Se utilizaron 100 semillas por tratamiento, divididas en cinco réplicas de veinte semillas cada una. Los tratamientos consistieron en tres condiciones de radiación solar; para lograrlos se utilizaron mallas de mosquitero sujetadas sobre cada maceta con ligas, de esta manera se aseguró que toda la maceta tuviera la misma condición de luz. Los tratamientos fueron malla doble, malla simple y sin malla. Las macetas (repeticiones) se llenaron con tierra preparada (1:1 tierra negra y tepojal) y humedecida como sustrato sobre el cual se sembraron las semillas. Las semillas se mantuvieron en estas macetas en el invernadero del Instituto de Ecología de la UNAM y se regaron con agua ozonificada todos los días.

La radiación fotosintéticamente activa (RFA) que incidía sobre la superficie del sustrato en las macetas de los tratamientos de luz fue medida con un cuantómetro (LI-COR modelo LI-189). De cada tratamiento se realizaron cinco mediciones de luz cada tres horas a partir de las 8:15 am (8:15, 11:15, 14:15 y 17:15 hrs.) en los sitios donde fueron colocadas las macetas. La RFA promedio para el tratamiento sin malla fue de $393.8 \mu\text{Mol/m}^2/\text{s}$ y se consideró como 100% de incidencia solar. Para la malla simple la RFA fue de $264.7 \mu\text{Mol/m}^2/\text{s}$; esta malla permitió el paso del 67.1% de la luz; y para el tratamiento de malla doble se obtuvo una RFA de $181.4 \mu\text{Mol/m}^2/\text{s}$; ésta malla permitió el paso del 45.3% de la radiación solar.

Para determinar la cantidad de agua que se necesitaba en cada riego para cada tratamiento, se llevó a cabo un experimento piloto en el cual, con una balanza granataria, se tomó el peso de la maceta con la tierra seca, posteriormente se le administró agua hasta que alcanzara la capacidad de campo y nuevamente se volvió a pesar. Las macetas se colocaron con las condiciones de radiación solar de los tratamientos de luz en el mismo sitio donde se colocó el experimento en el invernadero del Instituto de Ecología y todos los días a la misma hora se pesó cada maceta. Por diferencia de pesos se determinó la cantidad de agua evaporada en los distintos tratamientos. En este experimento piloto que duró dos semanas se realizaron tres réplicas por tratamiento de luz. Las macetas en las se sembraron las semillas se cambiaron de lugar al azar diariamente. Además todos los días se tomó la temperatura máxima y la temperatura mínima dentro del invernadero (temperatura máxima

promedio= 38.3°C, temperatura mínima promedio= 11.8°C), así como el registro de las semillas germinadas hasta que dejó de observarse germinación. El experimento duró tres meses.

2.6 Dinámica poblacional

En este estudio se construyeron tablas de vida estáticas para *L. williamsii*, con base en la estructura de edades de la población en Cuatrociénegas. La edad de las plantas se estimó a partir de la tasa de crecimiento de las plántulas que se obtuvieron del experimento de germinación de semillas de *L. williamsii* en tres condiciones de luz (sección 3.5.2), calculadas con base en la medición de su diámetro al año de edad. De acuerdo con estas mediciones, se asumió que el diámetro de las plantas crece 1.05 cm al año, a partir de lo cual se estimó la edad de los individuos con respecto a su diámetro.

Se establecieron 12 clases de edad con base en la distribución de edades observada en la población de estudio (N_x obs). A la estructura poblacional observada se le ajustó una función potencial decreciente (que fue la que permitió un mejor ajuste a los datos observados, $R^2= 0.79$) para posteriormente obtener el número de individuos “calculados” (N_x calc) para cada clase de edad, a partir de los cuales se elaboró la tabla de vida. Al tener una tendencia decreciente en el número de individuos “calculados” por clase a través del tiempo, evitamos algunas limitaciones de las tablas de vida estáticas, ya que en general las tablas de vida asumen que los individuos pasan de una categoría a la otra y no pueden permanecer en la misma categoría ni regresar a categorías anteriores (Begon *et al.* 1996). La función utilizada fue la siguiente:

$$Y= 51,027 X^{-1.5248} \quad (15)$$

donde Y es el número de individuos para cada clase de edad y X es la clase de edad.

Se elaboraron tres tablas de vida estáticas por separado. Una de ellas incorporó sólo la propagación clonal, otra incluyó sólo la reproducción sexual y por último, la tercera fue mixta, pues incluyó tanto la propagación clonal como la reproducción sexual. En las tres

tablas de vida, se utilizaron las mismas columnas para la sobrevivencia (l_x), la mortalidad (d_x), la fracción de mortalidad (q_x) y la esperanza de vida (e_x); lo único que cambió entre ellas fue la columna de m_x .

Para obtener la fecundidad (m_x) por vía clonal, se utilizó el número máximo de cabezas que puede producir un individuo y se dividió por el valor máximo de edad calculada para un individuo, obteniendo así la capacidad máxima de propagación clonal. Este número se multiplicó por el número promedio de cabezas que tienen los individuos en cada clase para poder obtener la fecundidad clonal promedio por clase. Este fue el valor que se utilizó en la columna de fecundidad (m_x) de la tabla de vida estática clonal y se sumó a la fecundidad (m_x) calculada a partir de la reproducción sexual en la tabla de vida mixta.

Debido a que no se pudieron obtener directamente estimaciones de la fecundidad por la vía sexual de los individuos de esta especie en las localidades de estudio, para estimar ésta m_x , se asumió que cada tallo o cabeza produce un fruto al año (Islas *com. pers.*) y el valor del número de semillas por fruto se estimó a partir del promedio de lo que se ha reportado para esta especie en distintas localidades, siendo de 25- 30 semillas por fruto (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada 1978), 5- 25 semillas por fruto, en Municipio de Catorce, SLP (Islas 1999) y 32.10 semillas por fruto en “El Huizache”, SLP (Trujillo 2002); resultando un promedio de 19 semillas por fruto. El porcentaje de germinación utilizado fue 64%, valor de germinación obtenido de los experimentos de germinación cuyos resultados se reportan en la sección 3.5.1. del presente trabajo.

A partir de las tablas de vida, se obtuvieron las medidas de la dinámica poblacional, como la tasa reproductiva neta (R_0), el tiempo generacional (G), la tasa intrínseca de crecimiento (r) y la tasa finita de crecimiento (λ).

Finalmente, se llevó a cabo una prueba de χ^2 y el análisis de los residuales ajustados para evaluar si la población estudiada de *Lophophora williamsii* difiere en su estructura con respecto a la estructura estable de edades calculada a partir de las tablas de vida.

III RESULTADOS

3.1 Densidad poblacional de *Lophophora williamsii* en la zona de estudio.

La densidad poblacional promedio de *Lophophora williamsii* en las tres parcelas muestreadas fue de 0.35 ind/m², es decir, de aproximadamente un individuo por cada 3 m². Los individuos presentaron de 1 a 34 cabezas ($\bar{x} = 3 \pm 1.7$) (Tabla 1).

Tabla 1. Densidad poblacional de *Lophophora williamsii* en las tres localidades de estudio, dos situadas en la Sierra San Marcos y Pinos (SMP) y una en Sierra La Madera (SLM), en Cuatrociénegas, Coahuila.

Parcela	# individuos en 100 m ²	Densidad (ind/m ²)	# total de cabezas	# cabezas/ind.
1 SMP	29	0.29	55	1.89
2 SMP	38	0.38	178	4.68
3 SLM	39	0.39	105	2.69

3.2 Patrón de distribución espacial

El valor de agregación obtenido a partir de la prueba de Hopkins fue de 0.67 (variando entre 0.64 y 0.79, por lo tanto, se rechaza la hipótesis nula de un patrón de distribución aleatorio, determinando que las poblaciones estudiadas de *L. williamsii* presentan un patrón de distribución de tipo agregado (Tabla 2).

Tabla 2. Índice de Hopkins obtenido a partir de las poblaciones muestreadas de *Lophophora williamsii* en la Sierra San Marcos y Pinos (SMP) y en Sierra La Madera (SLM).

	SMP 1	SMP 2	SLM 3	TOTAL
X_i	181.66	171.52	433.92	787.1
R_i	100.84	46.72	242.83	390.39
H	1.80	3.67	1.79	2.02
g.l.	40, 40	40, 40	40, 40	120, 120
$f_{0.01}$	2.1	2.1	2.1	1.53
$f_{0.99}$	0.48	0.48	0.48	0.65
I Hopkins	0.64	0.79	0.64	0.67

3.3 Asociación con plantas nodriza

3.3.1 Identidad de las especies nodriza

Lophophora williamsii depende de una especie nodriza para establecerse ($\chi^2=229.673$, g.l.=1, $P<0.0001$). El 91% de los individuos muestreados de *L. williamsii* se encontró asociado a alguna nodriza y sólo el 9 % de los individuos se encontró en espacios abiertos. Encontramos además, que los individuos de *L. williamsii* no se establecen al azar debajo de las diferentes especies de plantas que actúan como nodrizas. El análisis de residuos ajustados de acuerdo a las coberturas de las nodrizas indicó que los individuos de *L. williamsii* se establecen con una frecuencia mayor que la esperada por azar bajo la sombra de *Agave lechuguilla*, *Hechtia* sp. y *Opuntia leptocaulis* ($P<0.0001$) (Tabla 3).

Tabla 3. Especies nodriza a las que se asoció *Lophophora williamsii* en los tres sitios estudiados (Sierra La Madera y Sierra San Marcos y Pinos).

Especie nodriza	Área (m ²)	Proporción del área		Residuales	
		cubierta por nodrizas	No. Individuos obs.	No. individuos esp.	ajustados
<i>Larrea tridentata</i>	779711.4	0.697	68	66.22	0.22
<i>Agave lechuguilla</i>	3169.29	0.003	2	0.27	3.34
<i>Acacia</i> sp.	43396.1	0.039	3	3.69	-0.36
<i>Hechtia</i> sp.	6393.55	0.006	3	0.54	3.34
<i>Opuntia leptocaulis</i>	2083.08	0.002	2	0.18	4.34
<i>Cordia parviflora</i>	152621.5	0.136	10	12.96	-0.82
<i>Opuntia bradtiana</i>	115567.9	0.103	5	9.82	-1.54
<i>Opuntia pheacantha</i>	15708	0.014	2	1.33	0.58

3.3.2 Orientación de los individuos de *L. williamsii* bajo la sombra de sus nodrizas

En las parcelas de estudio de la Sierra de San Marcos y Pinos, encontramos preferencia de orientación de los individuos de *L. williamsii* bajo sus plantas nodriza hacia el cuadrante Sur ($\chi^2=9.998$, g.l.=3, $P=0.02$) rechazando la hipótesis nula de que hay un número similar de individuos en las cuatro orientaciones. En la población de la Sierra La Madera no encontramos diferencias significativas entre la distribución esperada y la observada, por lo que no se rechazó la hipótesis nula ($\chi^2= 1.11$, g.l.= 3, $P= 0.77$) (Fig. 1, Tabla 3).

