



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Evaluación del disturbio antropogénico crónico sobre el
comportamiento demográfico de dos especies de
Mammillaria (Cactaceae)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :
B I Ó L O G A

P R E S E N T A :
CAROLINA URETA SÁNCHEZ



Director de Tesis: Dr. Carlos Martorell Delgado

2006



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.

Índice general

Índice de figuras	II
Índice de tablas	II
Resumen y abstract	III-V
1. Introducción	1
1.1. El disturbio antropogénico	1
1.2. La familia Cactaceae y su importancia en México	3
1.3. Respuesta del género <i>Mammillaria</i> ante el disturbio	4
1.4. La demografía y los modelos matriciales	5
1.5. Análisis de perturbación	8
2. Objetivos	11
3. Métodos	12
3.1. Las especies en estudio	14
3.2. La zona de estudio	15
3.3. Trabajo de campo	16
3.4. Construcción de las matrices de Lefkovitch	17
3.5. Método retrospectivo	20
4. <i>Mammillaria dixanthocentron</i>	23
4.1. Resultados	23
4.1.1. <u>Análisis prospectivo de la matriz promedio</u>	23
4.1.2. <u>Matrices de contribución</u>	23
4.2. Discusión	29
4.2.1. <u>Efectos del sitio y del tratamiento</u>	29
4.2.2. <u>Efectos de la heterogeneidad temporal</u>	30
5. <i>Mammillaria hernandezii</i>	32
5.1. Resultados	32
5.1.1. <u>Análisis prospectivo de la matriz promedio</u>	32
5.1.2. <u>Matrices de contribución</u>	32
5.2. Discusión	38
5.2.1. <u>Efectos del sitio y del tratamiento</u>	38
5.2.2. <u>Efectos de la heterogeneidad temporal</u>	39
6. Discusión general	41
7. Conclusiones	44
8. Referencias	45
Apéndice I	52
Apéndice II	62

Índice de figuras

Figura 1 Efecto del disturbio sobre la densidad de <i>Mammillaria dixanthocentron</i> y <i>Mammillaria hernandezii</i>	5
Figura 2 <i>Mammillaria dixanthocentron</i>	13
Figura 3 <i>Mammillaria hernandezii</i>	14
Figura 4 Ubicación de Concepción Buenavista, Oaxaca	16
Figura 5 Precipitación anual y mensual en el área de estudio del 2001-02, 2002-03 y 2003-04	16
Figura 6 Contribuciones de <i>M. dixanthocentron</i> por sitio y tratamiento	27
Figura 7 Contribuciones de <i>M. dixanthocentron</i> por año y tratamiento	29
Figura 8 Contribuciones de <i>M. dixanthocentron</i> por año y sitio	30
Figura 9 Contribuciones de <i>M. hernandezii</i> por sitio y tratamiento	38
Figura 10 Contribuciones de <i>M. hernandezii</i> por sitio y año	39
Figura 11 Contribuciones de <i>M. hernandezii</i> por sitio y año	40

Índice de tablas

Tabla 1 Matriz de Lefkovitch	8
Tabla 2 Tamaño promedio de la muestra por especie en cada sitio y tratamiento a lo largo de tres años	18
Tabla 3 Categorización por tamaño de <i>M. hernandezii</i> y <i>M. dixanthocentron</i>	19
Tabla 4 Diseño Experimental	22
Tabla 5 Matriz de sensibilidad de la matriz promedio de <i>Mammillaria dixanthocentron</i>	25
Tabla 6 Matriz de sensibilidad de la matriz promedio de <i>Mammillaria hernandezii</i>	35

Resumen

Varias especies del género *Mammillaria* están siendo amenazadas por el disturbio antropogénico crónico. Para poder conservar, se necesitan estudios demográficos en presencia de la actividad humana. Por esta razón, se realizó un estudio demográfico de dos especies en sitios con diferentes intensidades de disturbio. Las especies en estudio fueron *Mammillaria hernandezii* y *Mammillaria dixanthocentron*, las cuales están protegidas por la NOM-059-2001 y son endémicas de México. Cada uno de los sitios en los que se llevó a cabo el estudio fue cercado (con una cerca electrificada) de tal forma que una parte de la población quedara aislada de los factores de disturbio como el ganado y la tala clandestina. La dinámica poblacional se siguió a lo largo de tres años y la tasa de crecimiento poblacional (λ) correspondiente a cada año, tratamiento y sitio fue calculada. Se utilizó el análisis retrospectivo para poder detectar qué tasas vitales estaban contribuyendo más a las diferencias entre λ s.

En ambas especies fue la variación de la permanencia y el crecimiento las que hicieron la mayor contribución a la tasa finita de crecimiento (λ). A pesar de ser especies pertenecientes al mismo género, el comportamiento obtenido bajo diferentes condiciones de disturbio es sumamente distinto, lo que sugiere que la integración de este tipo de información es necesaria para la formación de planes de manejo.

En el caso de *M. dixanthocentron* se obtuvo una mayor λ dentro de la cerca (la parte aislada de la población) y en el sitio menos perturbado. El año en el que la planta tuvo una mayor tasa de crecimiento poblacional fue en el 2001 a pesar de haber sido el más seco de los tres. Este último resultado sugiere que hay una mayor influencia por parte de la canícula que de la precipitación anual. En conclusión, *M. dixanthocentron* prefiere crecer en condiciones con un menor grado de disturbio aislada de las actividades del

humano. Estos resultados concuerdan con el hecho de que el género se ve afectado por el disturbio antropogénico crónico al igual que otras especies de la familia Cactaceae. A pesar de que *M. hernandezii* tolera más el disturbio, existe una intensidad de disturbio que si es sobrepasada la población deja de tener éxito.

Por otro lado, *M. hernandezii* obtuvo la λ más alta se alcanzó en la parte de la población que no se encontraba aislada por la cerca y en el año 2001, que fue por cierto el año más seco de los tres años de estudio. El sitio con mayor intensidad de disturbio fue el que obtuvo el mayor valor de λ . Estos resultados sugieren que la planta tolera condiciones que otras plantas no logran tolerar, por lo tanto la competencia disminuye en años secos y sitios perturbados. Sin embargo λ fue mayor dentro de la cerca en al área más perturbado y fuera de ella en el sitio más perturbado; lo que sugiere que las intensidades intermedias de disturbio son las que más le favorecen.

Abstract

Several species in the genus *Mammillaria* are threatened by chronic anthropogenic disturbance. Demographic studies are necessary for their conservation in the presence of human activities. *Mammillaria hernandezii* and *Mammillaria dixanthocentron*, which are protected by Mexican laws and endemic to the state of Oaxaca, Mexico, were studied in two sites differing in disturbance intensity. In each site an area was fenced so that a part of the population remained isolated from disturbance factors such as livestock raising and tree felling. The population dynamics was followed for three years, and the population growth rate (λ) was calculated. A demographic retrospective analysis (LTRE) was applied to detect which vital rate contributes the most to the differences between λ s.

In both species it was stasis and growth variations that made the greatest contributions to λ . The variability of years was the factor affecting the most in both species. For *M. dixanthocentron* λ was larger inside the fence and in the less disturbed site, as expected. The best year for this plant was also 2001, suggesting that the canicula period has more influence over the population behavior than the annual precipitation. In conclusion *M. dixanthocentron* prefers to grow in a less disturbed area isolated from human activities. These results agree with the fact that this genus is affected by anthropogenic disturbance due to the traits typical of other Cactaceae. Even though *M. hernandezii* tolerates more disturbance, still has a threshold above which disturbance is detrimental.

In *M. hernandezii* λ was higher both outside the fence and in the year 2001, which was the driest one. Furthermore, the site which had the greatest λ was the site with more disturbance. This suggests that this plant tolerates conditions that other plants cannot, consequently experiencing less competition in driest years and more disturbed sites. However, λ was larger inside the fence in the disturbed site and outside of it in the less disturbed one.

1. Introducción

1.1 El disturbio antropogénico

Los disturbios son fenómenos que afectan la estructura de los ecosistemas, comunidades y poblaciones. Son cambios en un sistema causados por un factor externo (Pickett *et al.* 1989) que puede ser natural o antropogénico. Los disturbios naturales tienen alcances muy diversos, pero en general tienden a aumentar la heterogeneidad y, por tanto, la riqueza de especies. Asimismo, los disturbios favorecen la supervivencia, la reproducción y la dispersión de algunas especies nativas. En contraste, los disturbios causados por el hombre en las últimas décadas han tendido a provocar la homogenización del ecosistema, por ser disturbios que provocan grandes huecos en la vegetación y sólo unas cuantas especies cuyos ciclos de vida son favorecidos por las nuevas condiciones logran establecerse (Bazzaz 1983). Esto último ha provocado a su vez, la extinción de varias especies y sólo unas cuantas llegan a ser muy exitosas. Por ser estos disturbios novedosos, muchas especies carecen de adaptaciones para hacerles frente. Esta es la razón por la que es importante el estudio de la respuesta poblacional ante disturbios antropogénicos en tiempos tanto ecológicos como evolutivos, e identificar las características poblacionales que son sensibles a éstos. Los cambios en el régimen natural de disturbio al que las plantas están adaptadas favorece el crecimiento de especies cuyas características de historias de vida se ven beneficiadas por la nueva situación, por lo que empieza a haber un recambio de especies (Bazzaz 1983).

Se reconocen dos tipos de disturbios antropogénicos que difieren entre sí por su frecuencia e intensidad: agudo y crónico (Singh 1998). El primero se refiere a aquéllos de una enorme intensidad pero baja frecuencia. Son disturbios sumamente destructivos y fáciles de identificar por el cambio tan radical que provocan en la estructura de las poblaciones. Un claro

ejemplo de disturbio antropogénico agudo es la tala extensiva de árboles por empresas forestales sin manejo adecuado (Dellasala *et al.* 2004).

Por su parte, el disturbio antropogénico crónico es sutil y lento, aunque tiene lugar por periodos de tiempo muy largos por lo que las poblaciones no tienen tiempo de recuperarse. A pesar de que la mayoría de las veces no resulte sencillo reconocerlo, sobre todo en comparación con los agudos, los disturbios crónicos suelen ser igualmente destructivos. Debido a que el efecto de este tipo de degradación es no lineal, es que sufre una aceleración en el tiempo, el daño suele ser visible hasta que ya es prácticamente irreversible (Singh 1998). Un disturbio crónico que se podría mencionar como ejemplo claro es la ganadería extensiva, presente con frecuencia en las zonas rurales de países subdesarrollados (Challenger 1998). En México a pesar de que el disturbio antropogénico crónico es una causa importante de degradación ambiental, todavía no es un problema reconocido de forma amplia.

Para diseñar las estrategias que podrían permitir la conservación de las especies que están amenazadas por el disturbio antropogénico crónico es de suma importancia el estudio del efecto que tiene sobre el comportamiento demográfico de las poblaciones (Crouse *et al.* 1987). Para evaluar este comportamiento, los análisis demográficos han sido una herramienta fundamental porque proporcionan información básica que facilita la creación de planes de manejo para las especies afectadas por disturbios antropogénicos. Las etapas del ciclo de vida que son sensibles al disturbio y las peculiaridades de las historias de vida que también son influidas pueden ser identificadas mediante este tipo de análisis (Caswell 2001, Valverde *et al.* 2004).

Este trabajo pretende reconocer, el efecto que el disturbio antropogénico crónico tiene sobre la demografía de dos especies de cactáceas: *Mammillaria hernandezii* y *Mammillaria dixanthocentron*, cuyo hábitat está siendo constantemente perturbado por la ganadería,

extracción de leña y productos forestales no maderables (Peters y Martorell 2000). Para lograr lo anterior, se realizó un estudio demográfico de ambas especies a lo largo de tres años (2001, 2002 y 2003) en poblaciones que se encontraban en sitios que difieren entre sí por grado de perturbación. En cada sitio se cercó un área para mantener aislada del disturbio antropogénico a una parte de la población.

1.2 La familia *Cactaceae* y su importancia en México

Las especies bajo estudio son parte de la familia *Cactaceae*, que se caracteriza por ser compleja y diversa \pm 2000 especies en el mundo (Arias-Montes 1993 y Anderson 2001). En México, las cactáceas, destacan desde un punto de vista biológico, social y económico. Existen alrededor de 915 taxones, 669 especies y 244 subespecies (Guzmán *et al.* 2003), con un grado de endemismo de aproximadamente 80%. México ha sido considerado como uno de los dos centros de origen de esta familia de plantas vasculares (Arias-Montes 1993). Para la dieta de los mexicanos, muchos de los frutos y tallos de este tipo de plantas son alimentos importantes. No obstante, también se usan como forraje, ornamento y fuente de obtención de sustancias químicas de interés farmacológico (Anderson 2001). Asimismo, existen pruebas claras que apuntan al sobresaliente papel ecológico de muchas de las cactáceas en las zonas áridas y semiáridas del país, por que además de ser en varios casos los elementos más abundantes en estas zonas, presentan una enorme cantidad de interacciones con muchos otros organismos que habitan ahí (Anderson 2001 y Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

La necesidad de realizar estudios sobre cactáceas surge porque existe un gran número de especies amenazadas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003) que suman un total de 285 bajo la NOM-059-2001 (SEMARNAT 2002), 65 en el libro Rojo y 41 en el apéndice I del CITES. Su patrón

restringido de distribución y especificidad de hábitat las vuelven especies vulnerables a la extinción. Varios estudios han sugerido que la familia Cactaceae es un grupo de plantas sumamente vulnerable a los disturbios antropogénicos (Arias-Montes 1993) por sus bajas tasas de crecimiento individual y poblacional, al igual que sus muy largos ciclos de vida y al escaso reclutamiento de nuevos individuos en sus poblaciones (Hernández y Godínez-Álvarez 1994, Dubrovsky 1998, Godínez-Álvarez *et al.* 2003 y Méndez *et al.* 2004), lo que dificulta que se establezcan después de un disturbio antropogénico. Además de su vulnerabilidad, la mayoría de las poblaciones también están asociadas a zonas pobres en donde existe una fuerte presión por el crecimiento en la población y el cambio de uso de suelo (Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

Nuestro país alberga un gran número de cactáceas sujetas a presiones constantes por la pérdida de su hábitat debido al disturbio antropogénico (Ruedas-Medina 1999). Como resultado, muchos cactus padecen un serio declive en sus poblaciones y necesitan de atención urgente (por ejemplo: Contreras y Valverde 2002).

1.3 Respuesta del género *Mammillaria* ante disturbio.

Uno de los géneros de la familia *Cactaceae* que se encuentra más diversificados en México, con 172 especies descritas (Guzmán *et al.* 2003), es *Mammillaria*. Al presentar un alto grado de endemismo la susceptibilidad del género incrementa dando como resultado el que 70% de sus especies están bajo algún tipo de protección en la NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT 2002).

Un estudio demográfico realizado en la zona del Pedregal de San Ángel en México D.F. muestra la vulnerabilidad de *M. magnimamma* al disturbio antropogénico. Las tasas de crecimiento poblacional (λ) de esta especie son menores en las zonas perturbadas que en las

zonas conservadas (Valverde *et al.* 2004). Sin embargo, en el Valle de Tehuacán se ha encontrado que algunas especies del género logran su máxima densidad en zonas sujetas a intensidad media de disturbio (Martorell y Peters 2005, y en preparación). Al realizar una gráfica de densidad vs intensidad de disturbio, se obtuvo que tanto para *M. hernandezii* como para *M. dioxanthocentron*, las mayores densidades poblacionales se encontraron en condiciones intermedias de disturbio (Fig. 1). Ambos ejemplos muestran la variedad en susceptibilidad y tolerancia que otras especies dentro del mismo género pueden presentar, por lo que los planes de manejo para su conservación pueden variar ampliamente.

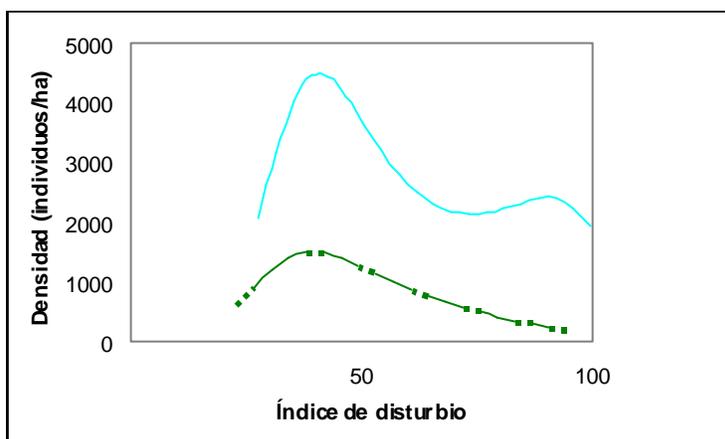


Fig. 1. Efecto del disturbio sobre la densidad de *Mammillaria dioxanthocentron* (línea punteada) y *Mammillaria hernandezii* (línea continua) (Martorell y Peters en

1.4 La demografía y los modelos matriciales

La demografía permite describir y analizar, de manera numérica, la estructura y dinámica de las poblaciones a lo largo del tiempo. Un estudio demográfico comienza al obtener las tasas vitales básicas (fecundidad, crecimiento y mortalidad), que ofrecen información sobre el desarrollo a lo largo del ciclo de vida de la especie que nos interesa (Caswell 1997). En un contexto de tiempo ecológico, esta información puede usarse para la descripción y el análisis de las historias de vida de las especies estudiadas, así como para calcular la tasa de

crecimiento de la población e identificar los estadios críticos en su ciclo de vida (Caswell 1997).

