



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE DOS POBLACIONES DE
Stenocereus stellatus, UNA CACTÁCEA ENDÉMICA DEL CENTRO DE
MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

P R E S E N T A

ADRIANA FABIOLA PÉREZ VEGA



Director: Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez
2004



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

- ★ A mis abuelos y a mis padres, porque gracias a ellos disfruto de esta vida, de lo que soy y de lo que hago.
- ★ A mis hermanos por todos los momentos compartidos y por lo que admiro e intento aprender de cada uno de ellos; el valor de Chaparra, la sonrisa eterna de David y la generosidad de la Flaca.
- ★ A Mario Alberto por su inagotable optimismo, su apoyo y su amor; aún en los tiempos más difíciles.
- ★ A mis suegros, Nelly e Isidro, y a toda la familia chiapaneca por su apoyo y cariño durante esta etapa.
- ★ A la flaca Celis, por su amistad incondicional y por todas las risas compartidas.
- ★ Al “Trasher”, por aguantar una que otra salida imprevista al campo.
- ★ A Ricardo Álvarez y a Lety Ríos, por su ayuda con el trabajo de campo.
- ★ A Héctor Godínez por su dirección, consejos, y apoyo para llevar a cabo esta tesis. Igualmente le agradezco sus chascarrillos y comentarios que hicieron provechosas y amenas las salidas al campo.
- ★ A mis revisores, Dra. Patricia Dávila, Dr. Rafael Lira, Biol. Antonio Meyrán, Biol. Marcial García y Dr. Héctor Godínez por la disposición, el tiempo y las observaciones dedicadas a este trabajo.
- ★ Finalmente, agradezco los financiamientos otorgados por el International Foundation for Science (IFS) proyecto D/3202-1 y por el Programa de Apoyo a proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM proyecto IN213402-2 sin los cuales no hubiera sido posible la realización de este estudio.

ÍNDICE

| | |
|--|-----------|
| RESUMEN | 1 |
| INTRODUCCIÓN | 2 |
| OBJETIVO | 7 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | 8 |
| Descripción de la especie | 8 |
| Área de estudio | 10 |
| Densidad y estructura de tamaños | 12 |
| Características reproductivas | 13 |
| Reproducción sexual y propagación vegetativa | 14 |
| Germinación y sobrevivencia | 15 |
| RESULTADOS | 17 |
| Densidad y estructura de tamaños | 17 |
| Características reproductivas | 19 |
| Reproducción sexual y propagación vegetativa | 21 |
| Germinación y sobrevivencia | 22 |
| DISCUSIÓN | 24 |
| BIBLIOGRAFÍA | 31 |

RESUMEN

Stenocereus stellatus es una de las cactáceas columnares económicamente importantes dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Sus frutos son la parte más apreciada y se obtienen a partir de poblaciones manejadas *in situ* así como cultivadas. Ambas formas de manejo dependen directamente de las poblaciones silvestres de donde la gente selecciona las ramas para propagarlas en sus huertos. Dada la importancia de las poblaciones silvestres para el mantenimiento de las poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas, en el presente estudio, se compararon algunos parámetros demográficos de dos poblaciones silvestres de *S. stellatus* dentro del valle. Los resultados indican comportamientos similares entre ambas poblaciones en cuanto a densidad, estructura de tamaños, establecimiento y modo de propagación. Así, la estructura de tamaños mostró que en ambas poblaciones más del 60% de los individuos son < 2 m. Sin embargo, la mayoría de estos individuos (>90%) provienen de propagación vegetativa. La germinación de las semillas (< 50%) y la sobrevivencia de las plántulas (< 30%), fueron bajas. En este último caso, la presencia de arbustos incrementa la probabilidad de un establecimiento exitoso en condiciones naturales. No obstante estas similitudes, las poblaciones difieren en el número y peso de los frutos. En Zapotitlán, las plantas producen en promedio 18.45 ± 4.3 frutos, mientras que, en Tilapa sólo producen 4.9 ± 0.7 . Además, los frutos de Zapotitlán de las Salinas son más pesados ($41.20 \text{ g} \pm 4.99$) que en San José Tilapa ($24.82 \text{ g} \pm 1.69$). Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que las poblaciones silvestres de *S. stellatus* difieren en algunos aspectos demográficos. El conocimiento de estos aspectos demográficos y como varían entre las poblaciones silvestres contribuye a garantizar el uso adecuado de esta especie por parte de los pobladores locales.