Tabla 3. Orientación de los individuos de *Lophophora williamsii* establecidos debajo de las nodrizas en la Sierra San Marcos y Pinos (SMP) y en la Sierra La Madera (SLM).

	N		E		S		O		Total de individuos obs.	χ^2	P
	obs.	esp.	obs.	esp.	obs.	esp.	obs.	esp.			
SMP	10	15	15	15	25	15	10	15	60	10	0.02
SLM	7	9	10	9	11	9	8	9	36	1.1	0.77

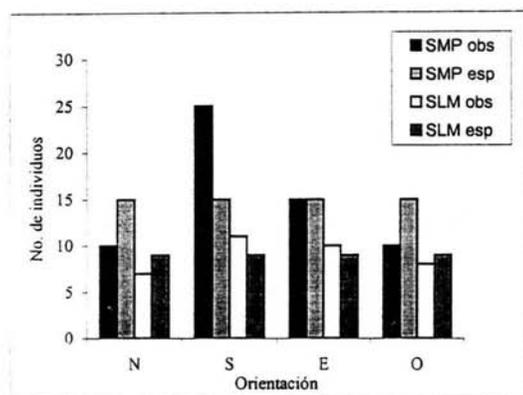


Figura 1. Orientación de los individuos de *Lophophora williamsii* localizados debajo de las nodrizas en La Sierra San Marcos y Pinos (SMP) y en la Sierra La Madera (SLM).

3.4 Estructura poblacional

La estructura de la población de *Lophophora williamsii* se describió de acuerdo al tamaño de los individuos, donde se consideró como un individuo al grupo de cabezas que se presentaban juntas. La estructura de tamaños de la población se basó en la suma de los diámetros de todas las cabezas del individuo, las cuales se midieron una por una. Las estructuras de tamaños de los tres sitios estudiados no difirieron significativamente entre ellas ($F=0.559$, g.l.=2 $P=0.579$), por lo que se trabajaron los datos en conjunto como una sola población (Fig. 2).

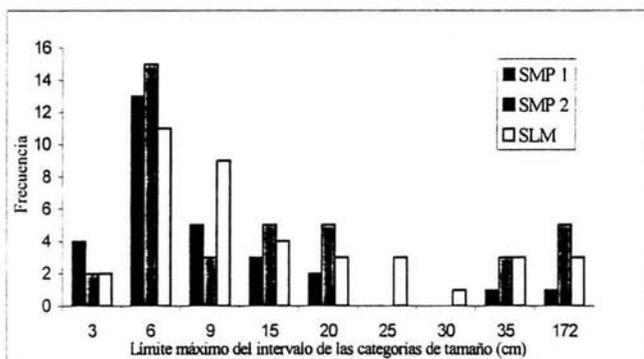


Figura 2. Frecuencia de individuos de *L. williamsii* en las diferentes categorías de tamaño en las tres localidades de estudio, situadas en la Sierra San Marcos y Pinos (SMP) y Sierra La Madera (SLM).

El análisis de la distribución de frecuencias de la estructura poblacional indica que el 37% de los individuos está en la clase 2 (3 -6 cm), mientras que el 7.5% son menores a 3 cm y tienen una sola cabeza. El 59% de los individuos son reproductivos y comienzan a reproducirse al pasar a la clase 2 (6- 9 cm) (Fig. 3). El mayor número de individuos se encuentra en las primeras categorías de edad y el 60 % de los individuos son menores a 9 cm de diámetro acumulado (Fig. 3).

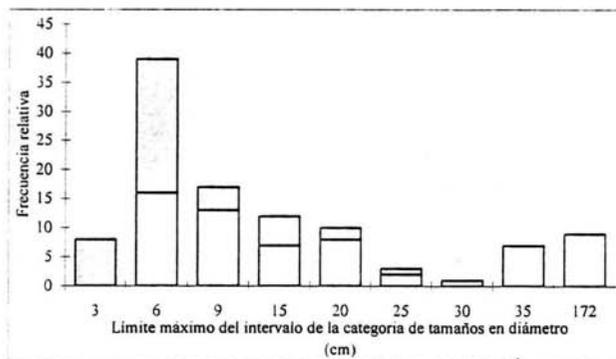


Figura 3. Frecuencia de individuos reproductivos de *Lophophora williamsii* (área sólida de la barra) y no reproductivos (área rayada de la barra) en las diferentes categorías de tamaño.

Se analizó también la estructura poblacional en términos de la distribución de los individuos en diferentes categorías de tamaño de las cabezas (tallos o ramets potencialmente independientes). Dicha distribución de frecuencias indicó que el 74% de las cabezas de los individuos de *L. williamsii* tenían 4-6 cm de diámetro y el diámetro de las cabezas varió de 2-12 cm ($\bar{x} = 5 \pm 1.6$ cm) (Fig. 4).

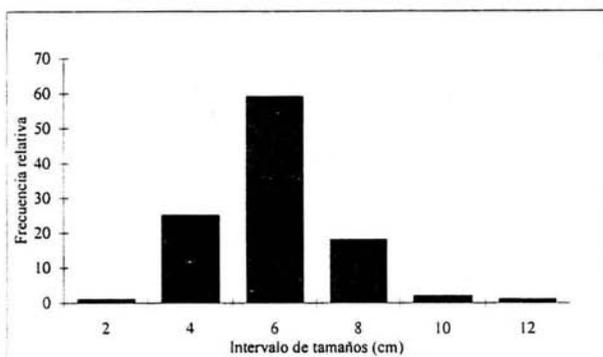


Figura 4. Frecuencia relativa del tamaño de las cabezas de los individuos de *Lophophora williamsii* en Cuatrociénegas, Coahuila.

3.5 Germinación bajo condiciones controladas

3.5.1 Germinación de semillas de distintas edades y cosechas

La primera semilla germinada en el experimento realizado se observó al tercer día de iniciado el experimento y la última al día 45 a partir del momento en que fueron sembradas. El porcentaje global de germinación obtenido fue de 64%. En general, las semillas de mayor edad mostraron menores porcentajes de germinación. Las semillas de un año tuvieron una germinación de 78.13%, las de tres años alcanzaron el 62.5%, las de cuatro y cinco años germinaron en un 68.75%, las de siete años un 62.5%, 56.25% en el caso de las semillas de ocho años y 12.5% para las de nueve años de edad. El bajo porcentaje de germinación que se obtuvo para las semillas de nueve años de edad debe tomarse con reserva, pues se contaba con un número muy bajo de semillas de esa edad ($n=8$) (Fig. 5).

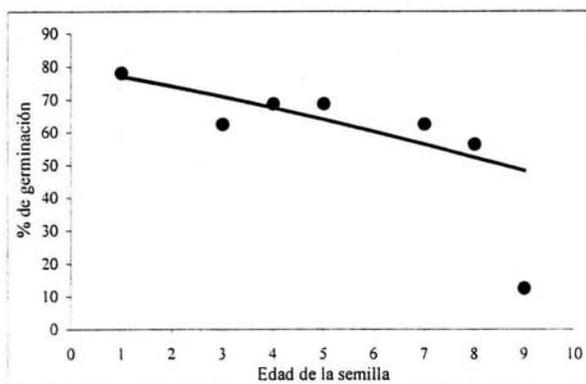


Figura 5. Porcentaje final de germinación de las semillas de *L. williamsii* de diferentes edades. Se muestra la línea de tendencia ajustada de acuerdo a un modelo lineal generalizado con variable de respuesta binaria y error binomial, que toma en cuenta el tamaño de muestra utilizado en cada experimento.

Los resultados del experimento muestran que hay diferencias significativas en la germinación de las semillas de diferentes edades ($\chi^2= 13.68$, g.l.= 6, $P=0.033$). Con base en el porcentaje de germinación predicho obtenido del ajuste, se obtuvo el porcentaje de pérdida en la capacidad germinativa al pasar el tiempo (Tabla 4), que sugiere que al cabo de nueve años, casi el 40% de las semillas han perdido su viabilidad.

Tabla 4. Pérdida de viabilidad de semillas de *L. williamsii* de diferentes edades obtenido a partir de un modelo lineal generalizado.

Edad (años)	Germinación observada (%)	Germinación estimada por el modelo (%)	Pérdida anual (<i>P</i>) (%)
0	-	79.77	-
1	78.13	77.06	3.39
2	-	74.11	7.09
3	62.5	70.92	11.09
4	68.75	67.52	15.36
5	68.75	63.91	19.88
6	-	60.14	24.61
7	62.5	56.25	29.49
8	56.25	52.28	34.46
9	12.5	48.28	39.48

3.5.2. Germinación de semillas en tres condiciones de luz

Los resultados de este experimento indican que el porcentaje de germinación fue mayor y el tiempo de germinación fue menor cuando las semillas de *L. williamsii* se encontraban bajo la sombra en comparación con el tratamiento sin malla (Fig. 7). El mayor porcentaje de germinación se obtuvo en el tratamiento con doble malla (45.3% RFA), alcanzando un 46%; bajo malla sencilla (67.1% RFA) germinó el 30% de las semillas; y sin malla (100% RFA) se llegó sólo al 15% de germinación (Fig. 6).

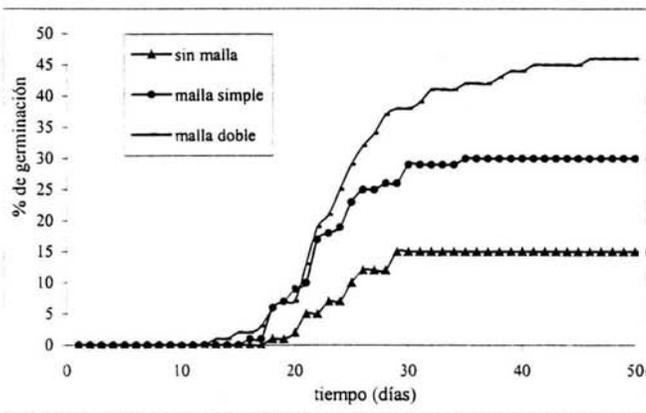


Figura 6. Porcentaje de germinación de las semillas de *Lophophora williamsii* en tres condiciones de luz. Donde sin malla= 100%RFA, malla simple= 67.1% RFA y doble malla= 45.3% RFA.