En un principio, el crecimiento poblacional se describía por medio de los modelos exponenciales y logísticos sin tomar en cuenta las diferencias existentes entre individuos de una misma población. Posteriormente surgen los modelos estructurados con Graunt en 1662 (Caswell 1989) que clasifican a los individuos de la población en varios estadios bajo el supuesto de que aquéllos que forman parte de una misma categoría se comportan demográficamente de manera igual (Larson 1992, Gotelli 1995 y Ebert 1999). Por varias de las ventajas que estos modelos presentan, ecólogos de poblaciones como Pearl (1928, 1940) y Bodenheimer (1959) empezaron a utilizar tablas de vida (modelos estructurados) para estudiar la densidad, supervivencia y otros factores en la población. Para mediados de siglo XX ya había disponibilidad de tablas de vida de diferentes organismos. Pero no fue sino hasta mediados de los años cuarenta que se empezaron a utilizar los modelos matriciales (Caswell 1989). Entre los modelos matriciales más conocidos destaca el modelo matricial de tipo Lefkovitch, que es apropiado para organismos modulares porque el comportamiento demográfico de la población depende más del tamaño que de la edad (Lefkovitch 1965). Dado lo anterior, en una matriz de Lefkovitch los organismos, además de pasar de una categoría a otra, pueden permanecer en una misma por varios años, o incluso retroceder a categorías correspondientes a tallas más pequeñas. Estos comportamientos se registran en las diferentes entradas a_{ij} de la matriz \mathbf{A} , a las que se denomina “tasas vitales” (Caswell 2001). El valor de a_{ij} corresponde en general a la probabilidad que tiene un organismo que en un momento está en la categoría j dado de encontrarse dentro de la categoría i tras un periodo de tiempo que generalmente corresponde a un año. Sin embargo, algunas entradas de la matriz corresponden

a la fecundidad. Éstas típicamente se localizan en el primer renglón de la matriz cuando corresponden a la reproducción sexual. El modelo matricial tiene normalmente la forma

$$\mathbf{A} \times \mathbf{n}_{(t)} = \mathbf{n}_{(t+1)}.$$

En esta ecuación \mathbf{A} representa la matriz de transición y $\mathbf{n}_{(t)}$ es la estructura de la población en el tiempo t . La multiplicación de la matriz con el vector nos da como resultado la estructura de la población en la siguiente unidad de tiempo (Caswell 1989). Cuando el modelo se itera muchas veces, se alcanza una estructura estable de edades (EEE, representada por el vector \mathbf{w}) que se caracteriza por que la proporción de individuos dentro de cada categoría permanece constante. En estas condiciones se puede obtener la tasa con la que la población está cambiando. Esta tasa se conoce como λ (tasa finita de crecimiento poblacional), y corresponde el eigenvalor dominante de \mathbf{A} , donde $\mathbf{A} \times \mathbf{w} = \lambda \times \mathbf{w}$.

Los diferentes procesos demográficos se ubican en diferentes regiones de la matriz. Así, la permanencia (estasis), es decir, la probabilidad de que un individuo persista en la misma categoría, se ubica en la diagonal principal. Las probabilidades de crecimiento se registran bajo la diagonal principal, y las de retrogresión (paso a categorías de tamaño previas) en la parte superior de la diagonal. El primer renglón contiene la información sobre la fecundidad (Tabla 1). El modelo es discreto, proyectando el crecimiento de una población del tiempo t al tiempo $t + 1$.

Tabla 1. *Matriz de Lefkovitch*. P= permanencia, F= fecundidad, R= retrogresión, C= crecimiento. El primer renglón y la primera columna indican los nombres de las categorías, en este caso 0–4.

	0	1	2	3	4
0	F	R	F	F	F
1	C	P	R	R	R
2	C	C	P	R	R
3	C	C	C	P	R
4	C	C	C	C	P

Los objetivos de los análisis matriciales pueden dividirse en tres:

1. Análisis transitorios: describen la dinámica poblacional en el corto plazo.
2. Análisis asintóticos: describen la dinámica poblacional en un periodo largo de tiempo, especialmente en lo referente a la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y la estructura poblacional.
3. Análisis de perturbación: examinan los efectos del cambio en las condiciones iniciales sobre el valor de las tasas vitales y λ . Esta evaluación se realiza mediante análisis prospectivos y análisis retrospectivos (Caswell 1997).

1.5 Análisis de perturbación

Los análisis demográficos de perturbación permiten evaluar entre otras cosas cómo la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) responde a cambios en las tasas vitales. Estos análisis se dividen en dos modalidades. La primera es el análisis prospectivo y la segunda es el análisis retrospectivo.

El análisis prospectivo es una herramienta fundamental para la teoría de las historias de vida y la conservación (Gerber y Heppell 2004). Estos análisis proyectan las consecuencias a futuro de cambios hipotéticos en las tasas vitales. Para ello, se construyen matrices de sensibilidad o elasticidad (De Kroon *et al.* 1986 y Caswell 1997) que nos permiten identificar qué tasas vitales tendrían un mayor impacto sobre λ en el caso de que llegaran a ser modificadas. Es decir, se evalúa el efecto potencial de cambios hipotéticos en cualquier entrada de la matriz (Caswell 2000).

Por otro lado, el análisis retrospectivo o ERTV (Experimento de Respuesta de Tabla de Vida) es un análisis que permite conocer los cambios en el comportamiento de la población

como resultado de las diferentes condiciones que experimentó en el pasado. Esta técnica de análisis combina el análisis de sensibilidad con la variación registrada en cada una de las entradas a_{ij} de la matriz \mathbf{A} (Tuljapurkar y Caswell 1997), y muestra cómo la variación observada en la λ de varias matrices es el resultado de las variaciones observadas en las tasas vitales. Dicho de otra manera, la variación obtenida en la tasa de crecimiento poblacional se descompone en las contribuciones de cada tasa vital (Caswell 2000). Es un estudio que, en contraste con el prospectivo sólo tiene sentido si existen diferentes tratamientos que pueden ser comparados entre sí. Asimismo, permite la observación de los efectos en la población de variaciones espaciales y temporales (Fréville *et al.* 2004).

La tasa vital más importante dentro de este tipo de estudio será aquella cuya variación observada tenga el mayor efecto sobre la variación del valor de λ . Para ello se emplea la matriz de contribución, en la cual cada entrada nos indica qué tanto está aportando cada una de las tasas vitales a que las tasas de crecimiento poblacional difieran de la tasa finita de crecimiento poblacional promedio. Las contribuciones pueden tener valores positivos o negativos, y nos indican cuánto aumenta o decrece la λ como resultado de los cambios observados en cada tasa vital (Caswell 2000).

De acuerdo con Ehrlén y Van Groenendael (1998) el análisis retrospectivo permite identificar la parte del ciclo de vida en la que los esfuerzos de manejo pueden ser más efectivos ya que al incorporar la variación en las tasas vitales, nos puede indicar cuáles pueden modificarse con mayor facilidad. En experimentos que trabajan con situaciones reales es importante mantener presente que no siempre las grandes contribuciones corresponden a los grandes valores de elasticidad, por que el hecho de que un cambio hipotético en la entrada de una matriz pueda ocasionar cambios significativos en el valor de λ , no significa que en la práctica este valor realmente pueda llegar a ser cambiado mediante un plan de manejo. Por lo

tanto, los análisis prospectivos y retrospectivos pueden destacar procesos demográficos totalmente diferentes. Por ello, un análisis retrospectivo facilita el encontrar las tasas vitales sobre las cuales se pueden enfocar esfuerzos en la conservación. Cuando se aplica el análisis retrospectivo a un diseño experimental factorial, se puede evaluar la respuesta poblacional ante cada uno de los factores (efectos principales) o de sus interacciones. Las interacciones son de gran relevancia porque con frecuencia el efecto que pueda tener un factor depende del valor de otro. En este trabajo se estudiaron los efectos principales del disturbio antropogénico, del tiempo ya que los ambientes áridos son sumamente cambiantes e impredecibles (Ezcurra y Rodríguez 1986), y de sus interacciones.

En este estudio evaluamos el efecto del disturbio antropogénico crónico sobre la dinámica poblacional de dos cactáceas que se encuentran bajo protección especial. En la práctica, muchas veces es imposible aislar a las especies de las actividades humanas, por lo que entender qué tanto afecta el disturbio y cómo altera al ciclo de vida de una especie es esencial para conservarlas eficazmente. El análisis retrospectivo es la herramienta adecuada para este estudio ya que permite evaluar cómo han variado las tasas de crecimiento poblacional (λ) al encontrarse bajo diferentes condiciones de disturbio antropogénico crónico, y cuáles son las tasas vitales que más contribuyen a dicha variación.

2. Objetivos

Objetivo General:

Evaluar cómo las tasas de crecimiento poblacional de *Mammillaria hernandezii* y *Mammillaria dixanthocentron* varían debido a los cambios en las tasas vitales causados por los disturbios antropogénicos crónicos.

Objetivos Particulares:

- a) Estudiar la demografía de cada una de las especies en zonas expuestas, así como en las protegidas del disturbio antropogénico a través de la construcción de matrices de Lefkovitch.
- b) Comparar los valores de λ entre tratamientos, sitios y años para evaluar si el disturbio es un factor que amenaza las poblaciones.
- c) Llevar a cabo un análisis retrospectivo (ERTV) para determinar cuáles son las tasas vitales que contribuyen en mayor medida a la variación en λ entre poblaciones.

3. Métodos

3.1 Las especies en estudio

3.1.1 *Mammillaria dixanthocentron*

Son plantas simples que rara vez pueden llegar a ramificarse, con tallos de 5- 30 cm de alto y de 7- 25 cm de ancho, globosas o cortamente cilíndricas. Presenta tubérculos de 5-8 mm de largo con una base de 3-6 mm de ancho, cónicos, circulares a ovalados. Las axilas presentan abundante lana. La época de floración es en febrero y las flores son de 1 a 1.6 cm de largo, 0.9-1.2 cm de ancho, con una base verde claro y un ápice rosa- carmín, franja media rojo- carmín. Los frutos son de 1.5- 2.3 cm de largo por 0.4-0.7 cm de ancho, claviformes, rojo- verdosos. Las semillas son reniformes, pardo oscuras. (Arias-Montes *et al.* 1997; Fig. 2).



Fig. 2. *Mammillaria dixanthocentron*. Foto: Carlos Martorell

La especie es endémica de los estados de Oaxaca y Puebla y abarca gradientes altitudinales que van desde selvas bajas hasta bosques de pino (Peters y Martorell 2000).

En el CITES se encuentra en el apéndice II y está sujeta bajo protección especial en la NOM-059-ECOL-2001.

3.1.2 *Mammillaria hernandezii*

Es una especie de plantas pequeñas de aproximadamente de 25 mm de diámetro (pueden alcanzar a medir de 35-45mm). La planta normalmente se entierra con excepción de una pequeña porción cercana al ápice. Presentan un tallo aplanado-globoso. Los tubérculos se encuentran dispuestos en 8 y 13 series espiraladas. Las axilas pueden presentar frecuentemente lana blanca en la zona apical. La época de floración comienza en octubre y puede concluir hasta diciembre. Las flores que produce son de unos 20 mm de longitud y de diámetro, de un color cereza. El fruto parece desarrollarse dentro del tallo. Comienzan a reproducirse entre los 6- 9 mm de diámetro (Arias-Montes *et al.* 1997; Fig. 3)



Fig. 3. *Mammillaria hernandezii*. Foto: Carlos Martorell

Esta especie se distribuye en el estado de Oaxaca en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. El área de ocupación que presenta es de 40 ha y su extensión de presencia de 17.1 km². Crecen preferentemente en sitios abiertos, no muestran dependencia de plantas nodrizas y prefieren

zonas con poca pendiente (Peters y Martorell 2000). El tipo de vegetación en el que se encuentra es el pastizal de *Bouteloa*.

En el CITES se encuentra en el apéndice II y está sujeta a protección especial en la NOM-059-ECOL-2001(SEMARNAT 2002)

Actualmente el hábitat de ambas especies en estudio sufre gran presión por la ganadería y la tala clandestina. Los disturbios del hombre pudieran estar provocando una disminución en la densidad de las poblaciones en el corto y mediano plazo (Mandujano-Sánchez 2003; Anónimo s/f).

3.2 La zona de estudio

La zona de trabajo forma parte del municipio de Concepción Buenavista que se encuentra en la Mixteca Alta del estado de Oaxaca. El clima es semiárido (BS₁) con una precipitación total anual de 530.3 mm (Figs. 4 y 5) y una temperatura media anual de 14.9°C. La temporada de lluvias se presenta desde el mes de abril hasta octubre. Existen escasos cambios estacionales acompañados de fuertes oscilaciones diurnas que pueden ocasionar heladas en la parte más fría y seca del año (Cruz-Cisneros y Rzedowski 1980).

Los tipos de vegetación observados en el municipio son el bosque de *Quercus*, el matorral espinoso y el pastizal de *Bouteloa chondrosioides*. En el resto de las comunidades se presentan asociaciones secundarias dados los disturbios constantes (Cruz-Cisneros y Rzedowski 1980). Actualmente, el disturbio no ha cesado. La ganadería extensiva y la tala constante de árboles han deteriorado de manera notable el ecosistema ocasionando la erosión de gran parte del municipio. Asimismo, el pastizal de *Bouteloa chondrosioides* de esta área se

encuentra por lo general en malas condiciones y ocupa terrenos con poca pendiente, con suelos ácidos y delgados. Los sitios de estudio están a una altitud entre 2200-2300 m s.n.m.

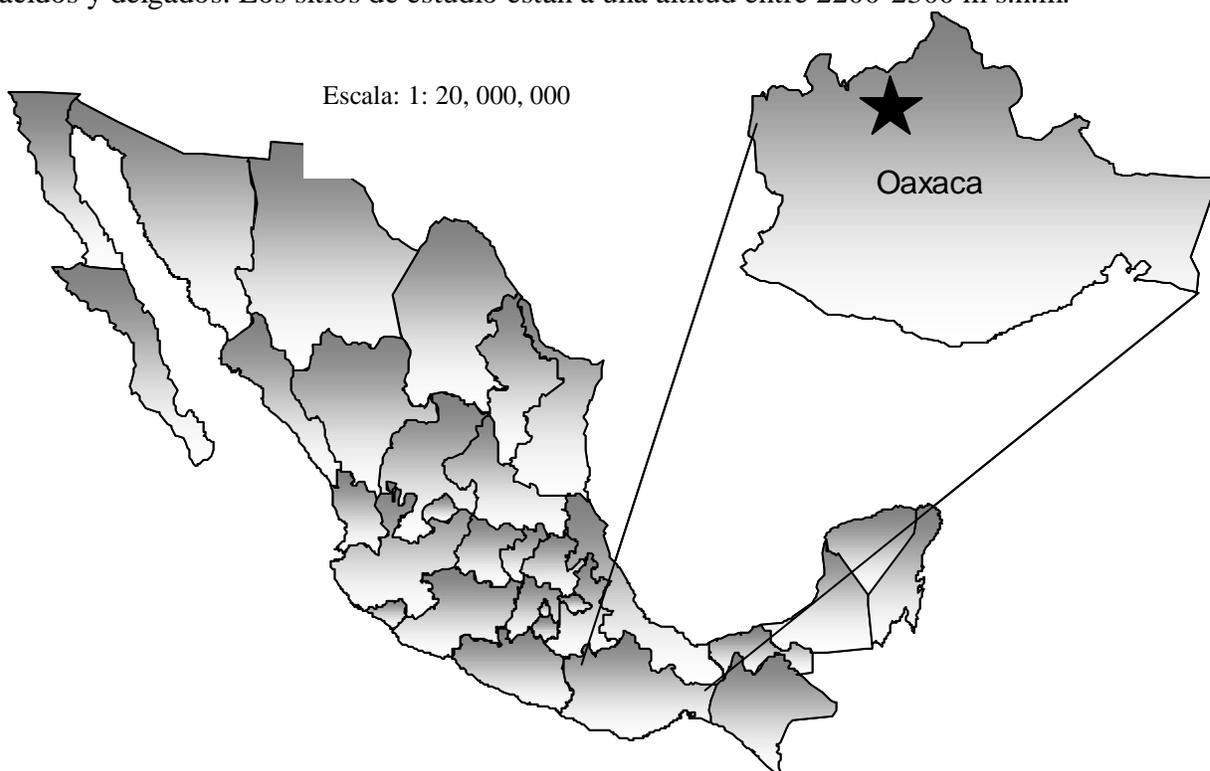


Fig.4. Ubicación de Concepción Buenavista, Oaxaca.

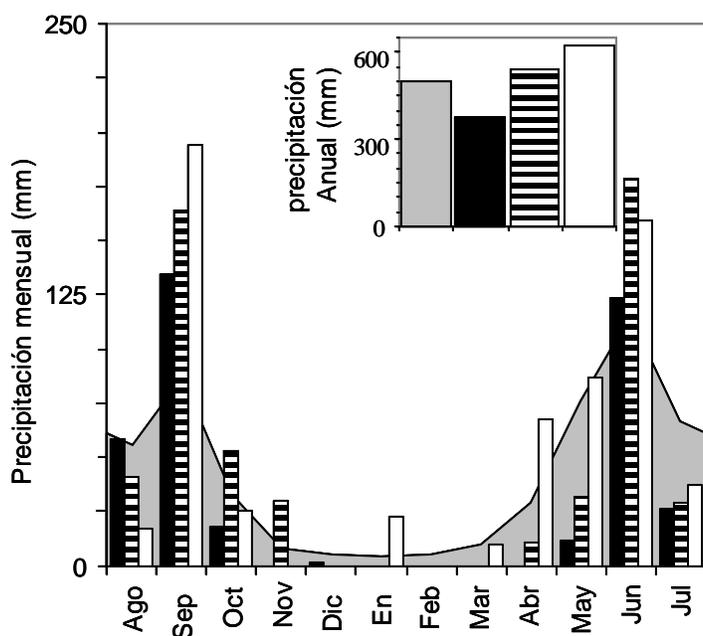


Fig. 5. Precipitación anual y mensual en el área de estudio del 2001-02 (negro), 2002-03 (rallado), y 2003-04 (blanco). El promedio de 43 años está representado por el área gris. Se puede observar una falta de precipitación en la época de lluvias de los tres años en estudio. Datos de la estación de Tepelmeme a 6 km de Buenavista.