El análisis de varianza que se hizo para evaluar el efecto de los tratamientos de luz sobre el porcentaje final de germinación mostró que existe un efecto significativo de los tratamientos ($F=7.58$, g.l.=2 $P=0.007$). Las pruebas de contrastes independientes mostraron que los tratamientos que difieren entre sí fueron el de sombra extrema con respecto al tratamiento sin malla ($t=3.89$, $P=0.002$). El tratamiento de una sombra intermedia mostró diferencias marginales comparado contra los otros dos ($t=2.06$, $P=0.06$, bajo sombra sencilla; $t=1.83$, $P=0.09$, en espacios abiertos) (Fig. 7).

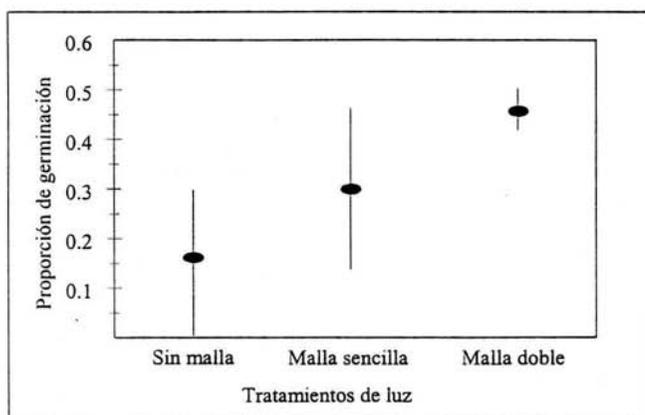


Figura 7. Proporción de semillas germinadas de *Lophophora williamsii* en tres condiciones de luz. Sin malla = 100% de exposición a RFA; malla sencilla = 67.1% de exposición a RFA; malla doble = 45.3% de exposición a RFA. Las barras representan el error estándar.

3.6 Dinámica poblacional

3.6.1 Tablas de vida estáticas

Se establecieron doce clases de edad para construir las tablas de vida (Tablas 5, 6 y 7). Nótese que, por conveniencia, las categorías establecidas para este propósito no corresponden exactamente con las categorías de tamaño con las que se describió la estructura poblacional en la sección 3.4. La columna de N_x observada (N_x obs) representa el número de individuos de cada categoría encontrados en el campo y la N_x calculada (N_x calc) representa al número de individuos obtenidos para cada clase a partir del ajuste potencial decreciente, que fue la función que mejor se ajustó a los datos observados ($R^2=0.79$, $P=0.001$) (Fig. 8). La edad de los individuos que componen la población se extiende desde 5.71 años a 163.9 años. La mayor frecuencia de individuos se presentó en la Clase 1 (0-5.71 años) de edad (Tablas 5, 6 y 7).

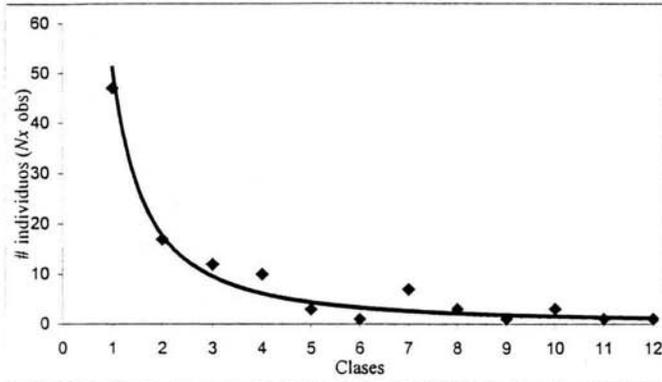


Figura 8. Ajuste de una función potencial decreciente a la estructura poblacional observada ($Y= 51.027X^{-1.5248}$, $R^2= 0.79$), en términos del número de individuos de *L. williamsii* en las diferentes clases de edad en Cuatrociénegas, Coahuila. Las clases de edad referidas corresponden a las definidas en las Tablas 5, 6 y 7.

Los valores de sobrevivencia (l_x) calculados a partir de la N_x calculada muestran que la mortalidad es más acentuada en las primeras clases de edad, lo que implica que sólo una pequeña parte de la cohorte original permanece hacia las etapas de mayor edad. Este patrón de sobrevivencia corresponde a una curva del tipo III según la clasificación de Deevey (Fig. 9).

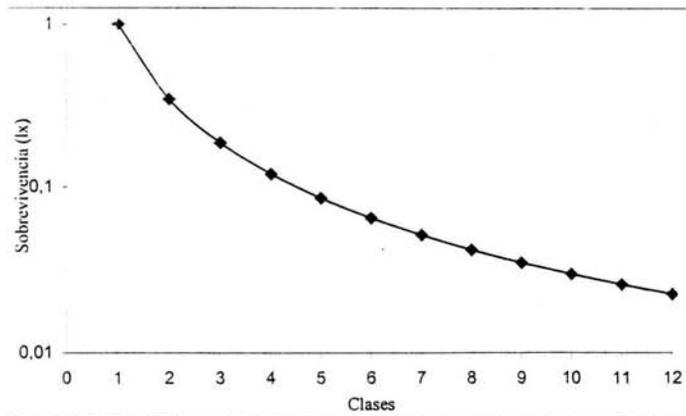


Figura 9. Curva de sobrevivencia obtenida a partir de la tabla de vida estática para la población de *L. williamsii* en Cuatrociénegas, Coahuila

De acuerdo con los datos de la tabla de vida, la mayor mortalidad se presenta durante los primeros nueve años de edad y la mayor esperanza de vida corresponde a los individuos de la clase de edad 9 (47.6- 66.7 años), con un valor de 196.8 años (Tablas 5, 6 y 7).

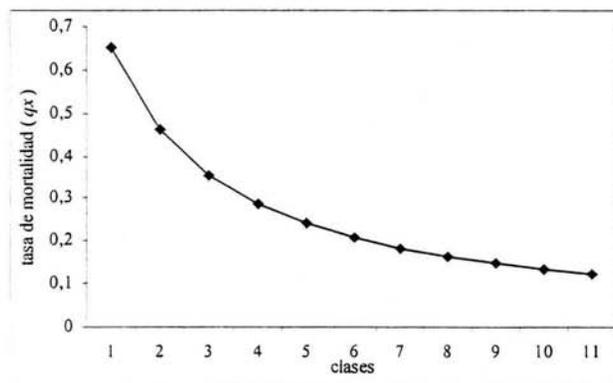


Figura 10. Fracción de la población que muere en cada clase de edad (q_x). La última clase de edad no se encuentra representada.

Para la obtención de los valores de la m_x se tomaron en cuenta la reproducción sexual (Tabla 6) y la propagación clonal (Tabla 5). La capacidad de propagación clonal máxima resultó de 0.21 cabezas por individuo, por año y este valor, multiplicado por el número de cabezas que tiene un individuo promedio de cada clase, dio lugar al valor de fecundidad vía propagación clonal por clase.

Según los datos calculados, la capacidad reproductiva, tanto por vía clonal como a través de la producción de semillas, aumenta al incrementar la edad, al ir acompañado el envejecimiento de un aumento en el número de cabezas que posee un individuo (Tablas 6 y 7). El valor reproductivo más alto en las tablas de vida con reproducción sexual y mixta se encontró en la última clase de edad (Tablas 6 y 7).

Los valores de C_x representan la proporción de individuos en cada clase de edad esperada al equilibrio. A partir de ésta se obtuvo la N_x esperada, para una muestra poblacional del mismo tamaño que la analizada cuando la población se encuentre en estructura estable (Fig. 11). El análisis de χ^2 que compara las estructuras observadas contra las esperadas para las

tres tablas de vida nos da valores muy altos, lo que muestra que existen diferencias significativas entre ambas estructuras poblacionales (Tabla 8). El análisis de los residuos ajustados indica que hay diferencias significativas en casi todas las clases de edad (Anexo 1: Tablas 1, 2 y 3).

Tabla 5. Tabla de vida estática que incorpora propagación clonal para *L. williamsii* (2002) en Cuatrociénegas, Coahuila.

Clase	Tamaño (cm)	Edad (años)	N_x obs	N_x calc	l_x	d_x	q_x	e_x	Prom.*				
									cab/ind	m_x	V_x	C_x	N_x esp
1	0-6	0- 5.71	47	51	1	0.652	0.652	12.8	1.04	1.2	1.9	0.658	67.6
2	6.1-9	5.72- 8.57	17	17.7	0.348	0.160	0.461	26.9	1.18	1.6	2.5	0.193	19.8
3	9.1-15	8.58- 14.29	12	9.6	0.187	0.067	0.355	53.1	2.17	1.4	2.6	0.074	7.6
4	15.1-20	14.3- 19.05	10	6.2	0.121	0.035	0.288	77.1	3.5	1.2	2.4	0.036	3.7
5	20.1-25	19.06- 23.81	3	4.4	0.086	0.021	0.243	99.3	4	1.3	2.4	0.019	2
6	25.1-30	23.82- 28.57	1	3.3	0.065	0.014	0.209	117.4	5	1.2	2	0.011	1.1
7	30.1-35	28.58- 33.33	7	2.6	0.051	0.009	0.184	129.2	6.57	1.1	1.3	0.006	0.7
8	35.1-50	33.34- 47.62	3	2.1	0.042	0.007	0.164	166.1	8.67	1.2	1.7	0.002	0.2
9	50.1-70	47.63- 66.67	1	1.8	0.035	0.005	0.148	196.8	10	1.4	1.9	0.001	0.1
10	70.1-80	66.68- 76.19	3	1.5	0.030	0.004	0.135	173.4	17.67	0.9	1	0	0.02
11	80.1-120	76.2- 114.29	1	1.3	0.026	0.003	0.124	167.6	21	1.2	1.2	0	0
12	120.1-172.1	114.3- 163.81	1	1.2	0.023	-	-	163.8	35	1	1	0	0

* Promedio de cabezas por individuo en cada clase de edad

Tabla 6. Tabla de vida estática que incorpora la reproducción sexual para *L. williamsii* (2002) en Cuatrociénegas, Coahuila.