En el caso de *Mammillaria hernandezii* se escogieron dos sitios de trabajo que difieren en grado de perturbación es decir uno está claramente más perturbado que el otro: Sitio I que es el más conservado y Sitio II que es el más perturbado con 41.8 y 57.2 puntos de disturbio en una escala de 100 (Martínez-Pérez 2004). Asimismo se eligieron dos áreas para las poblaciones de *Mammillaria dixanthocentron*: Sitio I que es el más conservado, con 30.4 puntos y Sitio II con 39.2 puntos de disturbio (Martínez-Pérez 2004) que es el más perturbado. En cada uno de los sitios de estudio se cercó, con una cerca electrificada, un área de 5000 m² aislándola de los principales disturbios antropogénicos para comparar el comportamiento afuera de la cerca y en la exclusión. Este cercado se realizó desde el año 2001.

3.3 Trabajo de Campo

Desde que se llevó a cabo el cercado en el 2001 se trazaron dos o tres transectos, dependiendo del número de individuos que incluían, de 50 × 1 m en el caso de *M. hernandezii*, y 50 × 4 m en el caso de *M. dixanthocentron*. Se trató de obtener en un principio un mínimo de 100 individuos dentro de la cerca electrificada y 100 afuera. El número de individuos se ha modificado en cada censo por las plántulas y por plantas que no habían sido encontradas en años anteriores, pues en el caso de *M. hernandezii* las plantas se entierran completamente hasta por tres años, lo que imposibilita su ubicación si no se les ha visto con anterioridad (Tabla 2). El censo de los dos años anteriores fue realizado por C. Martorell y V. Tinoco (datos no publicados):

Tabla 2. *Tamaño promedio de la muestra por especie en cada sitio y tratamiento a lo largo de tres años.*

	<i>Mammillaria dixanthocentron</i>		<i>Mammillaria hernandezii</i>	
	Exclusión	Afuera	Exclusión	Afuera
Sitio I	97	80	195	135
Sitio II	92	106	173	130

Cada uno de los individuos que formaron parte de la muestra fueron marcados individualmente con un código de colores. Cada año se midió el diámetro de las plantas de *M. hernandezii*. En el muestreo de *M. dixanthocentron* se tomaron datos además de la altura. La colecta de datos se realizó entre julio y agosto por tres años (2001–2004), puesto que es época de lluvias y las plantas se encuentran mejor hidratadas y desenterradas. La medición del diámetro y la altura de las plantas se realizó con un Vernier.

3.4 Construcción de matrices de Lefkovitch

Una vez obtenidos los datos del campo se categorizaron los individuos en 5 categorías; por diámetro en el caso de *M. hernandezii* y por diámetro y altura en el caso de *M. dixanthocentron*. La división en categorías se realizó precaviendo no tener un número muy grande de ellas y así evitar que el tamaño de muestra por categoría fuera pequeño. Finalmente, se obtuvieron 5 categorías en ambas especies (Tabla 3). La categorización se llevó a cabo con un criterio

biológico, es decir, que los individuos que se encuentran dentro de una categoría tengan probabilidades muy semejantes de morir, vivir, reproducirse o permanecer.

Tabla 3. *Categorización por tamaño de Mammillaria hernandezii y Mammillaria dixanthocentron*. NR= no reproductivo R= reproductivo

Especie	Categoría	Tamaño	Estadío	Características reproductivas
<i>Mammillaria hernandezii</i>	0	1–2 mm	Plántulas	NR
	1	2–6 mm	Juveniles	NR
	2	6–9 mm	Adultos	R
	3	9–13 mm	Adultos	R
	4	13– mm	Adultos	R
<i>Mammillaria dixanthocentron</i>	0	1–25 mm ²	Plántulas	NR
	1	25–100 mm ²	Juveniles	NR
	2	100–250 mm ²	Adultos	R
	3	250–900 mm ²	Adultos	R
	4	900– mm ²	Adultos	R

Las plántulas de ambas especies se encuentran dentro de la categoría 0, en la categoría uno están los juveniles y, a partir de la categoría 2, algunas ya son adultas y por tanto reproductivas (Tabla 3). La fecundidad se estimó a través del método empírico, que consiste en estimar la fecundidad en términos de reclutamientos y asignarlos a cada categoría proporcionalmente a su esfuerzo reproductivo (número de flores producidas en un año). Este valor es dividido entre el número total de individuos de la categoría correspondiente para

obtener el número de plántulas que produce un individuo de una categoría determinada en un año (Menges 1990).

Las probabilidades de transitar de una categoría a la otra son esenciales para la construcción de las matrices de Lefkovitch. Cada una de las entradas de la matriz que corresponden a alguna transición con significado biológico debe presentar un valor diferente de cero. De no ser así, de acuerdo al modelo matricial, el valor de λ en el futuro tenderá a cero. En los casos en que, a través de los datos de campo, no se logró observar una transición, ésta debió ser calculada. A pesar de que no se haya podido observar, esto no significa que tal probabilidad sea igual a cero, por que las plantas pudieron haber crecido pero no lo suficiente para alcanzar la siguiente categoría.

En seis ocasiones (6.25% de todas las posibles transiciones), no se observó transición entre categorías, por lo que algunas probabilidades de transición tuvieron que ser calculadas. Dado que la tasa de crecimiento de las plántulas es sumamente baja, la probabilidad de transición de la Categoría 0 a la Categoría 1 fue la que tuvo que calcularse más veces. Al incorporar la posibilidad de que una planta transite, ésta necesariamente deja de permanecer dentro de la categoría, por lo que la probabilidad de permanencia debe modificarse simultáneamente. Esto se determinó mediante los siguientes cálculos:

$$a_{ii} = \sigma_i (1 - \gamma_i)$$

$$a_{i(i+1)} = \sigma_i \gamma_i$$

$$a_{44} = \sigma_4$$

En esta fórmula, σ_i representa la probabilidad de supervivencia (calculada como la fracción de plantas de la categoría i que sobrevivieron) y γ_i es la probabilidad de crecer de la

categoría i a la $i + 1$. γ_i se calcula como $1/\tau_i$, donde τ_i es el tiempo que dura una planta dentro de una categoría, y lo calculamos como el cociente del crecimiento promedio de los individuos de la categoría i entre la amplitud de la misma (Caswell 1997).

Un problema similar surge con el valor de la probabilidad de muerte en la categoría 4 de ambas especies en estudio. Como sabemos que las plantas no son inmortales debimos calcular la probabilidad de muerte cuando ésta no pudo ser observada en campo. De no ser así se obtienen valores de λ que biológicamente carecen de significado ya que resultan ser artificialmente superiores a 1.

Cuando las plantas de estas dos especies alcanzan cierto tamaño, reducen considerablemente su probabilidad de muerte y por tanto hay años en los que no se observó ni un individuo muerto en la categoría 4. La estimación se llevó a cabo mediante una regresión binaria entre la probabilidad de muerte y tamaño de la planta. A partir de esta regresión se obtiene la probabilidad de muerte asociada al promedio de los individuos de la categoría 4. Una vez calculados todos los valores necesarios para las matrices, se obtuvieron los valores de λ para las mismas.

3.5 Método retrospectivo

Las matrices de Lefkovitch son la base para el análisis retrospectivo, por tal razón fueron calculadas por cada factor antes de aplicar dicho análisis. El diseño experimental presenta tres años (año 1=2001–2002, año 2=2002–2003, año 3=2003–2004) , dos sitios (sitio I=más conservado, sitio II= más perturbado) y el tratamiento exclusión-afuera (exclusión= dentro de la cerca electrificada, afuera= fuera de la cerca electrificada) lo que resulta en 12 matrices por cada especie (Tabla 4).

Tabla 4. *Diseño Experimental*. Se muestran las dos especies en estudio y los factores que se evaluaron.

		Sitio menos perturbado	Sitio más perturbado
<i>Mammillaria hernandezii</i>	Exclusión	Año 1	Año 1
		Año 2	Año 2
		Año 3	Año 3
	No exclusión	Año 1	Año 1
		Año 2	Año 2
		Año 3	Año 3
<i>Mammillaria dixanthocentron</i>	Exclusión	Año 1	Año 1
		Año 2	Año 2
		Año 3	Año 3
	No exclusión	Año 1	Año 1
		Año 2	Año 2
		Año 3	Año 3

Se calcularon matrices promedio para cada interacción: a) sitio × año b) año × tratamiento c) sitio × tratamiento d) sitio × año × tratamiento. Los cálculos de esta última se llevaron a cabo, pero debido a que no se reconocieron patrones no se discutieron. Todos los cálculos se hicieron para cada una de las especies por separado

A partir de todas las matrices de Lefkovitch se obtuvo la matriz promedio general ($\mathbf{A}^{(g)}$) de cada una de las especies en estudio, que sirve como una matriz de referencia respecto a la

cual se miden las diferencias observadas tanto en la λ como en las tasas vitales de las matrices de interés ($\mathbf{A}^{(k)}$). El efecto que las variaciones observadas en $\mathbf{A}^{(k)}$ tienen sobre $\lambda^{(k)}$, llamadas contribuciones, se representan como c_{ij}^k , cuyo cálculo es

$$c_{ij}^k = (a_{ij}^k - a_{ij}^g) \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \bigg|_{\left(\mathbf{A}^{(k)} + \mathbf{A}^{(g)} \right) / 2}$$

Es decir, las matrices fueron comparadas con la matriz promedio para obtener las variaciones en las tasas vitales. Con esta matriz $\mathbf{A}^{(g)}$ se calcularon matrices promedio $\mathbf{A}^{(i)}$ entre $\mathbf{A}^{(g)}$ y cada una de las matrices de Lefkovitch $\mathbf{A}^{(k)}$, con las cuales se calcularon matrices de sensibilidad. También se obtienen matrices de diferencia \mathbf{D} que contiene la diferencia entre cada matriz promedio $\mathbf{A}^{(k)}$ y la matriz promedio general $\mathbf{A}^{(g)}$. Las entradas de las matrices \mathbf{D} y la matriz de sensibilidad se multiplican para obtener la matriz de contribución. Ésta nos dice cuánto contribuye cada una de las tasas vitales a la diferencia entre la λ de la matriz promedio $\mathbf{A}^{(g)}$ y la matriz de interés $\mathbf{A}^{(k)}$ (Caswell 2001). Si la diferencia entre las matrices o la sensibilidad de $\mathbf{A}^{(i)}$ tienen valores pequeños, es decir, si el factor no tuvo ningún efecto sobre la población o λ es insensible a los cambios en a_{ij} , entonces el valor de la contribución también va a ser pequeño y viceversa.

Las contribuciones se expresan con relación a $\lambda^{(g)}$ de modo que:

$$\lambda^{(k)} - \lambda^{(g)} = \sum_{i,j} c_{ij}^k$$

Dado que las contribuciones son aditivas, podemos sumar algunas celdas para mostrar los resultados de una manera más sencilla. Primero, se sumaron las contribuciones de los procesos demográficos (fecundidad, permanencia, crecimiento y retrogresión; Silvertown *et al.* 1993) posteriormente las contribuciones de las categorías de tamaño.

4. *Mammillaria dixanthocentron*

4.1. Resultados

Las matrices de transición para esta especie, así como los valores de λ correspondientes, se muestran en el apéndice I (a partir de la hoja 57).

4.1.1 Análisis prospectivo de la matriz promedio

Los mayores valores de sensibilidad se encuentran en la retrogresión y permanencia de la categoría 4 y el crecimiento de la categoría 3 (Tabla 5.)

Tabla 5. Matriz de sensibilidad de *Mammillaria dixanthocentron*. En gris se muestran los valores más grandes de sensibilidad. No se muestran los valores de sensibilidad de las celdas en donde no se observaron transiciones.

	0	1	2	3	4
0	0.0540	0.0448	0.0390	0.0426	0.1034
1	0.0986	0.0818	0.0712		
2	0.1599	0.1326	0.1154	0.1259	
3		0.2084	0.1814	0.1979	0.4807
4			0.2078	0.2267	0.5506

4.1.2 Matrices de contribución

Efectos del sitio y la exclusión

A pesar de que hay un decremento en las poblaciones, es decir todas las λ s obtenidas a partir de las matrices donde se promediaron los años son menores a 1, existe una clara tendencia a

encontrar mayores tasas de crecimiento poblacional y contribuciones positivas en lugares conservados. Se obtuvo la mayor tasa de crecimiento poblacional en el sitio I, que es el más conservado, así como dentro de la exclusión (Fig. 6 a y c). Dentro de esta última (Fig. 6 c y k) prácticamente todos los procesos demográficos contribuyen de manera positiva a λ . Los procesos que más contribuyeron como resultado del sitio y la exclusión fueron la permanencia, seguida del crecimiento y la fecundidad, mientras que la categoría que mayor impacto tuvo en λ fue la 4. Las gráficas de contribuciones por categoría presentan una gran semejanza entre la exclusión y el sitio I, así como entre la zona expuesta y el sitio II.

A partir de las gráficas de interacción se logra destacar que en ambos sitios, la λ fue mayor en la exclusión (Fig. 6 e–h). Sin embargo, un resultado que llama la atención fue que el valor más grande de λ se encontró cuando la población estaba en la exclusión en el sitio menos conservado (Fig. 6 g y o). Por otro lado el efecto de la exposición al disturbio se ve atenuado (λ es mayor) si la población se encuentra en un lugar mejor conservado, así como el efecto del sitio perturbado se ve mitigado si las plantas se encuentran protegidas por la cerca (Fig. 6 e–h y m–p). En las interacciones, el proceso demográfico que más contribuyó en la variación entre λ s fue la permanencia, aunque en realidad hubo poca contribución por parte de todos los procesos demográficos y de las categorías. La matriz de la interacción sitio I \times exclusión (Fig. 6 e) presenta un gran parecido en sus contribuciones de procesos demográficos con la matriz sitio II \times afuera (Fig. 6 h), de igual forma el sitio I \times afuera y el sitio II \times exclusión (Fig. 6 f y g).

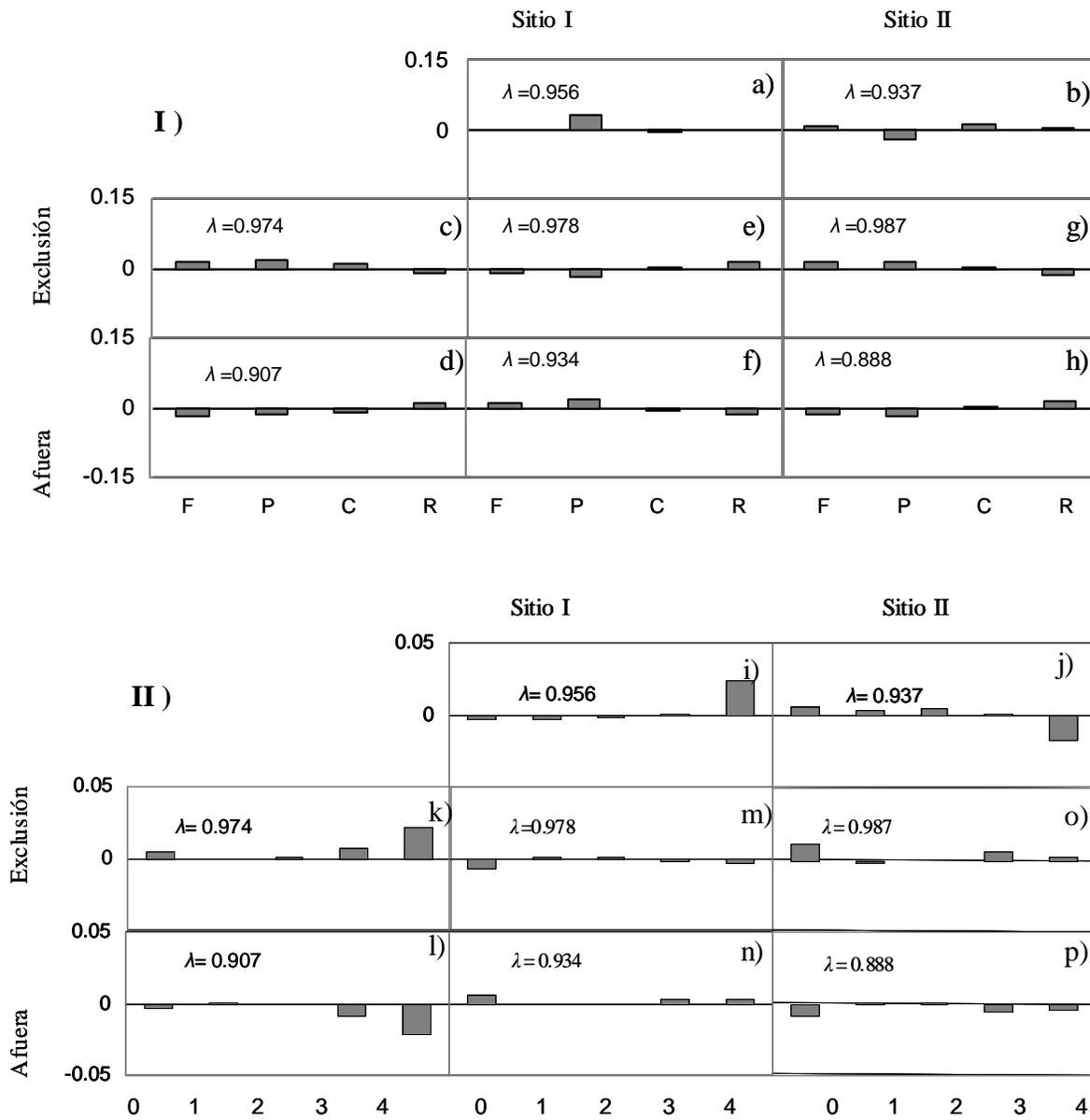


Fig.6. Contribuciones de *Mammillaria dixanthocentron* de sitio y tratamiento exclusión-afuera respectivamente. En el primer renglón (a, b, i y j) y la primera columna (c, f, k y n) se muestran los efectos principales, mientras que en las demás gráficas se muestran las interacciones (d y l, interacción sitio I \times exclusión; e y m, interacción sitio II \times exclusión; g y o, sitio I \times afuera; h y p, sitio II \times afuera) En la gráfica I se muestran las contribuciones con base en los procesos demográficos F= fecundidad P= permanencia C= crecimiento R= retrogresión; En la gráfica II se muestran las contribuciones con base a las categorías 0, 1, 2, 3, 4 = categorías de tamaños. Sitio I. Sitio con menor perturbación. Sitio II. Sitio con mayor perturbación. Exclusión. Dentro de la cerca. Afuera. Fuera de la cerca. respectivas categorías.