Clase	Tamaño (cm)	Edad (años)	N_x obs	N_x calc	l_x	d_x	q_x	e_x	Prom.*				
									cab/ind	m_x	V_x	C_x	N_x esp
1	0-6	0- 5.71	47	51	1	0.652	0.652	12.8	1.04	10.1	21.3	0.681	69.9
2	6.1-9	5.72- 8.57	17	17.7	0.348	0.160	0.461	26.9	1.18	14.3	39.8	0.191	19.7
3	9.1-15	8.58- 14.29	12	9.6	0.187	0.067	0.355	53.1	2.17	26.3	72.2	0.068	6.9
4	15.1-20	14.3- 19.05	10	6.2	0.121	0.035	0.288	77.1	3.5	42.6	101.2	0.031	3.1
5	20.1-25	19.06- 23.81	3	4.4	0.086	0.021	0.243	99.3	4	48.6	117.2	0.015	1.6
6	25.1-30	23.82- 28.57	1	3.3	0.065	0.014	0.209	117.4	5	60.8	128.8	0.008	0.8
7	30.1-35	28.58- 33.33	7	2.6	0.051	0.009	0.184	129.2	6.57	79.9	122.4	0.005	0.5
8	35.1-50	33.34- 47.62	3	2.1	0.042	0.007	0.164	166.1	8.67	105.4	149.9	0.001	0.1
9	50.1-70	47.63- 66.67	1	1.8	0.035	0.005	0.148	196.8	10	121.6	217.8	0	0.03
10	70.1-80	66.68- 76.19	3	1.5	0.030	0.004	0.135	173.4	17.67	214.8	228.5	0	0.01
11	80.1-120	76.2- 114.29	1	1.3	0.026	0.003	0.124	167.6	21	255.4	264.9	0	0
12	120.1-172.1	114.3- 163.81	1	1.2	0.023	-	-	163.8	35	425.6	425.6	0	0

*Promedio de cabezas por individuo en cada clase de edad

Tabla 7. Tabla de vida estática mixta, que incorpora tanto la reproducción sexual como la propagación clonal, para *L. williamsii* (2002) en Cuatrociénegas, Coahuila.

Clase	Tamaño (cm)	Edad (años)	N_x obs	N_x calc	l_x	d_x	q_x	e_x	Prom.* cab/ind	m_x	V_x	C_x	N_x esp
1	0-6	0- 5.71	47	51	1	0.652	0.652	12.8	1.04	11.3	22.9	0.599	61.5
2	6.1-9	5.72- 8.57	17	17.7	0.348	0.160	0.461	26.9	1.18	15.9	41.4	0.167	17.2
3	9.1-15	8.58- 14.29	12	9.6	0.187	0.067	0.355	53.1	2.17	27.8	73.4	0.058	6
4	15.1-20	14.3- 19.05	10	6.2	0.121	0.035	0.288	77.1	3.5	43.7	101.8	0.026	2.7
5	20.1-25	19.06- 23.81	3	4.4	0.086	0.021	0.243	99.3	4	49.9	117.6	0.013	1.3
6	25.1-30	23.82- 28.57	1	3.3	0.065	0.014	0.209	117.4	5	62	128.8	0.007	0.7
7	30.1-35	28.58- 33.33	7	2.6	0.051	0.009	0.184	129.2	6.57	81	121.6	0.004	0.4
8	35.1-50	33.34- 47.62	3	2.1	0.042	0.007	0.164	166.1	8.67	106.6	148.6	0.001	0.1
9	50.1-70	47.63- 66.67	1	1.8	0.035	0.005	0.148	196.8	10	123	216	0	0.02
10	70.1-80	66.68- 76.19	3	1.5	0.030	0.004	0.135	173.4	17.67	215.7	228.1	0	0
11	80.1-120	76.2- 114.29	1	1.3	0.026	0.003	0.124	167.6	21	256.5	264.9	0	0
12	120.1-172.1	114.3- 163.81	1	1.2	0.023	-	-	163.8	35	426.6	426.6	0	0

*Promedio de cabezas por individuo en cada clase de edad

Tabla 8. Valores de χ^2 para comparar la estructura poblacional observada y las estructuras estables de edades de cada una de las tres tablas de vida construidas

	Clonal	Sexual	Mixta
χ^2	12382.38	104247.61	178507.19
g.l.	11	11	11
P	0.0001	0.0001	0.0001

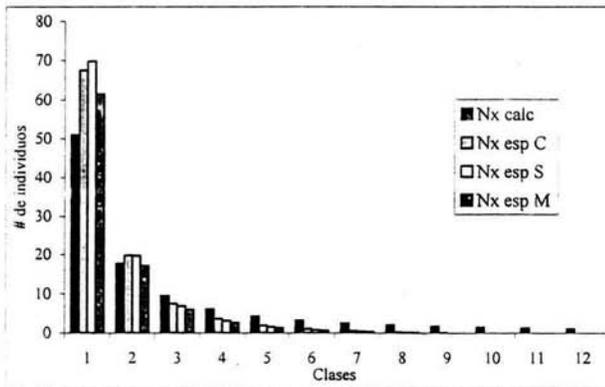


Figura 11. Estructura Estable para la tabla de vida clonal (C), sexual (S) y mixta (M).

3.6.2 Dinámica poblacional

Según los resultados de la tabla de vida, el tiempo promedio que pasa desde el establecimiento de una planta de la clase 1 hasta el nacimiento de su descendencia fluctúa

entre 55 y 57 años, mientras que la descendencia por propagación vegetativa tarda 15 años en aparecer. El número promedio de hijos que deja una planta en el transcurso de toda su vida es mucho mayor por la vía sexual que por propagación vegetativa. Así, el valor de R_0 para la tabla de vida mixta está dado en mayor proporción por la entrada de descendientes de origen sexual (Tabla 9).

Tabla 9. Medidas de la dinámica poblacional de *Lophophora williamsii*. La tasa reproductiva neta (R_0) está dada en unidades de número de individuos por generación y el tiempo generacional (G) en años; λ no tiene unidades, pues es una tasa multiplicativa de la población de un año al otro, y r tiene unidades de individuo por individuo, por unidad de tiempo.

Variables de dinámica poblacional	Tablas de vida		
	Clonal	Sexual	Mixta
R_0	2.54	68.76	71.3
G	15.01	57.2	55.71
r	0.061	0.074	0.077
λ	1.06	1.07	1.08

En todos los casos los valores de la tasa de crecimiento poblacional sugieren que la población se mantiene cerca del equilibrio numérico, con tendencia hacia un ligero incremento (Tabla 9).

IV DISCUSIÓN

4.1 Patrón de distribución espacial y nodricismo

Las densidades poblacionales de diferentes especies de cactáceas pueden variar desde unos cuantos individuos por hectárea, hasta miles de individuos por hectárea (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). En otras especies de cactáceas con una forma de crecimiento similar a la de *L. williamsii* se han reportado valores de densidad poblacional de 1.96 ind/m² (*Mammillaria carnea*) y 0.82 ind/m² (*Mammillaria pectinifera*) (Rodríguez-Ortega 1998); para *Mammillaria mathildae*, una especie que se encuentra en peligro de extinción, la densidad es de 0.016 ind/m² (Hernández-Oria *et al.* 2003).

Se sabe que la densidad poblacional reportada para *L. williamsii* en San Luis Potosí varía entre los sitios conservados (3.83 ind/m²) y los sitios perturbados (0.05, 0.11 y 0.42 ind/m²-Islas 1999). En este trabajo el valor obtenido fue de 0.35 ind/m², el cual es similar al encontrado por Islas (1999) en sitios perturbados. Probablemente la alta incidencia de clonalidad observada en la población de estudio puede ser reflejo de la poda o cosecha humana en años anteriores, sin embargo este trabajo no cuenta con los elementos necesarios para concluir al respecto.

Es frecuente que en los desiertos la distribución espacial de la vegetación esté conformada por parches de vegetación alternados con espacios abiertos (De Villiers *et al.* 2001). La posición que ocupa cada uno de los individuos en el espacio depende de la distribución espacial de los factores ambientales (bióticos y abióticos) que determinan su desarrollo (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Los individuos de *L. williamsii* presentaron un patrón de distribución agregado y mostraron que ocupan selectivamente el espacio disponible en el ambiente, estableciéndose preferentemente en los espacios bajo el dosel de otras plantas, de manera similar a lo que ocurre con otras especies de cactáceas globosas, como *Mammillaria gaumeri* (Leirana-Alcocer y Parra-Tabla 1999), *M. carnea* (Rodríguez-Ortega y Ezcurra 2000) y *M. mathildae* (Hernández-Oria 2003). El establecimiento preferencial de los individuos de *L. williamsii* debajo del estrato arbustivo, sugiere que éstos se ven favorecidos en sus primeras etapas de establecimiento por las condiciones generadas debajo del dosel de las nodrizas.

Encontramos un alto número de individuos de *L. williamsii* asociados a *Larrea tridentata* (65%), lo cual coincide con lo reportado en poblaciones de San Luis Potosí (Lumbreras 1976, Islas 1999) y otros sitios del desierto Chihuahuense (Anderson 1980). Sin embargo, el análisis de residuos ajustados realizado para conocer preferencias de asociación entre las diferentes especies nodriza, nos indica que no hay preferencia por establecerse a la sombra de esta especie en particular. El alto porcentaje de individuos de *L. williamsii* asociados a *L. tridentata* se debe básicamente a que esta última es el elemento dominante en esta comunidad (Briones 1994). Por otro lado, el análisis sí nos muestra preferencias de asociación de los individuos de *L. williamsii* con *Agave lechuguilla*, *Hechtia* sp. y *Opuntia leptocaulis*, quizá debido a que estas especies proveen de una sombra intensa. En San Luis Potosí también se ha encontrado una alta incidencia de individuos de *L. williamsii* establecidos cerca de *O. leptocaulis* (Islas 1999).

Las condiciones ambientales bajo la copa de la nodriza no son las mismas en todas las orientaciones, pues existen diferencias en la incidencia de la luz solar durante el día y a lo largo del año (Valiente-Banuet *et al.* 1991). En el hemisferio norte, la sección sur tiene mayor incidencia de radiación solar a lo largo del año que la sección norte. Los individuos de *L. williamsii* en la Sierra San Marcos y Pinos presentaron preferencias de ubicación debajo de la nodriza hacia el cuadrante sur. Estos resultados contrastan con lo encontrado para otras globosas como *Mammillaria carnea* (Rodríguez-Ortega 1998) y *Coryphantha pallida* (Valiente-Banuet *et al.* 1991) en el Valle de Zapotitlán que se establecen en los sitios más sombreados o en donde se evita la radiación directa en las horas o épocas de mayor intensidad lumínica, sin embargo coincide con lo reportado para *Ferocactus* sp. en Norte América y otras columnares que exponen la parte fotosintéticamente activa hacia el sur (citado en Zavala-Hurtado *et al.* 1998). Cabe recordar que las parcelas muestreadas en esta Sierra, presentaron una ligera inclinación hacia el sur (12 %).

4.2 Estructura poblacional

El análisis de la estructura de una población nos ayuda a comprender los procesos históricos y probablemente actuales que determinan la dinámica poblacional de las especies

(Jordan y Nobel 1981). La variedad de estructuras poblacionales que se puede encontrar en la naturaleza es resultado de diferencias entre la producción de semillas, la tasa de germinación, la formación de bancos de semillas, el crecimiento clonal, la sobrevivencia y la fecundidad de los individuos. La estructura de una población depende de la interacción de todos estos procesos (Mandujano *et al.* 2001).