Contribuciones de los años y su interacción con la exclusión y los sitios

Es evidente, por los valores de contribución, que la temporalidad (el efecto del año) es el factor que más influyó en el valor de la tasa de crecimiento poblacional. Bajo el efecto del año 1 (2001–2002), dentro y fuera de la exclusión la población logró alcanzar valores de $\lambda > 1$ (Fig. 7 f, i, q y t). Sin embargo, se sigue observando la propensión a que los mayores valores de la tasa finita de crecimiento poblacional se presenten en los lugares menos perturbados: $\lambda=1.042$ en la exclusión (Fig. 7 f y q) y $\lambda= 1.01$ afuera (Fig. 7 i y t).

A partir del primer año de estudio (2001–2002) las tasas finitas fueron decreciendo hasta tener la menor tasa finita de crecimiento poblacional en el año 3 (Fig.7 k y t). Mientras que en el efecto principal del año 1 —que tuvo la canícula más ligera— la permanencia y el crecimiento tuvieron considerables contribuciones positivas, en el efecto principal del año 3 — que fue en el que la canícula se presentó de manera más severa (Fig. 5)—, prácticamente todos los procesos demográficos contribuyeron de manera negativa con excepción de la fecundidad. Este mismo patrón de contribuciones se observó en las categorías, siendo nuevamente la categoría 4 la que más contribuyó a la diferencia entre años (Fig. 7 n–p). Las interacciones año \times exclusión muestran que la reducción en λ con el tiempo fue más pronunciada en la población de afuera (Fig. 7 t–v). En la zona de la exclusión las plantas de todas las categorías crecieron en el año 1 (Fig. 7 q) y dejaron de hacerlo para sólo permanecer en el año 2 (Fig. r) y en el tercer año (Fig. s) incluso esta permanencia se ve disminuida. Por el contrario, en el área de afuera lo único que lograron las plantas fue permanecer los dos primeros años (Fig. 7 t y u); pero más tarde esta contribución se vio severamente desminuida (Fig. 7 v).

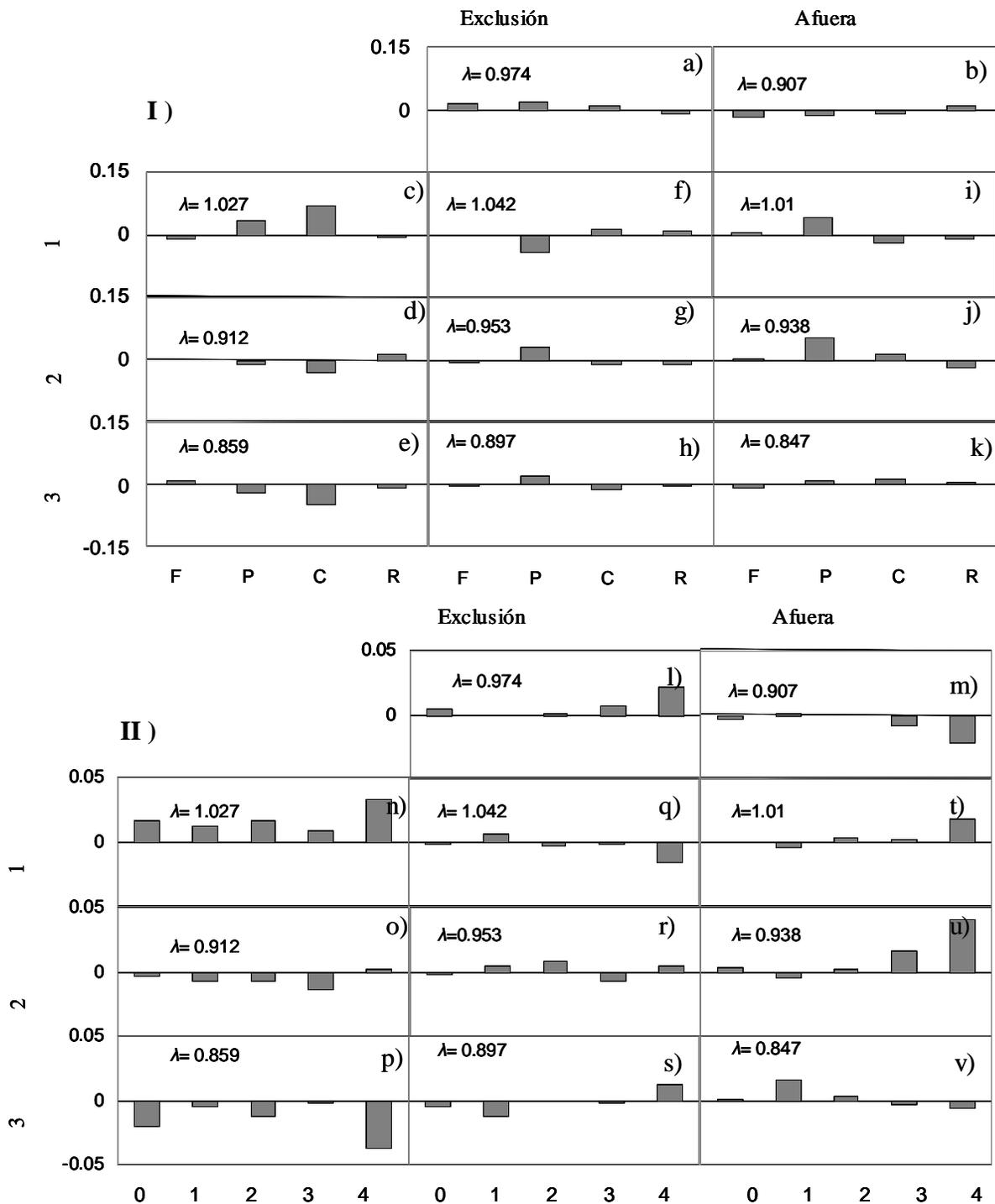


Fig. 7 Contribuciones de *Mammillaria dixanthocentron* de año y tratamiento exclusión-afuera. En el primer renglón (a,b,l y m) y la primera columna (c, f, i, n, q y t) se muestran los efectos principales, mientras que en las demás gráficas se muestran las interacciones (d y o, exclusión \times año1; g, r, exclusión \times año 2; j y v, exclusión \times año 3; e y p, afuera \times año 1; h y s, afuera \times año 2, k y v, afuera \times año 3. En la gráfica I se muestran las contribuciones con base en los procesos demográficos: F= fecundidad P= permanencia C= crecimiento R= retrogresión; En la gráfica II se muestran las contribuciones con base a las categorías 0, 1, 2, 3, 4 = categorías de tamaños. Exclusión. Dentro de la cerca. Afuera. Fuera de la cerca. Año1=2001-2002, Año2= 2002-2003 y Año 3= 2003-2004

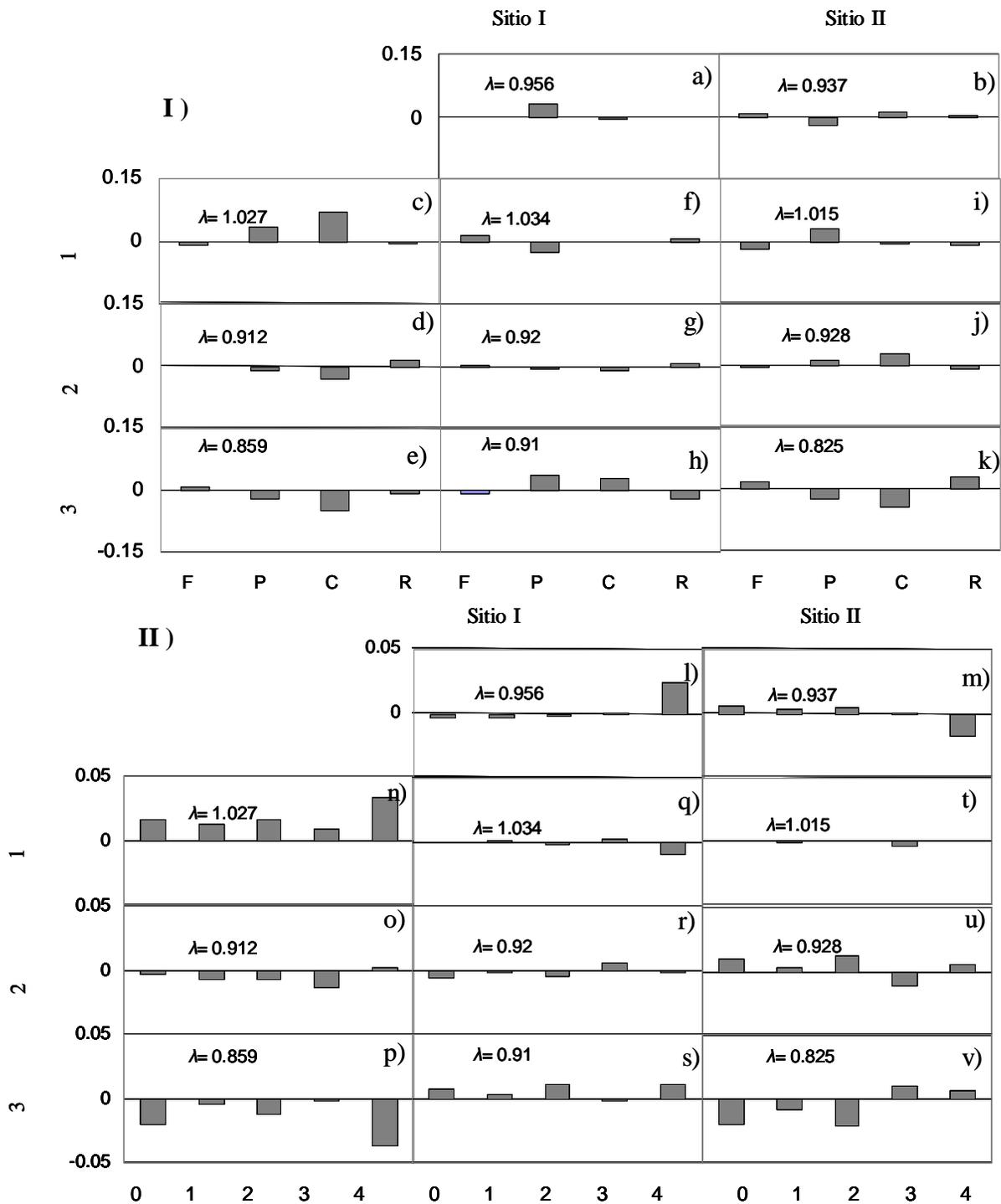


Fig. 8 Contribuciones de *Mammillaria dixanthocentron* de año y sitio respectivamente. En el primer renglón (a,b,l y m) y la primera columna (c, f, i, n, q y t) se muestran los efectos principales, mientras que en las demás gráficas se muestran las interacciones (d y o, sitio I \times año1; g, r, sitio I \times año 2; j y v, sitio I \times año 3; e y p, sitio II \times año 1; h y s, sitio II \times año 2, k y v, sitio II \times año 3). En la gráfica I se muestran las contribuciones con base en los procesos demográficos: F= fecundidad P= permanencia C= crecimiento R= retrogresión; En la gráfica II se muestran las contribuciones con base a las categorías 0, 1, 2, 3, 4 = categorías de tamaños. Sitio I. Sitio con menor perturbación. Sitio II. Sitio con mayor perturbación. Año1=2001-2002, Año2= 2002-2003 y Año 3= 2003-2004

En las interacciones entre años y sitio, se puede observar que el decremento del valor de la tasa finita de crecimiento es menor en el sitio más conservado (sitio I) y que los procesos demográficos con más influencia sobre esta variación fueron el crecimiento y la permanencia. Como sucedió en las exclusiones, en el sitio más conservado se atenúa el efecto que la variabilidad temporal puede tener sobre el comportamiento de la (Fig. 8 f–h y q–v).

4. 2 Discusión

4.2.1 Efectos del sitio y el tratamiento

Los valores de λ muestran una clara tendencia a ser mayores en condiciones de menor disturbio. Por tanto, la especie se ve beneficiada cuando el sitio en el que se encuentra está mejor conservado. Tanto la exclusión como el factor sitio tienen un efecto semejante sobre la dinámica poblacional como se aprecia en las contribuciones (Fig. 6), lo que muestra que al aislar a una parte de la población, ésta tiende a comportarse como lo haría en una zona menos perturbada. En ambos casos la categoría 4 es la que hace las mayores contribuciones, aunque observamos poca variación en sus valores. Dada la escasa variación, se puede inferir que los factores sitio y exclusión no tuvieron tanto efecto sobre la categoría 4 —la cual, por lo tanto, no es especialmente vulnerable al disturbio antropogénico—, aunque ésta hizo fuertes contribuciones a λ debido a sus elevados valores de sensibilidad. La categoría se puede considerar como “categoría clave” para la conservación por que al tener una gran influencia sobre λ cualquier cambio positivo en esta entrada de la matriz aumenta de manera considerable el valor de la tasa de crecimiento poblacional.

A pesar de la vulnerabilidad que presenta la especie ante el disturbio, le favoreció más estar en un sitio menos conservado aunque protegida por una cerca puesto que su mayor tasa

de crecimiento poblacional se observó dentro de la exclusión del sitio II (Fig. 6 e). Esta respuesta puede deberse a que el sitio II está más perturbado y erosionado, por tanto es pobre en recursos. Se ha encontrado que en condiciones con mayor disponibilidad de recursos la competencia interespecífica entre cactáceas y otras especies aumenta (Briones *et al.* 1996, 1998). Como lo muestran los efectos principales, el efecto del disturbio sobre la especie es perjudicial, aunque indirectamente puede favorecer ligeramente a la especie al aminorar la competencia. Es necesario generar datos que permitan probar esto más claramente.

El parecido que existe entre las matrices de contribución correspondientes a niveles intermedios de disturbio (afuera del sitio I, Fig. 6 f y n, y exclusión del sitio II, Fig. 6 g y o), muestran un comportamiento semejante. Al ser el establecimiento y los individuos pequeños los que hacen las mayores contribuciones en estos sitios, parece que el disturbio moderado les es favorable.

4.2.2 Efectos de la heterogeneidad temporal

El comportamiento de la población a través del tiempo muestra una fuerte correspondencia con la intensidad de la canícula. En el año 1 (2001–2002) se presentó la mayor tasa de crecimiento poblacional (de los efectos principales la única $\lambda > 1$) a pesar de haber sido el año más seco de los tres, quizá porque la canícula fue ligera. La población en este año logró crecer en ambos sitios, así como adentro y afuera de las cercas. El efecto de los años fue el más importante de los tres factores (sitio, año y tratamiento), ya que fue el que determinó si la población creció o no. En el año 3 (2003-2004) la λ decayó fuertemente, quizá porque fue el de la canícula más severa a pesar de ser el más lluvioso. (Fig. 5 y 7). La tolerancia a condiciones rigurosas que les confieren a las cactáceas sus atributos tales como la succulencia y

su metabolismo fotosintético (Landrum-Taxon 2002 y Stryer 2002), pueden ser responsables de su aparente resistencia a la disminución en la precipitación anual. Sin embargo, la falta de lluvia en la época del año más húmeda puede ser especialmente perjudicial ya que es el periodo en el cual las cactáceas suelen crecer (Dubrovsky 1998 y Drezner 2005). De hecho, las contribuciones del crecimiento en el año 3 fueron fuertemente negativas. Debido a que el reclutamiento en la mayoría de las cactáceas está asociado con períodos benignos de lluvia (Godínez-Álvarez *et al.* 2003, Godínez-Álvarez y Baunet-Valiente 2004), las plántulas de esta familia parecieran no son resistentes a la canícula, por lo que las categorías de individuos pequeños se ven afectadas provocando una reducción en el valor de λ .

El crecimiento y la permanencia de las plantas de la categoría 4 fueron procesos que contribuyeron fuertemente a las diferencias entre λ s de los distintos años. Esta contribución, como ya se mencionó, se explica por los grandes valores de sensibilidad que presenta dicha categoría. Por otro lado, la muerte de varios individuos de esta categoría en el año 3 (comidos por conejos) ocasionó que fuera la de contribución más negativa.