En el caso de la población estudiada de *L. williamsii*, la ausencia de plantas menores a 2 cm sugiere que, al menos en unos años, no ha habido reclutamiento (Jordan y Nobel 1981). Asimismo, las variaciones en la distribución de frecuencias observada, sugieren que el reclutamiento se da en pulsos, como se ha sugerido para varias especies desérticas (Mandujano *et al.* 1996). Para *Carnegiea gigantea*, *Prosopis* sp. y *Encelia* sp., los pulsos de reclutamiento están relacionados con los niveles de precipitación (Bowers *et al.* 1995, Jordan y Nobel 1981), aunque la ausencia de reclutamiento anual también puede atribuirse a otros factores, como la ausencia eventual de producción de flores fértiles o de polinizadores, el consumo de las semillas, la alta vulnerabilidad de las plántulas o el consumo de plántulas por herbívoros (León de la Luz y Domínguez-Cadena 1991).

La incidencia de años favorables para el establecimiento de nuevos individuos determina la distribución de tamaños de los individuos en una población (Jordan y Nobel 1982). La estructura de la población de *L. williamsii* nos indica que el 7.5% de los individuos son menores a 3 cm de diámetro y presentan una soía cabeza, mientras que el 37% de los individuos se encuentra en la Clase 2 (3-6 cm). El alto número de individuos en esta categoría permite suponer que hace algunos años (tres a seis años, según la estimación de edad de este trabajo) se presentó un evento de establecimiento numeroso que no ha vuelto a ocurrir.

4.3 Germinación

Con excepción de las semillas de nueve años, el porcentaje de germinación fue relativamente alto para las semillas de todas las demás edades (64% global). Cabe recordar, que sólo se contó con ocho semillas de nueve años, por lo que es difícil concluir al respecto. El alto porcentaje de germinación de las semillas de *L. williamsii* coincide con lo

reportado para otras especies de cactáceas (Rojas-Aréchiga y Vázquez Yanes 2000). La variación en el porcentaje de germinación explicado por la edad de la semilla, fue del 5.2%, lo cual indica que hay otros factores más importantes que la edad de la semilla ejerciendo un efecto sobre su germinación. Además, debido a que las semillas de diferentes edades provenían de distintas cosechas, es difícil concluir sobre el efecto de la edad de la semilla en la germinación, pues el resultado de los experimentos contiene a esos dos efectos confundidos. Es común que en algunas especies, las semillas de diferentes cosechas presenten diferencias en germinabilidad, debido al efecto materno de las condiciones específicas bajo las que se desarrollan las semillas (Wulff 1995).

Los resultados sugieren que las semillas de *L. williamsii* mantienen su viabilidad a lo largo de varios años y probablemente esto le permite a las semillas permanecer latentes en el suelo, hasta que las condiciones ambientales disparen su germinación, siempre y cuando puedan mantenerse vivas bajo las condiciones a las que se encuentran sometidas en el campo (Fenner 1995). La mayoría de los estudios sobre longevidad de semillas se ha realizado con semillas almacenadas artificialmente. Posiblemente la pérdida de viabilidad de las semillas de *L. williamsii* sea más rápida en condiciones naturales, ya que se ha observado que la viabilidad de una semilla depende de la humedad y la temperatura a la que se encuentren expuestas durante su almacenamiento (Harper y White 1974). Existen pocos estudios sobre latencia secundaria inducida por factores ambientales en regiones áridas. Sin embargo, se sabe que la latencia y la dispersión son la manera en la que las plantas escapan en tiempo y espacio, respectivamente, a las condiciones ambientales desfavorables, siendo ambos fenómenos una ventaja cuando la frecuencia de años malos es alta (Kigel 1995).

No hay estudios que evalúen si *L. williamsii* forma un banco de semillas, sin embargo, al igual que otras cactáceas como *Ferocactus wislizeni*, las semillas de esta especie cuentan con algunas de las características de las especies formadoras de bancos de semillas (Bowers 2000), por ejemplo, son pequeñas, lo cual proporciona una mayor capacidad de dispersión debido a que pueden ser acarreadas a diferentes distancias e introducirse más fácilmente en el suelo. Las semillas del género *Lophophora* presentan latencia fisiológica condicionada por bajas temperaturas y presentan una baja o casi nula germinación en la oscuridad

(Trujillo 2002); por último, en este trabajo encontramos que las semillas de *L. williamsii* presentan longevidad potencial. Sin embargo, a pesar de que sus semillas parecen presentar algunos de los atributos necesarios para formar un banco de semillas en el suelo, en condiciones naturales la presión por depredación podría ser tan fuerte que impidiera la formación de un banco de semillas aún de corto plazo (Rojas-Aréchiga y Bátis 2001, Bowers 2000).

En el experimento de germinación en diferentes condiciones de luz, la germinación más exitosa se obtuvo en el tratamiento de mayor sombra, al igual que lo que se observó *Stenocereus thurberi* (Nolasco *et al.* 1997). La alta germinación obtenida bajo la sombra podría explicar el mecanismo inicial por el cual se encuentra un mayor número de individuos establecidos bajo la sombra de plantas nodriza, ya que ésta le provee a la semilla y a la plántula un microclima que, junto con los eventos de precipitación, permiten el establecimiento de los nuevos individuos (Turner *et al.* 1966, Steenbergh y Lowe 1969, Jordan y Nobel 1979, Mc Auliffe 1984b, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991).

Sin embargo, los resultados obtenidos en este experimento nos indican que la germinación puede ocurrir bajo una variedad de condiciones lumínicas. Esto coincide con resultados obtenidos para otras especies de cactáceas, en las que se ha observado que una vez cubierto el requisito de humedad, el proceso germinativo se da fácilmente, alcanzando porcentajes altos de germinación en un tiempo relativamente corto (Rojas-Aréchiga *et al.* 1997, Ruedas *et al.* 2000). Esto nos sugiere que la luz no es un factor determinante para la germinación, sino que lo es para la sobrevivencia y establecimiento de las plántulas, puesto que en espacios sombreados la humedad es mayor y se mantiene constante por más tiempo.

4.4 Crecimiento

Debido a que las cactáceas son muy longevas, presentan eventos anuales de reproducción y frecuentemente tienen una capacidad de reproducirse vegetativamente, la estimación de la edad de los individuos es una tarea compleja y es muy poca la información existente sobre la relación entre el tamaño y la edad de individuos de cactáceas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). El motivo por el cual se buscó conocer el crecimiento en diámetro de las plántulas

de *L. williamsii* al año de edad, fue para estimar la edad de los individuos de la población estudiada en Cuatrociénegas y poder realizar una tabla de vida estática con referencia a categorías de edad.

El estudio de las tasas de crecimiento de plántulas de cactáceas menores a un año de edad ha estado enfocado a especies columnares y en casi todos los casos es una medida de altura. Las plántulas de *Carnegiea gigantea* crecen 0.2 cm/año, *Ferocactus acanthodes* 0.9 cm/año (Jordan y Nobel 1982), *Pachycereus pringlei* de 1 a 3 cm/año (Nolasco *et al* 1996), *Ferocactus acanthodes* 1.5 cm/año (Jordan y Nobel 1981) y *Mammillaria magnimamma*, una cactácea globosa que se distribuye en el Pedregal de San Ángel, crece 0.91 cm/año en diámetro en condiciones naturales (Quijas 1999). El valor que obtuvimos para *Lophophora williamsii* es similar a éste último (1.05 cm/año, en diámetro).

A pesar de la variación en tamaño, forma y velocidad de crecimiento de las plántulas de diferentes especies de cactáceas, en general todas presentan una mayor tasa de crecimiento en términos relativos en las etapas más tempranas, comparado con la tasa de crecimiento que tienen cuando son plantas adultas (Altesor *et al.* 1992). En las etapas más tardías son otros factores los que determinan las tasas de crecimiento, como son el Metabolismo Ácido Crasuláceo (Jordan y Nobel 1981), la formación de tallos (cabezas) y la división de energía entre el alargamiento del tallo y la formación de estructuras reproductivas (Parker 1988).

Asumiendo que las plantas de *L. williamsii* crecen en diámetro 1.05 cm/ año a todo lo largo de su ciclo de vida, la edad de los individuos más grandes de *L. williamsii* en Cuatrociénegas arrojó un cálculo de 164 años. La edad estimada para individuos de otras especies de cactáceas en el desierto Sonorense es muy parecida. Se estima que *Carnegiea gigantea* vive entre 150 y 200 años, *Echinocactus polycephalus* 100 años, *Ferocactus cylindraceus* entre 55 y 90 años y *Opuntia erinacea* y *O. basilaris* viven más de 120 años (Bowers *et al.* 1995). Se ha reportado que *Neobuxbaumia macrocephala*, una cactácea columnar de Zapotitlán Salinas, vive alrededor de 250 años (Vilchis 2000).

Los valores de edad que se manejan en este trabajo para los individuos de *L. williamsii* se deben de tomar con reserva, ya que se sabe que la tasa de crecimiento no es igual en las distintas etapas del ciclo de vida y en condiciones de campo se puede ver afectada por múltiples factores, como el tamaño de la planta y las condiciones meteorológicas (Parker 1988). Trabajos con *Ferocactus acanthodes* muestran que las tasas de crecimiento en un año dependen principalmente de los patrones de precipitación (Jordan y Nobel 1982). Se ha reportado que los individuos de *Lophophora williamsii* de algunas poblaciones, presentan una gran variedad de formas debido a condiciones ambientales específicas (Anderson 1969). Además, la tasa de crecimiento varía dependiendo de si las plantas están sanas o si han sido dañadas. Para una cactácea columnar, se ha mencionado que un individuo reproductivo dañado puede disminuir su crecimiento para reparar el daño y entonces retrasar la floración (Zavala-Hurtado y Díaz- Solís 1995).

4.5 Tablas de vida

Conocer la estructura de edades de una población es de gran utilidad, ya que nos permite especular sobre la dinámica de la población y evaluar algunos aspectos de su demografía. El uso de tablas de vida estáticas es de utilidad cuando se tienen muestreos puntuales en el tiempo y se toman en cuenta una serie de supuestos (Begon *et al.* 1996). En este trabajo, la tabla de vida estática se elaboró a partir de los valores obtenidos de la curva ajustada a la estructura de edades observada que presenta la población de *L. williamsii* en Cuatrociénegas. La función potencial empleada (ver Fig. 8) fue la que se ajustó mejor a los valores observados y que presentó un mayor coeficiente de determinación ($R^2 = 0.79$). No se utilizaron directamente los valores observados de la estructura poblacional debido a que el hecho de que ciertas categorías de plantas viejas tuvieran abundancias ligeramente mayores que otras categorías más jóvenes, llevaba a que el cálculo de las mortalidades (d_x) arrojara números negativos y la columna de l_x sumara más de uno, lo cual biológicamente no tiene sentido (Begon *et al.* 1996). Este tipo de técnicas estadísticas se usan comúnmente para “ajustar” o “suavizar” las tendencias observadas de tal manera que se eviten este tipo de problemas (Krebs 1989, Quijas 1999, Vilchis 2000). De cualquier manera, en el anexo se muestra la tabla de vida estática obtenida directamente de los valores observados (Anexo 2: Tablas 4, 5 y 6).