Dentro de la exclusión las plantas de todas las categorías crecieron en el año 1 y dejaron de hacerlo para sólo permanecer en el 2, y en el tercer año, incluso esta permanencia se vio disminuida. De modo semejante, en el área de afuera lo único que lograron las plantas fue permanecer los dos primeros años, pero más tarde esta contribución se vio severamente desminuida. Las tasas de crecimiento poblacional descienden de manera más drástica en condiciones de mayor disturbio. Por otro lado, el efecto de la canícula se ve atenuado por la exclusión. Lo anterior sugiere un efecto sinérgico entre la exposición al disturbio y la sequía, lo que ocasiona la muerte de un mayor número de individuos.

5. *Mammillaria hernandezii*

5.1 Resultados

5.1.1 Análisis prospectivo de la matriz promedio

La matriz de sensibilidad (Tabla 6) de la matriz promedio nos señala que las tasas vitales con mayor sensibilidad se encuentran en el crecimiento de las categorías 2 y 3. La categoría que obtuvo el mayor valor de sensibilidad fue la categoría 2.

Tabla 6. Matriz de sensibilidad de *Mammillaria hernandezii*. En gris se muestran los valores más grandes de sensibilidad. No se muestran los valores de sensibilidad de las celdas en donde no se observaron transiciones.

	0	1	2	3	4
0	0.0254	0.0352	0.0733	0.0644	0.0225
1	0.088	0.1226	0.2553	0.2243	
2	0.1269	0.1758	0.3661	0.3216	0.1124
3		0.1923	0.4004	0.3517	0.1229
4				0.3834	0.1340

5.1.2 Matrices de contribución

Contribuciones de los sitios y la exclusión

En el caso de *Mammillaria hernandezii*, ninguna λ promedio alcanzó una tasa de crecimiento poblacional mayor a 1 independientemente del sitio o la presencia de la cerca. Esto significa que, independientemente de que la población esté protegida o no, está decreciendo. La tasa de crecimiento afuera de las cercas resultó ser mayor que las zonas protegidas (Fig. 9 c, d, k y l). Los procesos demográficos que más contribuyeron a esta diferencia fueron el crecimiento seguido por la permanencia de los individuos de la categoría 1 (Fig. 9 k y l). Asimismo, el sitio que resultó tener una mayor tasa de crecimiento poblacional fue el perturbado (Fig. 9 b y j), en

el que también hubo contribuciones positivas por parte de la permanencia y el crecimiento. Casi todas las categorías contribuyeron, y no hubo ninguna que destacara claramente como en la exclusión. El sitio I (conservado) y la exclusión se asemejan por ser la retrogresión el único proceso demográfico que contribuyó de manera positiva (Fig. 9 a y c). Tanto en el sitio II como en las zonas expuestas son prácticamente los mismos procesos demográficos los que están aumentando el valor en λ . No obstante, la categoría que más contribuyó en el tratamiento fue la 1 (Fig. k y l), mientras que en el caso del sitio fue la 3 (i y j).

Las gráficas de interacción sitio \times tratamiento muestran que existen claras semejanzas entre las contribuciones por proceso demográfico en las zonas con niveles intermedios de disturbio (fuera de la cerca en el sitio I y dentro de ésta en el sitio II; Fig. 9 f y g) que fueron también las zonas con mayores valores de λ . En esta interacción los procesos que más contribuyen son la permanencia y el crecimiento (Fig. 9 d–h), y las categoría pequeñas, existiendo una reducción de la contribución conforme aumenta la talla (Fig. 9 m–p).

Contribuciones de los años y de sus interacciones.

Se pudo observar que el mayor valor de λ se presentó en el año 1 (2001–2002), que como ya se mencionó (Fig. 5), fue el más seco de los tres, pero también el de menor canícula (Fig. 10 c y n). La tasa de crecimiento obtuvo su valor más bajo en el año 2 (2002–2003), que fue el año que tuvo una precipitación anual típica (Fig. 10 y 11 d y o) pero con una canícula relativamente severa; finalmente la tasa de crecimiento poblacional vuelve a recuperarse en el año 3 (Fig. 10 y 11 e y p), que tuvo una precipitación anual arriba del promedio pero también una fuerte canícula. Todos los procesos demográficos, con excepción de la fecundidad, hicieron importantes contribuciones a la variación entre años. El primer año fue el único en mostrar una contribución positiva por parte del crecimiento (Fig. 10 y 11 c). En los años

posteriores lo que contribuyó de manera positiva fueron la permanencia y la retrogresión (Fig. 10 y 11 d y e). En lo referente a las categorías, se puede observar que en el año 1 prácticamente todas contribuyeron de manera positiva, mientras que lo contrario sucedió en los años 2 y 3 (Fig. 10 y 11n-q). Las categorías 0 y 4 fueron las que más contribuyeron a la variación en los valores de λ (Fig. 10 y 11 n-q).

La población logró crecer bajo el efecto del año 3 en el sitio I, y en el año 1 en el sitio II. Es decir, cuando la canícula es severa a la población le convino estar en el sitio más conservado; pero si prácticamente no hay canícula puede crecer en el sitio más perturbado.

En el sitio II la reducción en λ en el año más seco fue mayor que en el sitio I (Fig. 10 f-k y q-v). Asimismo, en los años en los que este parámetro fue mayor, fue mucho mayor en la exclusión que afuera (Fig. 11 f-k y q-v), pero en el año que tuvo una menor λ , ésta fue aún más baja en la exclusión (Fig. 11 g y j). En las contribuciones por categorías de las interacciones de año \times sitio y año \times tratamiento también se puede observar la tendencia a que las plantas más grandes hagan una menor contribución a λ (Fig. 10 y 11 q-v). En ambos casos, son la permanencia y el crecimiento los procesos que hicieron la mayor contribución (Fig. 10 y 11 a-k).

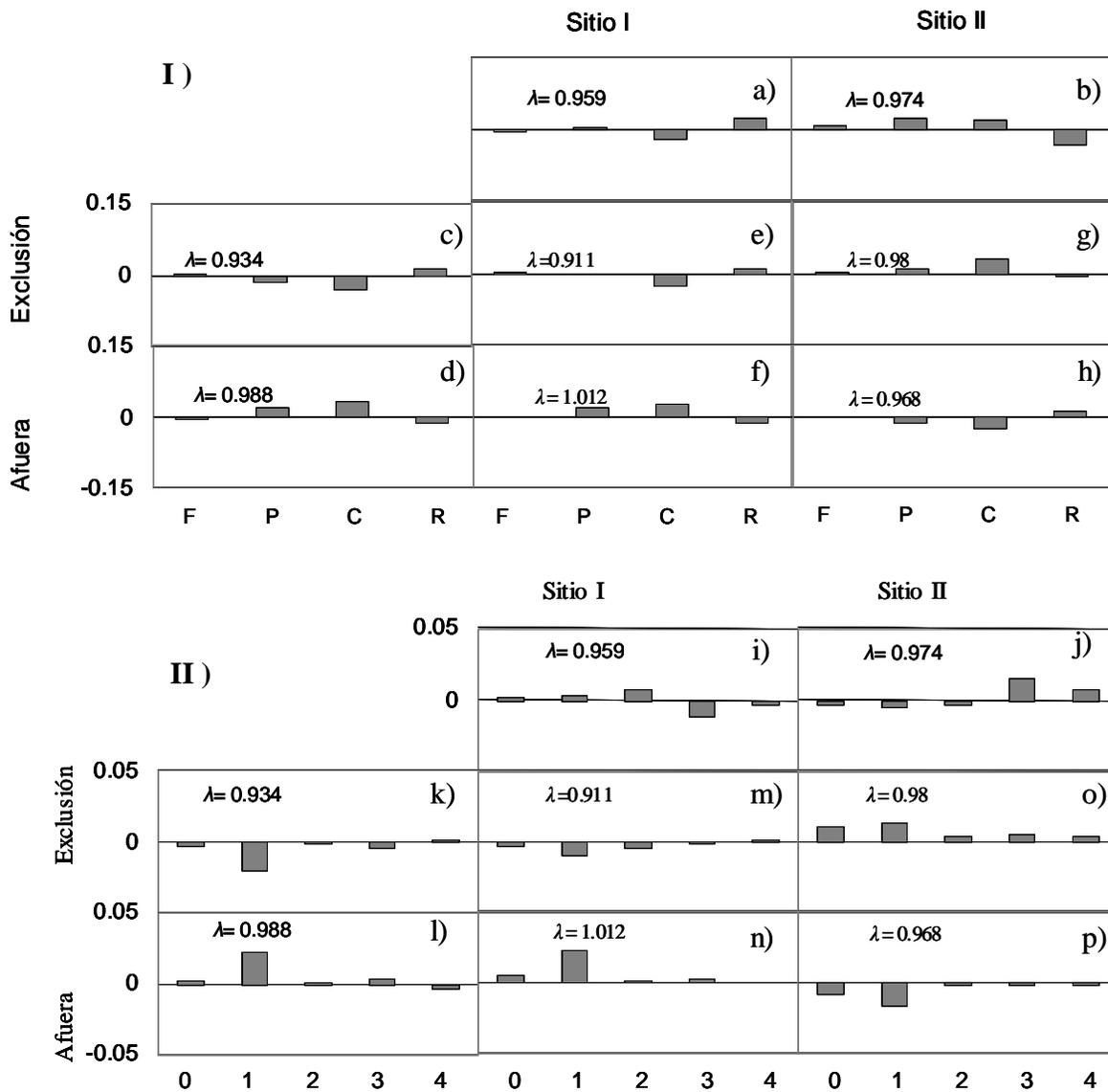


Fig. 9. Contribuciones de *Mammillaria hernandezii* de sitio y tratamiento exclusión-afuera respectivamente. En el primer renglón (a, b, i y j) y la primera columna (c, f, k y n) se muestran los efectos principales, mientras que en las demás gráficas se muestran las interacciones (d y l, interacción sitio I \times exclusión; e y m, interacción sitio II \times exclusión; g y o, sitio I \times afuera; h y p, sitio II \times afuera) En la gráfica I se muestran las contribuciones con base en los procesos demográficos F= fecundidad P= permanencia C= crecimiento R= retrogresión; En la gráfica II se muestran las contribuciones con base a las categorías 0, 1, 2, 3, 4 = categorías de tamaños. Sitio I. Sitio con menor perturbación. Sitio II. Sitio con mayor perturbación.

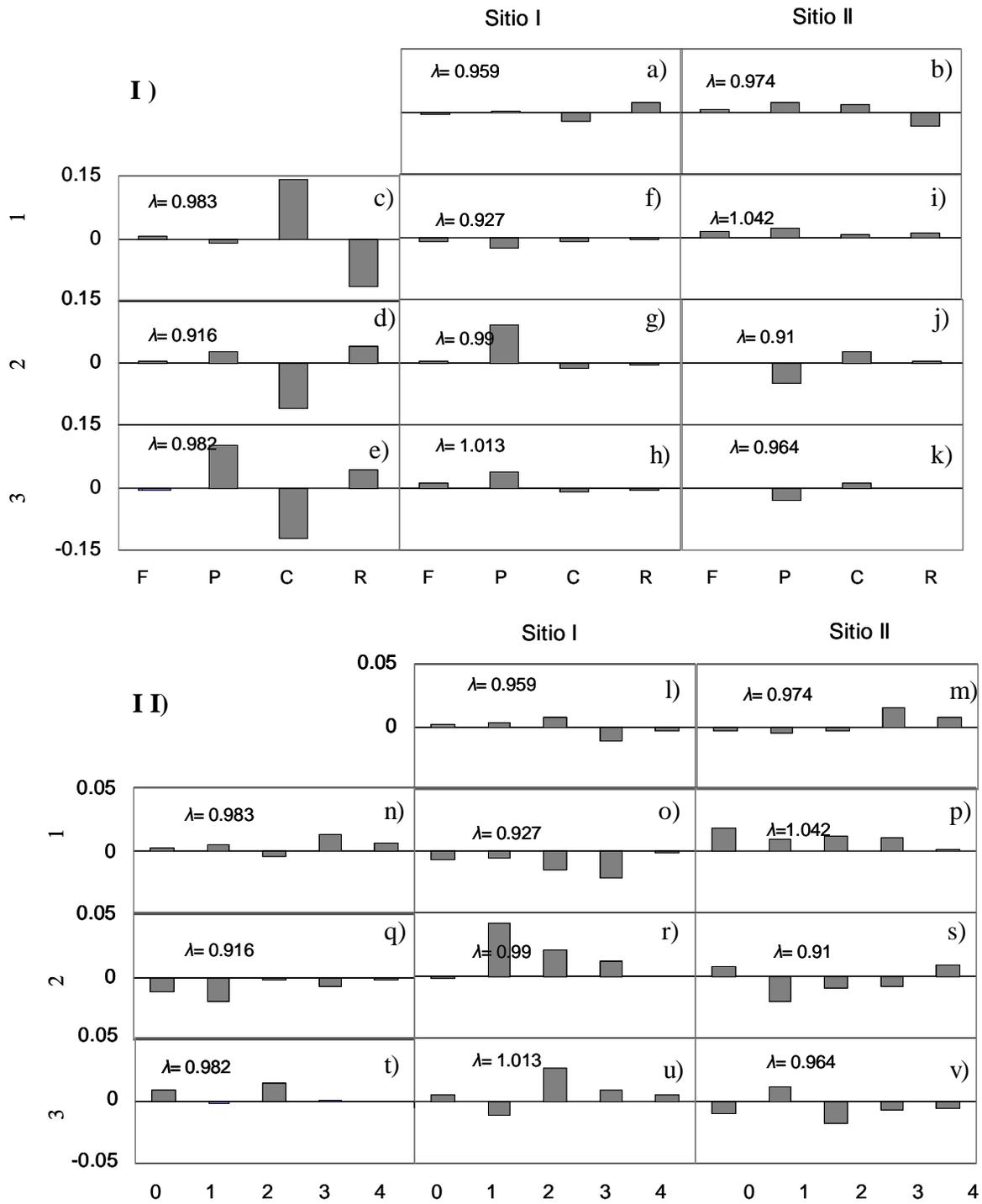


Fig. 10 Contribuciones de *Mammillaria hernandezii* de año y tratamiento exclusión-afuera. En el primer renglón (a,b,l y m) y la primera columna (c, f, i, n, q y t) se muestran los efectos principales, mientras que en las demás gráficas se muestran las interacciones (d o, exclusión \times año1; g, r, exclusión \times año 2; j y v, exclusión \times año 3; e y p, afuera \times año 1; h y s, afuera \times año 2; k y v, afuera \times año 3. En la gráfica I se muestran las contribuciones con base en los procesos demográficos: F= fecundidad P= permanencia C= crecimiento R= retrogresión; En la gráfica II se muestran las contribuciones con base a las categorías 0, 1, 2, 3, 4 = categorías de tamaños. Exclusión. Dentro de la cerca. Afuera. Fuera de la cerca. Año1=2001-2002, Año2= 2002-2003 y Año 3= 2003-2004

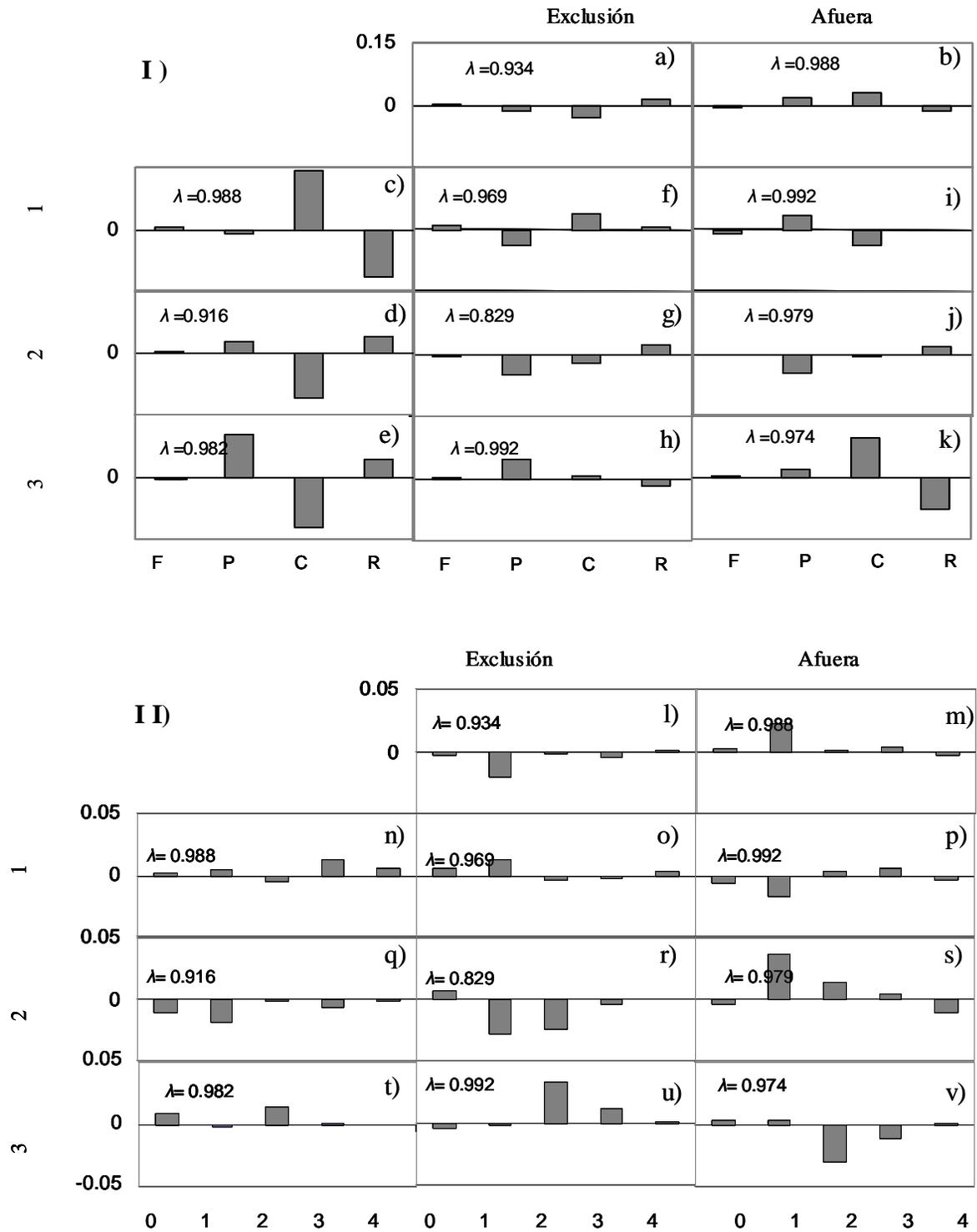


Fig. 11 Contribuciones de *Mammillaria hernandezii* de año y sitio respectivamente. En el primer renglón (a,b,l y m) y la primera columna (c, f, i, n, q y t) se muestran los efectos principales, mientras que en las demás gráficas se muestran las interacciones (d y o, sitio I \times año1; g, r, sitio I \times año 2; j y v, sitio I \times año 3; e y p, sitio II \times año 1; h y s, sitio II \times año 2, k y v, sitio II \times año 3). En la gráfica I se muestran las contribuciones con base en los procesos demográficos: F= fecundidad P= permanencia C= crecimiento R= retrogresión; En la gráfica II se muestran las contribuciones con base a las categorías 0, 1, 2, 3, 4 = categorías de tamaños. Sitio I. Sitio con menor perturbación. Sitio II. Sitio con mayor perturbación. Año1=2001-2002, Año2= 2002-2003 y Año 3= 2003-2004

5.2. Discusión

5.2.1 Efecto del sitio y del tratamiento

El disturbio parece favorecer a *Mammillaria hernandezii*, aunque parece que sólo cuando su intensidad es intermedia (zona excluida del sitio II y afuera en el sitio I; Fig. 9 g y h, Fig. 10 h y i), la especie puede presentar tasas de crecimiento poblacional incluso mayores a 1. El género *Mammillaria* presenta adaptaciones fisiológicas que le confieren la facilidad de prosperar en condiciones rigurosas de aridez y temperatura (Landrum-Taxon 2002 y Stryer 2002). Estas condiciones se vuelven más severas en zonas perturbadas (Albadejo *et al.* 1998), por lo que en ocasiones una planta xerófila puede resistir mejor el disturbio. *M. hernandezii* tiene la capacidad de enterrarse durante la época seca del año, lo que seguramente le confiere mayor tolerancia a la sequía, pero además le brinda tolerancia al disturbio puesto que el pisoteo del ganado no le afecta (obs. pers.). Pero, si el cierto nivel de disturbio es rebasado, la planta no se desempeña apropiadamente, como lo sugiere la λ reducida que observamos afuera de la cerca en el sitio más perturbado. En esta zona la erosión causada por el disturbio antropogénico es fuerte, lo que sin duda reduce la disponibilidad de agua y nutrientes. Sin embargo, en condiciones muy conservadas la competencia en un pastizal pudiera tomar un papel sumamente perjudicial para la población de mamillarias (Scott 1997). Hemos observado que dentro de la cerca en el sitio I algunos de los individuos marcados se encuentran fuertemente compactados entre macollos de pasto en crecimiento. Tal es el caso de otras especies de cactáceas del género *Opuntia* que en zonas áridas y semiáridas se ven afectadas por la competencia interespecífica con gramíneas y arbustos (Briones *et al.* 1996 y 1998). Sin embargo, en ciertos casos las cactáceas pueden ser mejores competidoras que los pastos (Flores-Martínez *et al.* 1994) e incluso estos últimos pueden llegar a favorecer su

establecimiento (Mandujano *et al.* 2001). Las observaciones en campo indican que el caso de *Mammillaria hernandezii* se asemeja más al estudio de Briones *et al.*

El análisis retrospectivo nos señala que la dinámica poblacional responde de igual forma al disturbio, ya sea que este sea producto del efecto del sitio o del tratamiento. Sin embargo, la contribución de la categoría 1 en la exclusión fue la más importante (Fig. 9 k y l), mientras que la más importante en el sitio fue la 3 (Fig. 9 i y j). De tal forma que, las categorías más chicas son las que se ven más perjudicadas por el cambio de las condiciones causado en el corto plazo por la cerca, mientras que las categorías más grandes parecen mostrar el efecto que ha tenido sobre ellas el disturbio crónico en el largo plazo.

5.2.2 Efecto de la heterogeneidad temporal

Debido a la gran variación que hay en las tasas vitales de las plantas de las categorías 1, 2 y 3 (Apéndice II) a lo largo del periodo de estudio, y a las contribuciones fuertes que hacen estas categorías a λ a lo largo del tiempo, podemos inferir que a las plantas más pequeñas son más vulnerables a la variabilidad climática. Esto pudiera deberse a que tienen poca capacidad de almacenar agua y tolerar las sequías eventuales. Por otro lado, las plantas de la categoría 4 al variar poco y por tanto hacer una mínima contribución al valor de λ , se parecen menos vulnerables al efecto de los años. Las plantas más grandes tienen la capacidad de mantener un alto potencial hídrico durante largos periodos de secas (Briones *et al.* 1998), y la heterogeneidad temporal no les afecta tan fuertemente. Además, las plantas de las categorías 2 en adelante ya se encuentran completamente inmersas en el suelo, lo que les brinda protección durante las sequías.

A pesar de que el tiempo es el factor con mayor efecto sobre la población, el sitio I amortiguan (le quitan intensidad) el efecto negativo del año 2, que fue el más riguroso para la especie. Este resultado nos sugiere que la variación temporal y el disturbio inicial del sitio tienen un efecto sinérgico sobre la población (Fig. 12.), al que son especialmente susceptibles las plantas pequeñas. No es claro, sin embargo, por qué el aislamiento del disturbio mediante una cerca no tiene un efecto semejante.

La población alcanzó una $\lambda > 1$ en el año 3 cuando estaba en el sitio I y en el año 1 cuando estaba en el sitio II. Esto parece relacionarse con el estrés experimentado por las plantas. El año con canícula más severa representa condiciones más rigurosas de agua, situación que de por sí presenta el pastizal cuando está más perturbado. En esta situación, a la especie le favoreció estar en un sitio más conservado. Sin embargo, en un año sin canícula (año 1) pudo crecer en un sitio más perturbado. En este año la densidad de hierbas fue la más grande registrada durante el periodo de estudio (Martorell, datos no publicados), por lo que podemos sugerir que el pastoreo fuera de la cerca permite que la población de *M. hernandezii* crezca al reducir la competencia.

El crecimiento y la permanencia hicieron las mayores contribuciones, no sólo porque presentan las sensibilidades más grandes, sino que además cambian en respuesta a la variación temporal, tratamiento y sitio. Esto es, no sólo parecen ser procesos demográficos manipulables sino que tienen un fuerte efecto en λ . Lo anterior los convierte en procesos clave para la conservación (Ehrlén y Van Groenendael 1998).

6. Discusión general

A pesar de que ambas especies pertenecen al mismo género, el comportamiento demográfico que presentan ante el efecto de la exclusión, del sitio y del año llega a ser muy diferente. La tendencia general en *M. dixanthocentron* fue presentar mayores tasas de crecimiento poblacional en los menores niveles de disturbio. En contraste, *M. hernandezii* pareciera preferir crecer en condiciones de disturbio considerable. Como la población de *M. hernandezii* logra crecer fuera de la exclusión en el sitio más conservado, para conservar a la especie *in situ* es conveniente hacer el esfuerzo de aislar a una parte de la población únicamente cuando ésta crece en una zona muy perturbada. Por el contrario, la otra especie siempre se verá favorecida por la aminoración del disturbio.

Aunque ambas especies se encuentran bajo condiciones limitantes de agua y sujetas a presiones constantes por actividades humanas, existen claras diferencias en la vegetación que las rodea. Las consecuencias de la perturbación en un pastizal no son las mismas que en un bosque. En este último, los árboles amortiguan el efecto de los cambios de temperatura y del viento, facilitan la retención de humedad y nutrientes en el suelo además de ser generadores de mayores cantidades de materia orgánica (Cannell *et al.* 1996). Sin embargo, los árboles son lo primero que desaparece en la zona cuando hay disturbio (Martínez-Pérez 2004). Por tanto, el cambio que representa éste en un bosque de encino puede ser proporcionalmente más severo que en un pastizal. Esto puede explicar por qué *Mammillaria dixanthocentron* es mucho menos tolerante a los cambios producidos por las actividades humanas que *M. hernandezii*.

Cabe mencionar que en ambos casos, las plantas de menor tamaño se ven favorecidas por condiciones de disturbio intermedias, a lo que no encontramos una explicación clara.

Tanto para *M. dixanthocentron* como para *M. hernandezii* el efecto que mayor influencia tuvo sobre la población fue la variación temporal. Sin embargo, en el caso de *M. dixanthocentron* hay un decremento constante de la λ conforme la canícula aumentaba y en *M. hernandezii* no hay un patrón claro que coincida con las condiciones climáticas. Durante los tres años de estudio, los sitios más conservados amortiguaron el efecto que tuvo la sequía sobre λ en ambas especies. En *M. dixanthocentron* además se observó el mismo fenómeno como resultado de la exclusión. Esto significa que, aún cuando el disturbio tenga un efecto pequeño comparado con el causado por la variación temporal, su impacto se ve magnificado en los años en que la sequía es intensa. La protección que se le pueda proporcionar a estas especies ante el disturbio puede ser crítica ante un escenario en el cual las sequías se intensifiquen como ha sucedido en los últimos años.

En general, los procesos demográficos que más contribuyeron a la diferencia entre λ s fueron el crecimiento y la permanencia, pero se dieron en categorías diferentes. La categoría 4 de *M. dixanthocentron* fue la que más destacó en cuanto a contribuciones y mediante un análisis prospectivo se pudo determinar que esta categoría presenta los mayores valores de sensibilidad, por lo que modificaciones en esa categoría provocan cambios en la tasa de crecimiento poblacional. En *M. hernandezii* las categorías que hicieron las mayores contribuciones fueron las chicas y medianas. Las plantas grandes parecen resistentes ante el disturbio debido a que la mayor parte de la planta está enterrada. Esto resulta en que tienen poco impacto sobre λ . Por todo esto, los planes de manejo de ambas especies deben enfocarse en diferentes procesos y categorías demográficos. Las contribuciones pueden brindar una guía en este sentido, tal como lo señalan Ehrlén y Van Groenendael (1998)

Los resultados obtenidos en este estudio coinciden con la relación entre el disturbio y la densidad reportadas para estas especies (Martorell y Peters en preparación) que muestra que

las mayores densidades poblacionales de ambas especies se encuentran en niveles intermedios de disturbio, siendo *M. hernandezii* a la que más le favorecen estas condiciones. Sin embargo, la única evidencia que encontramos de que *M. dixanthocentron* pudiera verse favorecida por las actividades humanas es que, al igual que en *M. hernandezii* las plantas pequeñas parecen ser más exitosas en condiciones intermedias de disturbio.

Valverde *et al.* (2004) encontraron que las mayores λ_s de *M. magnimamma* se encuentran en un sitio conservado. A partir de ahí, y dadas algunas características que presentan las cactáceas (bajas tasas de crecimiento poblacional, individual y escaso reclutamiento de nuevos individuos), las autoras sugieren que son vulnerables al disturbio. Una de nuestras especies se comporta de manera similar, pero *M. hernandezii* rompe con el patrón. No se puede llegar a generalizar por género, por que el comportamiento ante diferentes disturbios puede variar de manera amplia. Estas diferencias pueden deberse a que son plantas que a pesar de que están relacionadas filogenéticamente, tienen un papel ecológico distinto, tienen tamaños diferentes, crecen en ecosistemas completamente distintos y no presentan la misma forma de crecimiento.

8. Conclusiones

1. Las poblaciones de *Mammillaria hernandezii* y *Mammillaria dixanthocentron* tienen un comportamiento muy diferente bajo condiciones de disturbio antropogénico crónico.
2. *Mammillaria hernandezii* es parcialmente favorecida por niveles intermedios de disturbio, pero si se sobrepasa cierto umbral la tasa de crecimiento poblacional decrece. Las λ s mayores a 1 se alcanzan en condiciones de disturbio intermedio.
3. Las poblaciones de *Mammillaria dixanthocentron* están siendo perjudicadas por el disturbio antropogénico y cuando se le aísla de éste, la tasa de crecimiento poblacional incrementa.
4. Los procesos demográficos que contribuyeron más a la variación de λ s en ambas especies fueron el crecimiento y la permanencia, que en el caso de *M. dixanthocentron* corresponden principalmente a la categoría 4, mientras que en *M. hernandezii* a la 1, 2 y 3.
5. Dada la enorme diferencia que existe en el comportamiento demográfico de estas dos especies bajo el disturbio antropogénico, los planes de manejo pueden variar enormemente. Por tanto es importante incorporar la respuesta que éstas tienen ante el disturbio antropogénico crónico para elaborar planes de manejo en un futuro.

Referencias

- Albadejo, J., Martínez-Menam, M., Roldan, A. y Castillo, V. 1998. Soil Use and Management. *Soil Use Manage.* 14: 1-5
- Anderson, E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timbers Press, Portland, Oregon U.S.A
- Arias-Montes, S. 1993. Cactáceas: Conservación y Diversidad en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural.* 44: 109-115
- Arias-Montes, S. Gama-López, S. y Guzmán-Cruz, L. U. 1997. *Flora del Valle de Tehuacán – Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss.* Instituto Nacional de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Bazzaz, F.A. 1983. *Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems*, pp. 259-275, H. A. Mooney and M. Godron, editors. *Disturbance and Ecosystems: Components of Responses*. Springer-Verlag, New York.
- Bodenheimer, F.S. 1938. *Problems of Animal Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Briones, O., Montaña, C. y Ezcurra, E. 1996. Competitions between three Chihuahuan desert species: evidence from plant size-distance relations and root distribution. *Journal of Vegetation Science.* 7 :453-460
- Briones, O., Montaña, C. y Ezcurra, E. 1998 Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecologia.* 116: 365-372
- Cannell, M.G.R, Van Noordwijk, M. y Ong, C.K. 1996. The Central agroforestry hypothesis: the trees must acquire resources that the crop would not otherwise acquire. *Agroforestry Systems.* 34:27-31

- Caswell, H. 1989. *Matrix Population Models*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Caswell, H. 1997. *Methods of Matrix Population Analyses*. pp. 19-58, S. Tuljapurkar and H. Caswell, editors. *Structured-population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Chapman and Hall, New York, USA.
- Caswell, H. 2000. "Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology" *Ecology*. 81:619-627
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Guzmán, U., Arias, S., Dávila, P. 2003. *Catálogo de Cactáceas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad, México, D.F.
- Contreras, C. y Valverde, T. 2002. Evaluation of the conservation status of rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Enviroments* 51:89-102.
- Crouse, T. D., Crowder, B. L. y Caswell, H. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*. 68: 1412-1423.
- Cruz-Cisneros, R. y Rzedowski, J. 1980. *Vegetación de la cuenca del río Tepelmeme, Alta Mixteca, estado de Oaxaca*. Departamento de Botánica. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N. , México, D.F.

- Dellasala, D., Williams, J., Deacon-Williams, C. y Franklins, J. 2004. Beyond Smoke and Mirrors: a Synthesis of Fire Policy and Science. *Conservation Biology*. 18: 976-980
- De Kroon, H.A., Plaisier; J. Van Groenendael, H. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427-1431.
- Drezner, T.D. 2005. Saguaro (*Carnegiea gigantea*, Cactaceae) growth rate over its american range and the link to summer precipitation. *The Southwestern Naturalist*. 50:65-68.
- Dubrovsky, J.G, Contreras-Burciaga, L. y Ivanov, V.B.1998. Cell Cycle Duration in the Root Meristem of Sonoran Desert Cactaceae as Estimated by Cell-flow and Rate-of-cell-production Methods. *Annals of Botany*. 81: 619-624
- Ebert, A. 1999. *Plant and Animal Populations, Methods in Demography*. Department of Biology, San Diego Univrsity. Academic Press, U.S.A.
- Ezcurra, E. y Rodriguez, V. 1986. Rainfall patterns in the Grand Desierto, Sonora, México. *Journal of Arid Environments*. 10:13-28
- Ehrlén, J. y Van Groenendael, J. 1998. Direct perturbation analysis for better conservation. *Conservation Biology*. 12: 470-474
- Flores-Martínez, A., Ezcurra, E. y Sánchez-Colon, S. 1994. Effects of *Neobuxbamia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology*. 82: 324-330
- Fréville, H., Colas,B., Riba, R., Caswell, H., Mignot, A., Imbert, E. y Olivier, I.2004. Spatial and temporal demographic variability in the endemic plant species *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecological Society of America*. 85: 694-703.
- Gerber, L.R. y Heppell, S.S. 2004. The use of demographic sensitivity analysis in marine species conservation planning. *Biological Conservation*. 120: 121-128

- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., Baes-Ortega, P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*. 62: 173-203
- Godínez-Álvarez, H. y Baunet-Valiente, A. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia* projection matrices. *Plant Ecology*. 174 : 109-118
- Golubov, J., Mandujano, M., Frnaco, M., Montaña, C., Eguiarte, E. L. y Portillo-Lopez, J. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology*. 87: 955-962
- Gotelli, J.N. 1995. *A Prime of Ecology*. Sinauer, Associates, Inc., U.S.A.
- Guzmán, U., Arias, S. y Dávila, P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Hernández, H.M. y Godínez- Álvarez, H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26:33-52
- Heppell, S.S., Crouse, Deborah T., Crowder y Larry B. 2000. Using matrix models to focus research and management efforts in conservation. En: *Ferson, S., Burgman, M. (Eds): Quantitative Methods for Conservation Biology*. Springer, New York.
- Landrum - Taxon, J.V. 2002. Four succulent families and 40 million years of evolution and adaptation to xeric environments: What can stem and leaf anatomical character tell us about their phylogeny? *International Association for Plant taxonomy*. 51: 463-473
- Larson, J. 1992. *Estudio demográfico de Echeveria gibbiflora DC. (Crasulaceae) en el Pedregal de San Ángel*. Tesis de Licenciatura (Biólogo), Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.