La curva de sobrevivencia obtenida para *L. williamsii* en Cuatrociénegas a partir de la tabla de vida estática, es de tipo III (Begon *et al.* 1996), lo que sugiere que la mayor mortalidad se da en los primeros años de vida, ocasionando que sea una pequeña fracción de la cohorte original la que sobrevive hacia las etapas posteriores (Begon *et al.* 1996). Esto coincide con lo reportado para varias especies de cactáceas, donde se ha observado que la mortalidad de los individuos decrece conforme las plantas aumentan de tamaño (Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

Al igual que otras cactáceas, *Lophophora williamsii* tiene distintas formas de reproducción. Crece de manera vegetativa produciendo más cabezas y se reproduce sexualmente dando lugar a semillas (Parker 1988, León de la Luz y Domínguez-Cadena 1991, Hicks 2000). La manera en que cada uno de estos modos de propagación repercute en la dinámica de la población, depende de las condiciones ambientales que estén imperando en el ecosistema (Mandujano *et al.* 2001). Probablemente la capacidad de reproducirse clonalmente le permite a la especie continuar en la misma área de distribución hasta que las condiciones sean óptimas para el establecimiento de individuos genéticamente diferentes, producto de la reproducción sexual (León de la Luz y Domínguez-Cadena 1991, Mandujano *et al.* 2001).

Dentro de la familia de las cactáceas, la edad a la primera reproducción varía entre las diferentes especies y depende de la forma de vida de la planta y de su longevidad (Godínez-Álvarez *et al.* 2003), sin embargo se ha observado que plantas perennes de vida larga generalmente presentan periodos juveniles muy largos (Harper y White 1974). En la población en estudio el tiempo promedio desde la germinación de una semilla hasta la reproducción del individuo resultante se calcula en 55 a 57 años (i.e., G = tiempo generacional) y para que una cabeza se pueda reproducir vegetativamente tienen que pasar 15 años. Se ha encontrado para algunas especies de herbáceas perennes que la formación de ramets puede comenzar antes que el periodo de floración y esto parece no tener relación con la duración del periodo juvenil (Harper y White 1974).

Según los resultados, cada cabeza de *L. williamsii* produce alrededor de 2.54 cabezas (R_0) en toda su vida, mientras que se estima que una planta produce 68 individuos a lo largo de toda su vida. La producción de cabezas puede considerarse una respuesta a la perturbación que permite aumentar la producción de flores, compensando el gasto energético que fue invertido en la reproducción vegetativa a la vez que mantienen la variedad genotípica. Esta capacidad para incrementar el potencial reproductivo a partir de una inversión al crecimiento vegetativo, ha sido descrita para poblaciones de *Carnegiea gigantea* (Yeaton 1980, citado en Zavala-Hurtado y Díaz-Solís 1995).

Finalmente el análisis de χ^2 para comparar la estructura poblacional observada con la estructura estable, nos indica que la población no se encuentra cercana a su estructura estable. Los residuos ajustados muestran diferencias significativas en casi todas las clases, exceptuando algunas de las primeras. Esto quiere decir que la estructura actual de edades de la población va a cambiar si continúan imperando las mismas condiciones ambientales (Silvertown y Lovett 1993).

Cabe recordar que la mayoría de los valores utilizados para la elaboración de la tabla de vida parten de estimaciones; por ejemplo, las edades de las plantas, la producción de semillas y cabezas, la germinación en condiciones de campo, entre otras, por lo que los valores encontrados para la tasa reproductiva neta y el tiempo generacional son válidos sólo si la población en estudio presenta valores similares de fecundidad a los utilizados en este trabajo, que provienen de otras poblaciones. Para tener conocimiento del comportamiento sexual de la especie en este sitio, es necesario realizar un programa de monitoreo por varios años en el área de estudio sobre la producción de botones, flores y frutos en relación con los parámetros del medio para conocer los factores y el nivel en el que afectan dicha producción (León de la Luz y Domínguez-Cadena 1991).

4.6 Dinámica poblacional

El crecimiento de una población depende del establecimiento y reclutamiento de nuevos individuos (Eriksson y Ehrlen 1992). Los valores de λ para otras cactáceas en muchas ocasiones son cercanos a uno, como es el caso de *Neobuxbaumia tetetzo* con un valor de

$\lambda=1 \pm 0.07$ (Godínez-Álvarez *et al.* 1999), *Neobuxbaumia macrocephala* con valores de $\lambda=0.979 \pm 0.119$, 0.994 ± 0.115 en 1997-1998 y 1998-1999 respectivamente (Esparza-Olguin *et al.* 2002), *Opuntia rastrera* con valores de $\lambda=0.9976 \pm 0.0385$, 1.0495 ± 0.0052 en un pastizal y una nopalera, respectivamente (Mandujano *et al.* 2001). Para *Mamillaria magnimamma* se obtuvo, con el uso de tablas de vida estáticas valores que hablan de un incremento poblacional ($\lambda=1.3$, 1.2 para una zona conservada y perturbada respectivamente) (Quijas 1999). En este trabajo la tasa finita de incremento poblacional para *L. williamsii* en Cuatrociénegas, con el uso de tablas de vida estáticas, se encuentra cerca de la unidad ($\lambda= 1.08$, para la población que involucra tanto reproducción sexual como propagación vegetativa), sin embargo, hay que tomar con reserva estos resultados ya que gran parte de los datos utilizados para la elaboración de la tabla de vida provienen de otras poblaciones y muchos de sus parámetros se estimaron, por lo que no se cuenta con resultados concluyentes sobre el comportamiento de *L. williamsii* en Cuatrociénegas.

Probablemente los valores de reproducción sexual utilizados en este estudio están sobreestimados. A pesar del número de semillas por fruto y la alta tasa de germinación obtenida en condiciones controladas, es probable que en condiciones naturales la sobrevivencia de las plántulas sea baja o nula, como se ha reportado para otras cactáceas (Contreras y Valverde 2002, Quijas 1999). Cabe recordar que en el campo no se encontraron plantas menores a 2 cm de diámetro.

Se requiere llevar a cabo trabajos de germinación y establecimiento en campo, así como un monitoreo de las plantas en otro punto en el tiempo para asegurarnos de que la población se encuentra aumentando ligeramente y de que el valor de λ que obtuvimos es válido. Este estudio es preliminar y parte de una primera estimación del comportamiento poblacional de *Lophophora williamsii*, por lo que muchos aspectos importantes de su ecología reproductiva y su crecimiento deben evaluarse de forma más cuidadosa para reflejar de forma más cercana la situación real de la población.

V CONCLUSIONES

- ❖ Los individuos de *Lophophora williamsii* en Cuatrociénegas se distribuyen de manera agregada y ocupan selectivamente el espacio para su establecimiento, encontrándose un mayor número de individuos de los esperados por azar en espacios sombreados ocasionados por el dosel de otras plantas.
- ❖ Se sugiere que se trata de una población con estructura joven, ya que el mayor número de individuos se encuentra en las primeras categorías, siendo el 60% de los individuos menores a 9 cm de diámetro.
- ❖ La ausencia de plantas de *L. williamsii* menores a 2 cm de diámetro en la zona de estudio sugiere que, al menos en dos años, no ha habido reclutamiento.
- ❖ Las variaciones en la distribución de frecuencias observada sugieren que el reclutamiento se da en pulsos.
- ❖ La germinación en condiciones controladas fue más alta cuando las semillas se encontraban bajo la sombra, lo cual puede constituir un primer mecanismo que explique el mayor establecimiento bajo plantas nodrizas en el campo.
- ❖ Parece haber una pérdida de la capacidad germinativa de las semillas de *Lophophora williamsii* al aumentar su edad, sin embargo se mantienen en porcentajes de germinación superiores al 60% después de ocho años.
- ❖ La curva de sobrevivencia ajustada a los datos de la estructura de edades sugiere que la población presenta las mayores tasas de mortalidad durante los primeros estadios (Curva de tipo III).
- ❖ Con base en las estimaciones realizadas y a los resultados de la tabla de vida estática, la tasa de crecimiento poblacional es cercana a uno, lo cual nos sugiere que la población se mantiene con un mínimo aumento o al equilibrio.

VI BIBLIOGRAFÍA

- Altesor, A., E. Ezcurra y C. Silva. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the ontogeny of four cactus species. *Acta Oecologica* 13 (6): 777-785.
- Anderson, E. F. 1969. The Biogeography, Ecology, and Taxonomy of *Lophophora* (Cactaceae). *Brittonia* 21: 299-310.
- Anderson, E. F. 1980. *Peyote, The Divine Cactus*. The University of Arizona Press. USA pp. 1-11.
- Bátis, A. I. y M. Rojas-Aréchiga. 2002. El peyote y otros cactus alucinógenos de México. *Biodiversitas*. Año 6 (40): 12-17.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend 1986. *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 876 pp.
- Begon, M., M. Mortimer y D. J. Thompson. 1996. *Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell Science Ltd. 3era edición. Cambridge 247pp.
- Bowers, J. E., R. H. Web y R. J. Rondeau. 1995. Longevity, recruitment and mortality of desert plants in Grand Canyon, Arizona, USA. *Journal of Vegetation Science* 6: 551-564.
- Bowers, J. E. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank? *Journal of Arid Environments* 45: 197-205.
- Bravo-Hollis, H y H. Sánchez-Mejorada. 1978. *Las cactáceas de México* Tomo I Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 743 pp.
- Bravo-Hollis, H y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las cactáceas de México* Tomo II Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 404 pp.
- Briones, O. L. 1994. Origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia* 45: 263-279.
- Bruhn, J. G. y B. Holmstedt. 1974. Early Peyote Research. An Interdisciplinary Study. *Economic Botany* 28: 353-390.
- Contreras, C. y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Enviroments* 51: 89-102.
- Cook, R. E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. En *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Jackson, J. B. C., Buss, L. W. y R. E. Cook (eds.) Yale University Press. pp. 259-296.

- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 379 pp.
- De Villiers, A. J., M. W. Van Rooyen y G. K. Theron. 2001. The role of facilitation in seedling recruitment and survival patterns, in the Strandveld Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 49: 809-821.
- Dubrovsky, J. G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany* 83: 624-632.
- Eriksson, O. y J. Ehrlén. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis -Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103: 349-359.
- Everitt, B. S. 1977. *The Analysis of Contingency Tables*. Chapman & Hall Ltd. USA 128 pp.
- Fenner, M. 1995. Ecology of Seed Banks. *En Seed Development and Germination*. J. Kigel y G. Galili (eds.). M. Dekker, Inc. New York. 507-528 pp.
- Flores-Martínez, A., E. Ezcurra y S. Sánchez-Colón. 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology* 82: 325-330.
- Flores, J. D. 2001. Dinámica del establecimiento de plantas de diferentes formas de vida del desierto de Tehuacán, México. Tesis doctoral. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz. 123 pp.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* 69 (6): 1731-1740.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- García- Miranda, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Talleres de Offset, Larios. México.
- García-Moya, E. y M. Mckell. 1970. Contributions of shrubs to the nitrogen economy of a desert wash plant community. *Ecology* 51 (1): 81-88.

- Godínez-Álvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-31.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan, Valley. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69 (2): 173-203.
- Gómez-Hinostrosa, C. y H. M. Hernández. 2000. Diversity, geographical distribution, and conservation of Cactaceae in the Mier y Noriega region, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 9: 403-418.
- Gotelli, N. J. 1995. *A Primer of Ecology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts 206 pp.
- Guzmán, U., Arias, S. y P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 111 pp.
- Hadley, N. F. 1972. Desert Species and Adaptation. *American Scientist* 60: 338-347.
- Harper, J. L. y J. White. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419-463
- Hernández, H. M. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Hernández, H. M. y R. T. Barcenás. 1995. Endangered Cacti in the Chihuahuan Desert: I. Distribution Patterns. *Conservation Biology* 9 (5): 1176-1188.
- Hernández-Oria, J. G., R. Chávez-Martínez, G. Galindo-Sotelo, M. M. Hernández-Martínez, G. Lagunas-Solís, R. Martínez-Romero, T. Mendoza-Aguilar, J. L. Sánchez-Hernández y E. Sánchez-Martínez. 2003. Evaluación de aspectos ecológicos de una nueva población de *Mammillaria mathildae* (Kraehenbuehl & Krainz) en Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48: 100-110.
- Hicks, D. J. 2000. Population Structure and Growth Patterns of *Opuntia echios* var. *gigantea* along an Elevation Gradient in the Galápagos Islands. *Biotropica* 32 (2): 235-243.

- Instituto Nacional de Ecología. 1999. Programa de Manejo del Área de Protección de Flora y Fauna Cuatrociénegas, México. SEMARNAP, México D.F. 166 pp
- Islas, H. 1999. Estudio ecológico de *Lophophora williamsii* (Lem.) Coulter en una comunidad vegetal perturbada del desierto de San Luis Potosí. Tesis Licenciatura. UNAM, México.
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 66 (9): 1079-1084.
- Jordan, P.W. y P.S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62: 901-906.
- Jordan, P. W. y P.S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. *Botanical Gazette* 143 (4): 511-517.
- Kershaw, K. H. 1973. *Quantitative and dynamic plant ecology*. Second edition. Edward Arnold Ltd. London, U.K. 292 pp.
- Kigel, J. 1995. Seed Germination in Arid and Semiarid Regions. *En Seed Development and Germination*. J. Kigel y G. Galili (eds.). M. Dekker, Inc. New York. 645-700 pp.
- Krebs, J. C. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y abundancia*. 2ª Edición. Editorial Harla S. A. México. 753 pp.
- Krebs, J.C. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers Inc. New York, 654 pp.
- Leirana-Alcocer, J. y V. Parra-Tabla. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Enviroments* 41: 421-428.
- León de la Luz, J. L. y R., Domínguez Cadena. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 75-87.
- Lumbreras, U. 1976. Contribución al conocimiento del "peyote" *Lophophora williamsii* Lem. Coulter. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Mandujano, M. C., C. Montaña y L. E. Eguiarte. 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.
- Mandujano, M. C., C. Montaña y J. Golubov. 1998. The relative contribution and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 86: 911-921.
- Mandujano, M. C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82 (2): 344-359.
- Mandujano, M. C., A. Flores Martínez, J. Golubov y E. Ezcurra. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist* 47 (2):162-168.
- Marsh, P. C. 1983. Biota of Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. *Journal of the Arizona-Nevada of Science* 19:1-2.
- Mc Auliffe, J. R. 1984a. Prey refugia and the distributions of two Sonoran Desert cacti. *Oecologia* 65: 82-85.
- Mc Auliffe, J. R. 1984b. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64: 319-321.
- Mittermeier, C., G. Ceballos, E. Ezcurra, R. Schmith, H. Hernández, B. Goettsch, W. R. Konstant, P. Robles Gil. 2002. El Gran Desierto de Chihuahua. En: *Áreas Silvestres, Las Últimas Regiones Virgenes del Mundo*. Patricio Robles Gil (ed.) CEMEX, México 335-348 pp.
- Nobel, P. S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette* 141 (2): 188-191.
- Nobel, P. S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia* 62: 310-317.
- Nobel, P.S., G. N. Geller, S. C. Kef y A. D. Zimmerman. 1986. Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near the soil surface. *Plant Cell and Environment* 9: 279-287.
- Nobel, P. S. y E. G. Bobich. 2002. Environmental Biology. En *Cacti: Biology and Uses*. Nobel, P.S. (ed.) University of California Press. pp 57-74.

- Nolasco, H., F. Vega-Villasante y A. Diaz-Rondero. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments* 36: 123-132.
- NOM-059-ECOL-2001. 2002. Semarnat. Diario oficial de la Federación. Segunda sección marzo.
- Parker, K. C. 1988. Growth Rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in Southern Arizona. *Botanical Gazette*. 149 (3): 335-346.
- Piñero, D. 1976. La distribución de las plantas en el espacio y su importancia en los estudios de ecología vegetal. *Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología* 6: 19-24.
- Quijas, S. 1999. Análisis demográfico por edades de *Mammillaria magnimamma* en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. UNAM, México.
- Rzedowski, J. 1986. *Vegetación de México*. Ed. Limusa SA. de CV. México D.F. 432 pp.
- Rodríguez-Ortega, C. E. 1998. ¿Explica la morfología de la cubierta de espinas la distribución espacial en el hábitat de algunas especies de cactáceas?: los casos de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán, Salinas, Puebla. Tesis de licenciatura. UNAM, México.
- Rodríguez-Ortega, C. E. y E. Ezcurra 2000 Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. Carnea* en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 45: 4-14.
- Rojas-Aréchiga, M., A. Orozco-Segovia y C. Vázquez-Yanes. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from Zapotitlan Valley in Puebla, Mexico. *Journal of Arid Environments* 36: 571-578.
- Rojas-Aréchiga, M. y C. Vázquez-Yanes 2000 Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Enviroments* 44: 85-104.
- Rojas-Aréchiga, M y A. I. Batis. 2001. Las semillas de cactáceas...¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46: 76-82 pp.
- Rosas- Barrera, D. y M. C. Mandujano. 2001. La vegetación de las Bajadas en el Bolsón de Cuatrociénegas, Coahuila, México. Libro de resúmenes XV Congreso Mexicano de Botánica. Querétaro, Querétaro. 14 al 19 de Octubre del 2001.

- Ruedas, M., T. Valverde y S. Castillo Arguero. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66: 25-35.
- Silvertown, J. W. 1984. *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman. London. 209 pp.
- Silvertown, J. W. y J. Lovett Doust. 1993. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Science Ltd. Oxford. 210 pp.
- Schultes, R. E. y A. Hoffman. 1982. *Plantas de los Dioses: orígenes del uso de los alucinógenos*. Fondo de Cultura económica. México. 192 pp.
- Stearns S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York. 250 pp.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50 (5): 825-834.
- Trujillo, A. 2002. Ecología fisiológica de la germinación de las cactáceas del género *Lophophora*. Tesis Maestría. UNAM, México.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin y J. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on Saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127 (2-3): 95-102.
- Turner, R. M., Alcorn, S. M. y G. Olin. 1969. Mortality of transplanted Saguaro seedlings. *Ecology* 50 (5): 835-844.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard y E. Vásquez. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central México. *Journal of Vegetation Science* 2: 15-20.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacán valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Vázquez- Yanes, C., A. Orozco, M. Rojas, M. E. Sánchez y V. Cervantes. 1997. *La reproducción de las plantas: semillas y meristemos*. Fondo de cultura económica, México, 167 pp.

- Vilchis, B. E. 2000. Estudio poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala* (Cactaceae) en Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de licenciatura, UNAM, México.
- Wulff R., D. 1995. Environmental maternal effects on seed quality and germination. *En Seed Development and Germination* . J. Kigel y G. Galili (eds.). M. Dekker, Inc. New York, 491-506 pp.
- Yeaton. R. I. 1978. A ciclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 66: 651-656.
- Zavala-Hurtado, J. A. y A. Díaz-Solís. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Enviroments* 31: 21-31.
- Zavala-Hurtado, J. A., F. Vite y E. Ezcurra. 1998. Stem tilting and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae): a functional interpretation. *Ecology* 79 (1): 340-348.

VII ANEXO

7.1 Anexo 1: Residuos ajustados para la estructura estable de la población de *L. williamsii* (2002) en Cuatrociénegas, Coahuila.

Tabla 1. Residuos ajustados para la estructura estable de la población que incorpora propagación clonal ($\chi^2=12382.38$, 11 g.l., $P=0.001$).

N_r obs	N_r calc	N_r esp	X^2	Residuos ajustados	P
47	51.029	67.640	4.079	-2.020	0.021
17	17.734	19.801	0.216	-0.464	0.321
12	9.557	7.571	0.521	0.722	0.23
10	6.163	3.668	1.696	1.302	0.09
3	4.386	1.961	2.997	1.731	0.041
1	3.321	1.116	4.358	2.088	0.018
7	2.625	0.663	5.813	2.411	0.007
3	2.142	0.229	15.953	3.994	0.00003
1	1.790	0.061	48.951	6.996	0.00001
3	1.524	0.029	76.139	8.726	0.00001
1	1.318	0.003	671.613	25.915	0
1	1.154	0	11550.044	107.471	0

Tabla 2. Residuos ajustados para la estructura estable de la población que incorpora la reproducción sexual ($\chi^2=104247.61$, 11 g.l., $P=0.001$).