- Lefkovitch, L.P. 1965. The population growth of organisms grouped by stages. *Biometrics*. 21: 1-18
- Mandujano Sánchez, M.C. 2001. Integration of demographic annual variability in clonal desert cactus. *Ecology*. 82: 344-359
- Mandujano Sánchez, M.C. 2003. Fichas de especies NOM-059-SEMARNAT-2001, CONABIO.
- Martínez-Pérez, Gilberto. 2004. *Efecto de la perturbación crónica sobre la integridad biológica de las comunidades vegetales de Concepción Buenavista, Oaxaca*. Tesis Licenciatura (Biólogo), Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Méndez, M., Durán, R., Olmsted, I. y Oyama, K. 2004. Population Dynamics of *Pterocerus gaumeri*, a Rare and Endemic Columnar Cactus of Mexico. *Biotropica*. 36: 492-504
- Menges, E.S. 1990. Population Viability Analysis for an Endangered Plant. *Conservation Biology*. 4: 52-62
- Pearls, R. 1928. *The Rate of Living*. Alfred. Knopf, New York.
- Pearl, R. 1940. *Medical Biometry and Statistics*. W.B. Saunders, Philadelphia.
- Peters, E. y Martorell, C. 2000. *Conocimiento y conservación de las mamillarias endémicas del Valle de Tehuacán- Cuicatlán*. Proyecto no. R166, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Pickett, T.A., Kolasa, J., Armesto, J. y Collins, S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136

- Ruedas-Medina, M. 1999. *Germinación y Crecimiento temprano de Mammillaria magnimamma*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Rundel, P.W., Rizzardini G.M. y Jaksic, F.M. 1998. *Landscape Disturbance and Biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems*. Sprinegr-Verlag Berlin Heidelberg. Germany.

- SEMARNAT-2001.Norma Oficial Mexicana. NOM-059-ECOL-2001. Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 6 de marzo 2002.

- Silvertown, J. y Charlesworth, D. 2001. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Science, Oxford.

- Singh, S.P., 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*. 25:1-2

- Scott, E., Allen, A. y Edith B. 1997. Exotic Grass Competition in Suppressing Native Shrubland Re-establishment. *Restoration Ecology* 5: 245-255

- Tuljapurkar, S. y Caswell, H. 1997. *Structured-population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Chapman and Hall. New York, USA.

- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M. y Castillo, S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma haworth* (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology*. 170:167-184

Apéndice I.

Matrices de Lefkovich

sI= sitio conservado, sII= sitio perturbado, e=exclusión, a=afuera, 1=2001–2002, 2=2002–2003 y 3=2003–2004. El símbolo ° representa el promedio de la variable que sustituye. Primer renglón y columna son categorías.

Mammillaria dixanthocentron

sI e°

	0	1	2	3	4	λ
0	0.281	0.039	0.000	0.039	0.283	0.979
1	0.157	0.637	0.068	0.000	0.000	
2	0.074	0.131	0.541	0.017	0.000	
3	0.000	0.014	0.203	0.620	0.069	
4	0.000	0.000	0.014	0.278	0.896	

sI a°

	0	1	2	3	4	
0	0.319	0.098	0.016	0.009	0.194	0.934
1	0.337	0.356	0.308	0.500	0.750	
2	0.000	0.172	0.402	0.073	0.000	
3	0.250	0.056	0.309	0.562	0.020	
4	0.500	0.056	0.042	0.224	0.666	

sII e°

	0	1	2	3	4	
0	0.373	0.020	0.014	0.592	0.331	0.988
1	0.303	0.529	0.116	0.000	0.000	
2	0.100	0.207	0.562	0.039	0.000	
3	0.000	0.030	0.194	0.618	0.019	
4	0.000	0.000	0.018	0.200	0.872	

sII a°

	0	1	2	3	4	
0	0.339	0.045	0.000	0.000	0.112	0.888
1	0.266	0.529	0.097	0.000	0.000	
2	0.000	0.279	0.599	0.146	0.000	
3	0.000	0.000	0.181	0.555	0.079	
4	0.000	0.000	0.013	0.204	0.764	

sI° 1

	0	1	2	3	4	
0	0.000	0.046	0.000	0.000	0.306	1.034
1	0.511	0.513	0.022	0.000	0.000	
2	0.111	0.308	0.553	0.000	0.000	
3	0.000	0.021	0.296	0.770	0.083	
4	0.000	0.000	0.022	0.202	0.898	

sI° 2						
	0	1	2	3	4	
0	0.478	0.103	0.000	0.056	0.243	0.921
1	0.106	0.513	0.116	0.000	0.000	
2	0.000	0.099	0.512	0.146	0.000	
3	0.000	0.000	0.118	0.621	0.062	
4	0.000	0.000	0.000	0.163	0.878	

sI° 3						
	0	1	2	3	4	
0	0.422	0.057	0.024	0.017	0.167	0.911
1	0.124	0.642	0.081	0.000	0.000	
2	0.000	0.132	0.529	0.025	0.000	
3	0.000	0.000	0.195	0.642	0.000	
4	0.000	0.000	0.000	0.217	0.900	

sII° 1						
	0	1	2	3	4	
0	0.278	0.000	0.000	0.013	0.153	1.016
1	0.444	0.652	0.024	0.000	0.000	
2	0.111	0.220	0.673	0.044	0.000	
3	0.000	0.045	0.251	0.565	0.046	
4	0.000	0.000	0.026	0.347	0.908	

sII° 2						
	0	1	2	3	4	
0	0.481	0.036	0.000	0.000	0.319	0.928
1	0.279	0.448	0.045	0.000	0.000	
2	0.038	0.294	0.648	0.119	0.000	
3	0.000	0.000	0.207	0.554	0.061	
4	0.000	0.000	0.000	0.179	0.805	

sII° 3						
	0	1	2	3	4	
0	0.308	0.061	0.022	0.875	0.192	0.825
1	0.130	0.487	0.251	0.000	0.000	
2	0.000	0.215	0.421	0.115	0.000	
3	0.000	0.000	0.104	0.641	0.040	
4	0.000	0.000	0.019	0.080	0.742	

°e1	0	1	2	3	4	λ
0	0.056	0.021	0.000	0.013	0.293	1.043
1	0.389	0.631	0.022	0.000	0.000	
2	0.222	0.220	0.598	0.000	0.000	
3	0.000	0.066	0.240	0.606	0.075	
4	0.000	0.000	0.048	0.367	0.886	
°e2	0	1	2	3	4	
0	0.431	0.019	0.000	0.043	0.390	0.954
1	0.204	0.615	0.048	0.000	0.000	
2	0.038	0.173	0.637	0.059	0.000	
3	0.000	0.000	0.189	0.644	0.048	
4	0.000	0.000	0.000	0.159	0.882	
°e3	0	1	2	3	4	
0	0.495	0.048	0.022	0.892	0.238	0.897
1	0.097	0.502	0.207	0.000	0.000	
2	0.000	0.114	0.419	0.025	0.000	
3	0.000	0.000	0.165	0.608	0.010	
4	0.000	0.000	0.000	0.192	0.885	
°a1	0	1	2	3	4	
0	0.222	0.025	0.000	0.000	0.166	1.010
1	0.567	0.533	0.024	0.000	0.000	
2	0.000	0.308	0.628	0.044	0.000	
3	0.000	0.000	0.307	0.729	0.053	
4	0.000	0.000	0.000	0.183	0.920	
°a2	0	1	2	3	4	
0	0.500	0.083	0.000	0.014	0.110	0.938
1	0.222	0.500	0.092	0.000	0.000	
2	0.000	0.125	0.607	0.190	0.000	
3	0.000	0.000	0.142	0.536	0.040	
4	0.000	0.000	0.000	0.210	0.906	

$^{\circ}a_3$						λ
	0	1	2	3	4	
0	0.236	0.070	0.024	0.000	0.120	0.848
1	0.157	0.627	0.125	0.000	0.000	
2	0.000	0.233	0.531	0.115	0.000	
3	0.000	0.000	0.134	0.674	0.031	
4	0.000	0.000	0.019	0.105	0.757	
SI°						
	0	1	2	3	4	
0	0.300	0.068	0.008	0.024	0.238	0.957
1	0.247	0.556	0.073	0.000	0.000	
2	0.037	0.180	0.531	0.057	0.000	
3	0.000	0.007	0.203	0.677	0.048	
4	0.000	0.000	0.007	0.194	0.892	
sII°						
	0	1	2	3	4	
0	0.356	0.032	0.007	0.296	0.221	0.938
1	0.284	0.529	0.107	0.000	0.000	
2	0.050	0.243	0.581	0.093	0.000	
3	0.000	0.015	0.187	0.587	0.049	
4	0.000	0.000	0.015	0.202	0.818	
$^{\circ}e^{\circ}$						
	0	1	2	3	4	
0	0.327	0.029	0.007	0.316	0.307	0.974
1	0.230	0.583	0.092	0.000	0.000	
2	0.087	0.169	0.551	0.028	0.000	
3	0.000	0.022	0.198	0.619	0.044	
4	0.000	0.000	0.016	0.239	0.884	
$^{\circ}a^{\circ}$						
	0	1	2	3	4	
0	0.329	0.071	0.008	0.005	0.153	0.908
1	0.301	0.502	0.087	0.000	0.000	
2	0.000	0.254	0.561	0.122	0.000	
3	0.000	0.000	0.192	0.645	0.053	
4	0.000	0.000	0.006	0.157	0.826	

$\circ\circ 1$	0	1	2	3	4	λ
0	0.139	0.023	0.000	0.006	0.229	1.027
1	0.478	0.582	0.023	0.000	0.000	
2	0.111	0.264	0.613	0.022	0.000	
3	0.000	0.033	0.273	0.667	0.064	
4	0.000	0.000	0.024	0.275	0.903	
$\circ\circ 2$						
	0	1	2	3	4	
0	0.479	0.069	0.000	0.028	0.281	0.91
1	0.192	0.480	0.081	0.000	0.000	
2	0.019	0.197	0.580	0.132	0.000	
3	0.000	0.000	0.163	0.587	0.062	
4	0.000	0.000	0.000	0.171	0.841	
$\circ\circ 3$						
	0	1	2	3	4	
0	1.461	0.235	0.091	1.783	0.717	0.860
1	0.508	2.259	0.664	0.000	0.000	
2	0.000	0.695	1.900	0.281	0.000	
3	0.000	0.000	0.598	2.565	0.080	
4	0.000	0.000	0.038	0.594	3.284	

*Mammillaria
hernandezii*

sI e°	0	1	2	3	4	λ
0	0.232	0.012	0.031	0.074	0.284	0.911
1	0.122	0.301	0.144	0.018	0.000	
2	0.000	0.273	0.616	0.360	0.123	
3	0.000	0.000	0.220	0.484	0.560	
4	0.000	0.000	0.000	0.063	0.254	
sI a°	0	1	2	3	4	
0	0.070	0.022	0.028	0.036	0.111	1.013
1	0.391	0.458	0.332	0.523	0.757	
2	0.000	0.354	0.468	0.265	0.070	
3	0.250	0.042	0.195	0.340	0.213	
4	0.500	0.000	0.125	0.209	0.453	
sII e°	0	1	2	3	4	
0	0.421	0.070	0.031	0.209	0.546	0.981
1	0.185	0.507	0.160	0.028	0.000	
2	0.000	0.248	0.508	0.182	0.021	
3	0.000	0.000	0.302	0.538	0.371	
4	0.000	0.000	0.000	0.217	0.583	
sII a°	0	1	2	3	4	
0	0.390	0.063	0.019	0.145	0.204	0.969
1	0.061	0.474	0.187	0.008	0.000	
2	0.019	0.339	0.435	0.197	0.047	
3	0.000	0.000	0.341	0.595	0.262	
4	0.000	0.000	0.000	0.179	0.662	
sI °1	0	1	2	3	4	
0	0.056	0.000	0.031	0.050	0.100	0.928
1	0.194	0.083	0.020	0.000	0.000	
2	0.000	0.667	0.305	0.083	0.042	
3	0.000	0.000	0.533	0.628	0.472	
4	0.000	0.000	0.000	0.189	0.472	

sI° 2						λ
	0	1	2	3	4	
0	0.167	0.033	0.034	0.056	0.269	0.990
1	0.033	0.785	0.242	0.037	0.000	
2	0.000	0.173	0.697	0.385	0.080	
3	0.000	0.000	0.105	0.380	0.309	
4	0.000	0.000	0.000	0.130	0.463	

sI° 3						
	0	1	2	3	4	
0	0.232	0.019	0.023	0.060	0.223	1.013
1	0.541	0.500	0.119	0.035	0.013	
2	0.000	0.278	0.859	0.573	0.159	
3	0.000	0.000	0.080	0.378	0.484	
4	0.000	0.000	0.000	0.013	0.324	

sII° 1						
	0	1	2	3	4	
0	0.436	0.028	0.073	0.312	0.395	1.043
1	0.240	0.306	0.067	0.000	0.000	
2	0.000	0.528	0.338	0.054	0.000	
3	0.000	0.000	0.517	0.572	0.217	
4	0.000	0.000	0.000	0.342	0.744	

sII° 2						
	0	1	2	3	4	
0	0.294	0.127	0.000	0.174	0.637	0.911
1	0.067	0.568	0.296	0.020	0.000	
2	0.028	0.083	0.427	0.270	0.044	
3	0.000	0.000	0.277	0.500	0.259	
4	0.000	0.000	0.000	0.160	0.669	

sII° 3						
	0	1	2	3	4	
0	0.488	0.045	0.002	0.046	0.093	0.964
1	0.063	0.597	0.159	0.034	0.000	
2	0.000	0.271	0.649	0.245	0.058	
3	0.000	0.000	0.170	0.628	0.475	
4	0.000	0.000	0.000	0.092	0.454	

°e1	0	1	2	3	4	λ
0	0.158	0.000	0.077	0.277	0.376	0.969
1	0.268	0.167	0.020	0.000	0.000	
2	0.000	0.528	0.385	0.045	0.025	
3	0.000	0.000	0.450	0.527	0.446	
4	0.000	0.000	0.000	0.309	0.508	
°e2	0	1	2	3	4	
0	0.377	0.091	0.000	0.055	0.624	0.830
1	0.048	0.532	0.302	0.040	0.000	
2	0.000	0.059	0.496	0.394	0.094	
3	0.000	0.000	0.202	0.461	0.393	
4	0.000	0.000	0.000	0.060	0.424	
°e3	0	1	2	3	4	
0	0.445	0.032	0.017	0.094	0.244	0.993
1	0.145	0.514	0.135	0.029	0.000	
2	0.000	0.194	0.805	0.375	0.097	
3	0.000	0.000	0.129	0.546	0.559	
4	0.000	0.000	0.000	0.050	0.324	
°a1	0	1	2	3	4	
0	0.333	0.028	0.027	0.085	0.119	0.993
1	0.167	0.222	0.067	0.000	0.000	
2	0.000	0.667	0.258	0.092	0.017	
3	0.000	0.000	0.600	0.673	0.244	
4	0.000	0.000	0.000	0.222	0.709	
°a2	0	1	2	3	4	
0	0.278	0.061	0.060	0.119	0.170	0.980
1	0.081	0.639	0.197	0.017	0.000	
2	0.000	0.375	0.525	0.199	0.000	
3	0.000	0.000	0.288	0.532	0.140	
4	0.000	0.000	0.000	0.210	0.745	

$^{\circ}a_3$	0	1	2	3	4	λ
0	0.274	0.031	0.008	0.012	0.072	0.975
1	0.459	0.583	0.143	0.041	0.013	
2	0.000	0.354	0.703	0.444	0.119	
3	0.000	0.000	0.121	0.460	0.400	
4	0.000	0.000	0.000	0.055	0.453	
sI°	0	1	2	3	4	
0	0.151	0.017	0.029	0.055	0.197	0.960
1	0.256	0.456	0.127	0.024	0.004	
2	0.000	0.372	0.620	0.347	0.094	
3	0.000	0.000	0.240	0.462	0.422	
4	0.000	0.000	0.000	0.111	0.420	
sII°	0	1	2	3	4	
0	0.406	0.067	0.025	0.177	0.375	0.975
1	0.123	0.490	0.174	0.018	0.000	
2	0.009	0.294	0.471	0.190	0.034	
3	0.000	0.000	0.321	0.567	0.317	
4	0.000	0.000	0.000	0.198	0.622	
$^{\circ}e^{\circ}$	0	1	2	3	4	
0	0.327	0.041	0.031	0.142	0.415	0.935
1	0.154	0.404	0.152	0.023	0.000	
2	0.000	0.260	0.562	0.271	0.072	
3	0.000	0.000	0.261	0.511	0.466	
4	0.000	0.000	0.000	0.140	0.419	
$^{\circ}a^{\circ}$	0	1	2	3	4	
0	0.230	0.042	0.023	0.091	0.157	0.989
1	0.226	0.542	0.148	0.019	0.004	
2	0.009	0.406	0.530	0.266	0.056	
3	0.000	0.000	0.300	0.518	0.273	
4	0.000	0.000	0.000	0.169	0.624	

$\circ^{\circ}1$	0	1	2	3	4	λ
0	0.246	0.014	0.052	0.181	0.248	0.983
1	0.217	0.194	0.043	0.000	0.000	
2	0.000	0.597	0.321	0.068	0.021	
3	0.000	0.000	0.525	0.600	0.345	
4	0.000	0.000	0.000	0.265	0.608	

$\circ^{\circ}2$	0	1	2	3	4	
0	0.230	0.080	0.017	0.115	0.453	0.917
1	0.050	0.677	0.269	0.028	0.000	
2	0.014	0.128	0.562	0.327	0.062	
3	0.000	0.000	0.191	0.440	0.284	
4	0.000	0.000	0.000	0.145	0.566	

$\circ^{\circ}3$	0	1	2	3	4	
0	0.002	-0.001	-0.002	-0.004	-0.002	0.982
1	0.006	0.011	-0.004	0.002	0.000	
2	0.000	-0.012	0.102	0.037	0.002	
3	0.000	0.000	-0.082	-0.003	0.006	
4	0.000	0.000	0.000	-0.031	-0.008	

Apéndice II

Matrices de contribución

sI= sitio conservado, sII= sitio perturbado, e=exclusión, a=afuera, 1=2001–2002, 2=2002–2003 y 3=2003–2004. El símbolo ° representa al promedio de la variable que sustituye. Primer renglón y columna son las categorías.

Mammillaria dixanthocentron

sI e°

	0	1	2	3	4
0	-0.422	-0.061	-0.024	-0.017	-0.139
1	-0.413	-0.530	-0.059	0.000	0.000
2	0.111	-0.274	-0.517	-0.025	0.000
3	0.000	0.021	-0.274	-0.800	0.029
4	0.000	0.000	0.022	-0.086	-0.948

sI a°

	0	1	2	3	4
0	0.122	-0.007	0.000	0.072	-0.139
1	-0.856	-0.472	0.050	0.000	0.000
2	-0.222	-0.413	-0.703	-0.044	0.000
3	0.000	-0.066	-0.356	-0.635	-0.032
4	0.000	0.000	-0.048	-0.349	-0.968

sII e°

	0	1	2	3	4
0	-0.456	-0.123	-0.024	-0.040	-0.213
1	-0.081	-0.563	-0.130	0.000	0.000
2	0.000	-0.121	-0.507	-0.121	0.000
3	0.000	0.000	-0.113	-0.713	-0.062
4	0.000	0.000	0.000	-0.079	-0.778

sII a°

	0	1	2	3	4
0	-0.756	-0.053	0.000	-0.069	-0.118
1	0.250	-0.764	-0.140	0.000	0.000
2	-0.111	0.131	-0.643	-0.190	0.000
3	0.000	-0.045	0.006	-0.257	-0.054
4	0.000	0.000	-0.026	-0.438	-0.840

sI° 1

	0	1	2	3	4
0	0.075	0.085	0.000	0.028	-0.458
1	-0.679	-0.627	0.069	0.000	0.000
2	-0.150	-0.519	-0.701	0.173	0.000
3	0.000	-0.021	-0.458	-0.782	-0.116
4	0.000	0.000	-0.022	-0.256	-0.787

sI° 2

	0	1	2	3	4
0	0.092	-0.030	0.026	-0.875	-0.361
1	-0.541	-0.307	-0.177	0.000	0.000
2	-0.111	-0.370	-0.451	-0.115	0.000
3	0.000	-0.021	-0.209	-0.678	-0.123
4	0.000	0.000	-0.041	-0.149	-0.840

sI° 3

	0	1	2	3	4
0	0.056	-0.067	0.000	0.013	-0.346
1	-0.344	-0.507	-0.043	0.000	0.000
2	-0.111	-0.255	-0.520	0.000	0.000
3	0.000	0.004	-0.273	-0.775	-0.119
4	0.000	0.000	-0.017	-0.169	-0.863

sII° 1

	0	1	2	3	4
0	-0.497	-0.138	0.000	-0.056	-0.101
1	-0.077	-0.422	-0.161	0.000	0.000
2	0.038	-0.163	-0.410	-0.147	0.000
3	0.000	0.000	-0.138	-0.587	-0.124
4	0.000	0.000	0.000	-0.224	-0.757

sII° 2

	0	1	2	3	4
0	-0.241	-0.104	0.022	0.819	-0.155
1	-0.190	-0.588	-0.019	0.000	0.000
2	0.000	-0.197	-0.629	-0.261	0.000
3	0.000	0.000	-0.091	-0.595	-0.083
4	0.000	0.000	-0.019	-0.159	-0.850

sII° 3

	0	1	2	3	4
0	-0.089	-0.123	0.000	-0.069	-0.482
1	-0.161	-0.477	-0.090	0.000	0.000
2	-0.222	-0.152	-0.396	-0.058	0.000
3	0.000	-0.066	-0.120	-0.697	-0.085
4	0.000	0.000	-0.048	-0.235	-0.869

°e1

	0	1	2	3	4
0	-0.403	-0.021	-0.024	-0.017	-0.309
1	-0.153	-0.733	-0.035	0.000	0.000
2	-0.038	-0.069	-0.631	-0.024	0.000
3	0.000	0.000	-0.175	-0.676	0.061
4	0.000	0.000	0.000	-0.155	-1.021

°e2

	0	1	2	3	4
0	-0.659	-0.055	-0.046	-0.892	-0.254
1	-0.040	-0.567	-0.178	0.000	0.000
2	0.000	-0.035	-0.412	0.090	0.000
3	0.000	0.000	-0.222	-0.667	0.021
4	0.000	0.000	0.019	-0.220	-0.927

°e3

	0	1	2	3	4
0	-0.196	-0.039	-0.024	0.010	-0.176
1	-0.356	-0.636	-0.034	0.000	0.000
2	-0.148	-0.221	-0.586	-0.008	0.000
3	0.000	-0.052	-0.233	-0.627	-0.006
4	0.000	0.000	-0.034	-0.306	-0.890

°a1

	0	1	2	3	4
0	-0.440	0.062	0.016	-0.004	-0.279
1	-0.386	-0.743	0.239	0.500	0.750
2	-0.150	-0.342	-0.919	-0.090	0.000
3	0.250	0.010	-0.149	-0.557	-0.087
4	0.500	0.056	0.015	-0.302	-1.048

°a2

	0	1	2	3	4
0	-0.214	-0.041	-0.007	-0.296	-0.014
1	-0.271	-0.610	-0.159	0.000	0.000
2	-0.011	-0.228	-0.532	-0.120	0.000
3	0.000	-0.015	-0.161	-0.587	-0.067
4	0.000	0.000	-0.028	-0.227	-0.778

$^{\circ}a_3$	0	1	2	3	4
0	0.005	0.024	0.000	-0.026	-0.334
1	-0.567	-0.753	0.052	0.000	0.000
2	-0.333	-0.161	-0.672	0.102	0.000
3	0.000	-0.112	-0.310	-0.615	-0.042
4	0.000	0.000	-0.062	-0.510	-1.030

$sI^{\circ\circ}$	0	1	2	3	4
0	0.000	0.046	0.000	0.000	0.306
1	0.511	0.513	0.022	0.000	0.000
2	0.111	0.308	0.553	0.000	0.000
3	0.000	0.021	0.296	0.770	0.083
4	0.000	0.000	0.022	0.202	0.898

$sII^{\circ\circ}$	0	1	2	3	4
0	0.478	0.103	0.000	0.056	0.243
1	0.106	0.513	0.116	0.000	0.000
2	0.000	0.099	0.512	0.146	0.000
3	0.000	0.000	0.118	0.621	0.062
4	0.000	0.000	0.000	0.163	0.878

$^{\circ}e^{\circ}$	0	1	2	3	4
0	0.422	0.057	0.024	0.017	0.167
1	0.124	0.642	0.081	0.000	0.000
2	0.000	0.132	0.529	0.025	0.000
3	0.000	0.000	0.195	0.642	0.000
4	0.000	0.000	0.000	0.217	0.900

$^{\circ}a^{\circ}$	0	1	2	3	4
0	0.278	0.000	0.000	0.013	0.153
1	0.444	0.652	0.024	0.000	0.000
2	0.111	0.220	0.673	0.044	0.000
3	0.000	0.045	0.251	0.565	0.046
4	0.000	0.000	0.026	0.347	0.908

°°1

	0	1	2	3	4
0	0.481	0.036	0.000	0.000	0.319
1	0.279	0.448	0.045	0.000	0.000
2	0.038	0.294	0.648	0.119	0.000
3	0.000	0.000	0.207	0.554	0.061
4	0.000	0.000	0.000	0.179	0.805

°°2

	0	1	2	3	4
0	0.308	0.061	0.022	0.875	0.192
1	0.130	0.487	0.251	0.000	0.000
2	0.000	0.215	0.421	0.115	0.000
3	0.000	0.000	0.104	0.641	0.040
4	0.000	0.000	0.019	0.080	0.742

°°3

	0	1	2	3	4
0	0.056	0.021	0.000	0.013	0.293
1	0.389	0.631	0.022	0.000	0.000
2	0.222	0.220	0.598	0.000	0.000
3	0.000	0.066	0.240	0.606	0.075
4	0.000	0.000	0.048	0.367	0.886

*Mammillaria
hernandezii*

sI e°

	0	1	2	3	4
0	-0.004	-0.001	0.002	0.000	-0.003
1	0.001	-0.019	-0.019	-0.003	0.000
2	-0.002	0.028	-0.052	-0.069	-0.002
3	0.000	0.000	0.030	0.037	0.022
4	0.000	0.000	0.000	-0.004	-0.023

sI a°

	0	1	2	3	4
0	-0.005	-0.001	-0.001	-0.002	-0.002
1	-0.014	0.010	0.017	0.003	0.000
2	0.000	-0.061	0.043	0.048	0.004
3	0.000	0.000	-0.064	-0.029	0.010
4	0.000	0.000	0.000	-0.022	-0.014

sII e°

	0	1	2	3	4
0	-0.001	0.001	-0.001	-0.008	-0.002
1	-0.003	-0.052	-0.005	0.000	0.000
2	0.000	-0.016	0.123	0.085	0.006
3	0.000	0.000	-0.074	-0.028	0.014
4	0.000	0.000	0.000	-0.060	-0.022

sII a°

	0	1	2	3	4
0	-0.012	0.001	-0.003	-0.020	-0.016
1	-0.008	-0.061	-0.040	-0.011	0.000
2	0.002	0.023	-0.124	-0.088	-0.004
3	0.000	0.000	0.130	0.075	0.018
4	0.000	0.000	0.000	0.027	0.002

sI° 1

	0	1	2	3	4
0	0.000	0.000	0.004	0.007	0.000
1	-0.012	0.233	0.061	0.005	0.000
2	-0.004	-0.027	0.163	0.028	-0.008
3	0.000	0.000	-0.126	-0.053	-0.033
4	0.000	0.000	0.000	0.038	0.025

sI° 2

	0	1	2	3	4
0	-0.001	-0.006	-0.004	-0.002	0.003
1	0.040	0.029	-0.040	0.006	0.001
2	0.000	0.003	0.238	0.108	-0.001
3	0.000	0.000	-0.168	-0.092	-0.032
4	0.000	0.000	0.000	-0.006	0.036

sI° 3

	0	1	2	3	4
0	0.008	-0.002	0.004	0.028	0.018
1	0.031	-0.022	-0.022	-0.003	0.000
2	-0.002	0.034	0.004	-0.029	-0.016
3	0.000	0.000	0.040	-0.036	-0.051
4	0.000	0.000	0.000	0.112	0.081

sII° 1

	0	1	2	3	4
0	0.004	0.005	-0.001	-0.003	0.005
1	-0.016	-0.013	0.034	0.003	0.000
2	-0.002	-0.096	-0.065	0.026	-0.004
3	0.000	0.000	-0.018	-0.012	-0.009
4	0.000	0.000	0.000	-0.034	0.009

sII° 2

	0	1	2	3	4
0	0.005	0.000	-0.003	-0.002	0.002
1	0.003	-0.019	-0.025	0.003	0.000
2	0.002	-0.040	0.079	0.002	-0.003
3	0.000	0.000	-0.046	0.033	0.001
4	0.000	0.000	0.000	-0.030	0.009

sII° 3

	0	1	2	3	4
0	0.014	0.001	-0.001	-0.005	-0.007
1	-0.019	-0.062	-0.010	-0.007	0.000
2	0.000	0.009	-0.095	-0.054	-0.013
3	0.000	0.000	0.089	0.112	-0.067
4	0.000	0.000	0.000	-0.020	0.080

°e1

	0	1	2	3	4
0	0.000	0.000	-0.002	0.003	-0.001
1	-0.027	0.052	0.022	-0.002	0.000
2	0.006	-0.036	-0.046	-0.036	-0.001
3	0.000	0.000	0.009	0.009	-0.025
4	0.000	0.000	0.000	0.035	0.032

°e2

	0	1	2	3	4
0	0.005	0.001	-0.003	-0.006	-0.003
1	-0.009	0.005	0.020	0.001	0.000
2	0.000	0.007	0.002	0.028	0.002
3	0.000	0.000	-0.049	0.003	0.001
4	0.000	0.000	0.000	-0.021	0.001

°e3

	0	1	2	3	4
0	0.005	0.000	-0.002	-0.012	-0.006
1	-0.019	-0.015	0.002	0.000	0.000
2	-0.001	-0.012	-0.020	0.030	0.005
3	0.000	0.000	-0.002	0.031	0.009
4	0.000	0.000	0.000	-0.073	-0.019

°a1

	0	1	2	3	4
0	-0.015	-0.003	-0.001	-0.025	-0.018
1	0.017	0.027	-0.026	0.007	0.001
2	-0.004	0.060	0.111	0.086	0.016
3	0.000	0.000	-0.064	-0.038	0.047
4	0.000	0.000	0.000	-0.076	-0.082

°a2

	0	1	2	3	4
0	-0.007	0.001	0.000	-0.006	0.004
1	-0.001	0.002	0.012	0.003	0.000
2	0.001	-0.029	-0.010	0.049	0.008
3	0.000	0.000	-0.001	-0.053	0.029
4	0.000	0.000	0.000	-0.026	-0.043

$^{\circ}a_3$	0	1	2	3	4
0	0.001	0.001	-0.003	-0.010	-0.010
1	-0.037	-0.006	0.010	-0.005	-0.001
2	0.003	-0.015	-0.068	-0.053	-0.002
3	0.000	0.000	0.046	0.097	-0.006
4	0.000	0.000	0.000	-0.021	0.017

$sI^{\circ\circ}$	0	1	2	3	4
0	-0.004	-0.001	0.000	-0.006	-0.006
1	0.000	-0.019	-0.023	-0.007	0.000
2	0.000	0.022	-0.056	-0.082	-0.004
3	0.000	0.000	0.065	0.056	0.019
4	0.000	0.000	0.000	0.019	-0.010

$sII^{\circ\circ}$	0	1	2	3	4
0	-0.001	0.000	0.000	-0.002	0.000
1	-0.010	0.079	0.033	0.003	0.000
2	0.000	-0.052	0.071	0.026	0.001
3	0.000	0.000	-0.078	-0.028	-0.004
4	0.000	0.000	0.000	-0.005	-0.004

$^{\circ}e^{\circ}$	0	1	2	3	4
0	-0.001	-0.002	-0.001	-0.004	-0.001
1	0.015	0.004	-0.011	0.002	0.000
2	0.000	-0.012	0.180	0.067	0.003
3	0.000	0.000	-0.120	-0.031	0.004
4	0.000	0.000	0.000	-0.035	-0.007

$^{\circ}a^{\circ}$	0	1	2	3	4
0	0.009	0.000	0.002	0.015	0.006
1	0.009	-0.015	-0.012	-0.005	0.000
2	-0.001	0.025	-0.043	-0.068	-0.014
3	0.000	0.000	0.057	0.021	-0.038
4	0.000	0.000	0.000	0.075	0.061

°°1

	0	1	2	3	4
0	0.000	0.003	-0.001	0.002	0.006
1	-0.013	0.012	0.023	0.000	0.000
2	0.005	-0.059	-0.036	0.000	-0.003
3	0.000	0.000	-0.001	-0.005	-0.018
4	0.000	0.000	0.000	0.002	0.028

°°2

	0	1	2	3	4
0	0.003	0.000	-0.002	-0.004	-0.003
1	-0.009	0.017	0.002	0.003	0.000
2	0.000	-0.012	0.041	-0.007	0.000
3	0.000	0.000	-0.049	0.040	0.010
4	0.000	0.000	0.000	-0.023	-0.007

°°3

	0	1	2	3	4
0	0.002	-0.001	-0.002	-0.004	-0.002
1	0.006	0.011	-0.004	0.002	0.000
2	0.000	-0.012	0.102	0.037	0.002
3	0.000	0.000	-0.082	-0.003	0.006
4	0.000	0.000	0.000	-0.031	-0.008