N_r obs	N_r calc	N_r esp	X^2	Residuos ajustados	P
47	51.029	69.923	5.105	-2.259	0.01
17	17.734	19.671	0.191	-0.437	0.33
12	9.557	6.946	0.981	0.990	0.16
10	6.163	3.150	2.882	1.698	0.04
3	4.386	1.576	5.009	2.238	0.01
1	3.321	0.839	7.341	2.709	0.003
7	2.625	0.466	9.994	3.161	0.007
3	2.142	0.132	30.530	5.525	0.001
1	1.790	0.027	115.013	10.724	0
3	1.524	0.011	201.194	14.184	0
1	1.318	0.001	2953.590	54.347	0
1	1.154	0	100915.778	317.672	0

Tabla 3. Residuos ajustados para la estructura estable de la población mixta, que incorpora la propagación vegetativa y la reproducción sexual ($\chi^2= 178507.19$, 11 g.l., $P=0.001$).

N_r obs	N_r calc	N_r esp	X^2	Residuos ajustados	P
47	51.029	61.540	1.795	-1.340	0.09
17	17.734	1.184	0.018	0.133	0.44
12	9.557	5.978	2.142	1.464	0.07
10	6.163	2.677	4.540	2.131	0.01
3	4.386	1.323	7.092	2.663	0.003
1	3.321	0.696	9.910	3.148	0
7	2.625	0.382	13.183	3.631	0
3	2.142	0.104	39.801	6.309	0
1	1.790	0.020	154.495	12.430	0
3	1.524	0.008	276.091	16.616	0
1	1.318	0	4462.038	66.798	0
1	1.154	0	173536.084	416.577	0

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

7.2 Anexo 2: Tablas de vida estáticas elaboradas a partir de la estructura de edades observada para *L. williamsii* (2002) en Cuatrociénegas, Coahuila, separando a los individuos reproductivos de los no reproductivos y con sólo ocho clases de edad.

Tabla 4. Tabla de vida estática a partir de la estructura de edades observada en el campo (N_x obs), con propagación clonal para la población de *L. williamsii* (2002) estudiada en Cuatrociénegas, Coahuila.

Clases	Tamaño (cm)	Edad (años)	N_x obs	l_x	d_x	q_x	e_x	Prom* cab/ind	m_x	V_x	C_x	N_x esp
0	0-3	0- 2.86	8	1	0.557	0.557	5.9	1	0.2	1.1	0.525	55.7
1	3.1-6	2.87- 5.71	39	0.443	0.283	0.638	14.7	1.05	0.4	2.6	0.229	24.3
2	6.1-9	5.72- 8.57	17	0.160	0.047	0.294	29.9	1.17	0.6	6	0.081	8.6
3	9.1-15	8.58- 14.29	12	0.113	0.019	0.167	46.8	2.16	1.1	7.9	0.056	5.9
4	15.1-20	14.3- 19.05	10	0.094	0.066	0.700	73.3	3.5	1.4	8.4	0.045	4.8
5	20.1-25	19.06- 23.81	3	0.028	0.019	0.667	220.2	4	1.8	23.9	0.013	1.4
6	25.1-30	23.82- 28.57	1	0.009	-0.057	-6	117.9	5	2.1	68.4	0.004	0.5
7	30.1-35	28.58- 33.33	7	0.066	-0.019	-0.286	52.1	6.57	2.5	9.7	0.029	3.1
8	35.1-172.1	33.34- 163.9	9	0.085	0.085	1	163.9	16.11	12.3	12.3	0.017	1.8

*Promedio de cabezas por individuo en cada clase de edad

Tabla 5. Tabla de vida estática a partir de la estructura de edades observada en el campo (N_x obs) con reproducción sexual para la población de *L. williamsii* (2002) estudiada en Cuatrociénegas, Coahuila.

Clases	Tamaño (cm)	Edad (años)	N_x obs	l_x	d_x	q_x	e_x	Prom* cab/ind	m_x	V_x	C_x	N_x esp
0	0-3	0- 2.86	8	1	0.557	0.557	5.9	1	0.0	12.5	0.604	64
1	3.1-6	2.87- 5.71	39	0.443	0.283	0.638	14.7	1.05	12.8	32.1	0.235	24.9
2	6.1-9	5.72- 8.57	17	0.160	0.047	0.294	29.9	1.17	14.3	60.7	0.075	7.9
3	9.1-15	8.58- 14.29	12	0.113	0.019	0.167	46.8	2.16	26.3	85.2	0.041	4.3
4	15.1-20	14.3- 19.05	10	0.094	0.066	0.700	73.3	3.5	42.6	87.7	0.027	2.9
5	20.1-25	19.06- 23.81	3	0.028	0.019	0.667	220.2	4	48.6	186.9	0.007	0.7
6	25.1-30	23.82- 28.57	1	0.009	-0.057	-6	117.9	5	60.8	515	0.002	0.2
7	30.1-35	28.58- 33.33	7	0.066	-0.019	-0.286	52.1	6.57	79.9	80.6	0.01	1.1
8	35.1-172.1	33.34- 163.9	9	0.085	0.085	1	163.9	16.11	195.9	195.9	0	0

*Promedio de cabezas por individuo en cada clase de edad

Tabla 6. Tabla de vida estática a partir de la estructura de edades observada en el campo (N_x obs) incluyendo propagación clonal y reproducción sexual para la población de *L. williamsii* (2002) estudiada en Cuatrociénegas, Coahuila.

Clases	Tamaño (cm)	Edad (años)	N_x obs	l_x	d_x	q_x	e_x	Prom* cab/ind	m_x	V_x	C_x	N_x esp
0	0-3	0-2.86	8	1	0.557	0.557	5.9	1	0.2	13.1	0.604	64.1
1	3.1-6	2.87- 5.71	39	0.443	0.283	0.638	14.7	1.05	13.2	33.1	0.235	24.9
2	6.1-9	5.72- 8.57	17	0.160	0.047	0.294	29.9	1.17	14.9	62.7	0.075	7.9
3	9.1-15	8.58- 14.29	12	0.113	0.019	0.167	46.8	2.16	27.4	88	0.041	4.3
4	15.1-20	14.3- 19.05	10	0.094	0.066	0.700	73.3	3.5	44	90.4	0.027	2.9
5	20.1-25	19.06- 23.81	3	0.028	0.019	0.667	220.2	4	50.4	192.6	0.007	0.7
6	25.1-30	23.82- 28.57	1	0.009	-0.057	-6	117.9	5	62.9	530.4	0.002	0.2
7	30.1-35	28.58- 33.33	7	0.066	-0.019	-0.286	52.1	6.57	82.4	83.1	0.01	1
8	35.1-172.1	33.34- 163.9	9	0.085	0.085	1	163.9	16.11	208.2	208.2	0	0

*Promedio de cabezas por individuo en cada clase de edad

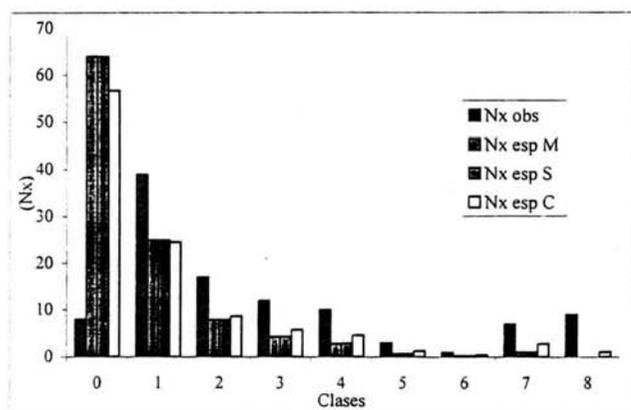


Figura 1. Estructura Estable para la tabla de vida clonal (C), sexual (S) y mixta (M).

Tabla 7. Resultado de los análisis de χ^2 para comparar la estructura poblacional observada y las estructuras estables de edades de cada una de las tres tablas de vida construidas.

	Tablas de vida		
	Clonal	Sexual	Mixta
χ^2	105.9	22768.31	24042.04
g.l.	8	8	8
P	0.0001	0.0001	0.0001

Tabla 8. Medidas de la dinámica poblacional de *Lophophora williamsii*, donde la tasa reproductiva (R_0) esta dada en número de individuos y el tiempo generacional (G) en años.

Variables de dinámica poblacional	Tablas de vida		
	Clonal	Sexual	Mixta
R_0	1.822	38.821	40.857
G	100.956	80.435	80.945
r	0.006	0.045	0.046
λ	1.006	1.046	1.047

Tabla 9. Análisis de los residuos ajustados para la estructura estable de la población que incorpora propagación clonal de *L. williamsii* (2002) en Cuatrociénegas, Coahuila ($\chi^2=116.689$, 8 g.l. $P=0.001$).

Clases	N_x obs	N_x esp	χ^2	Residuos ajustados	P
0	8	55.7	40.845	-6.391	0.0001
1	39	24.3	8.925	2.987	0.001
2	17	8.6	8.106	2.847	0.002
3	12	5.9	6.335	2.517	0.005
4	10	4.8	5.727	2.393	0.008
5	3	1.4	1.859	1.363	0.08
6	1	0.5	0.668	0.818	0.2
7	7	3.1	5.037	2.244	0.01
8	9	1.8	28.433	5.332	0.0001

Tabla 10. Análisis de los residuos ajustados para la estructura estable de la población que incorpora la reproducción sexual de *L. williamsii* (2002) en Cuatrociénegas, Coahuila ($\chi^2=3308.608$, 8 g.l., $P=0.001$).

Clases	N_x obs	N_x esp	χ^2	Residuales ajustados	P
0	8	64	49.013	-7.001	0.0001
1	39	24.9	7.950	2.820	0.002
2	17	7.9	10.423	3.229	0.0006
3	12	4.3	13.728	3.705	0.0001
4	10	2.9	17.477	4.181	0.0001
5	3	0.7	7.584	2.754	0.002
6	1	0.2	3.521	1.877	0.03
7	7	1.1	33.425	5.781	0.0001
8	9	0	22625.187	150.417	0.0001

Tabla 11. Análisis de los residuos ajustados para la estructura estable de la población mixta, incorporando tanto la reproducción sexual como la propagación clonal de *L. williamsii* en Cuatrociénegas, Coahuila ($\chi^2=3546.227$, 8 g. l., $P=0.001$).

Clases	N_e obs	N_e esp	χ^2	Residuos ajustados	P
0	8	64.1	49.067	-7.005	0.0001
1	39	24.9	7.954	2.820	0.002
2	17	7.9	10.455	3.233	0.0006
3	12	4.3	13.818	3.717	0.0001
4	10	2.9	17.627	4.198	0.0001
5	3	0.7	7.662	2.768	0.002
6	1	0.2	3.563	1.888	0.03
7	7	1.0	33.865	5.819	0.0001
8	9	0	23898.028	154.590	0.0001