INTRODUCCIÓN

Uno de los grupos de cactáceas ampliamente diversificado en México es el de las cactáceas columnares (León de la Luz y Valiente-Banuet, 1994; Godínez-Álvarez, 2001). En las regiones áridas y semiáridas del país son elementos abundantes y diversos que desde épocas prehispánicas han sido recursos económicos y culturales de importancia para distintos grupos humanos. De las cactáceas columnares se utilizan los frutos, las flores, las semillas y los tallos, los cuales son empleados con fines de consumo, medicinales, ornato, construcción, combustible y forrajeo (Casas y Barbera, 2000; Casas, 2002). Las formas de manejo incluyen el cultivo, que generalmente es por propagación vegetativa; o bien, el manejo *in situ* (tolerancia, fomento o protección) y la recolección en las poblaciones silvestres (Casas y Barbera, 2000, Casas, 2002). Generalmente, las especies susceptibles de ser cultivadas son plantas de tamaño moderado que crecen y fructifican en menor tiempo que otras especies de cactáceas columnares. Las cactáceas columnares de crecimiento lento y cuya floración sólo se presenta después de varias décadas, son comúnmente sujetas a la práctica de recolección (Casas *et al.*, 1999 en Casas y Barbera, 2000; Casas, 2002). Las formas de manejo implican, por un lado, la selección de individuos de poblaciones silvestres cuyas partes a utilizar presenten las características deseables para propagarse y, por otro, la cosecha directa de productos útiles de las poblaciones silvestres (Casas *et al.*, 1997a). Debido a lo anterior, los estudios demográficos de las

poblaciones silvestres son necesarios para conocer los factores que afectan su mantenimiento en condiciones naturales.

Además, con esta información básica es posible contribuir al conocimiento de su estado de conservación, así como a su mejor aprovechamiento (van Groenendael *et al.*, 1988; Caswell, 1989 en Contreras y Valverde, 2002).

La estructura de tamaños, los patrones reproductivos, la germinación y la sobrevivencia de las plántulas son algunos atributos demográficos que proporcionan información básica sobre las poblaciones. La estructura de tamaños, permite conocer su composición mediante la proporción relativa de los individuos encontrados en distintas categorías de tamaño (Silvertown y Lovett, 1993). También proporciona información sobre otros aspectos del ciclo de vida como el establecimiento y la reproducción. Este último aspecto es importante ya que muchas plantas florecen cuando alcanzan un tamaño particular, sin existir relación alguna con su edad (Barbour *et al.*, 1987). Así, en cactáceas columnares se ha encontrado que la altura en la que empiezan a reproducirse es alrededor de los 2 m (León de la Luz y Valiente-Banuet, 1994).

La etapa de establecimiento, es uno de los periodos más críticos del ciclo de vida de las plantas ya que comúnmente está asociada con un alto índice de mortalidad (van Rheede y van Rooyen, 1999; Solbrig, 1980). El éxito de la germinación y la sobrevivencia de las plántulas permiten que la población permanezca y se regenere (León de la Luz y Valiente-Banuet, 1994; Casas y Valiente-Banuet, 1995; Godínez-Álvarez, 2001). En cactáceas columnares, el pastoreo extensivo de cabras (Niering *et al.*, 1963 en Jordan y Nobel, 1982; Casas y Valiente-Banuet, 1995) y una baja producción de semillas son algunos de los factores que afectan

las posibilidades de establecimiento (Steenbergh y Lowe, 1977 en Contreras y Valverde, 2002; Valiente-Banuet, 1991a).

Actualmente, existen diversos estudios demográficos de algunas especies de cactáceas columnares como *Carnegiea gigantea* (Steenbergh y Lowe, 1977 en Contreras y Valverde, 2001; Jordan y Nobel, 1982), *Stenocereus thurberi* (Parker, 1987; Bustamante, 2003) *Lophocereus schottii* (Parker, 1989), *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguín, 1998), *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet, 1991b; Godínez-Álvarez, 2001), *Pachycereus pringlei* (Silva, 1996) y *Escontria chiotilla* (Ortega, 2001), entre otros. Sin embargo, dada la gran diversidad de especies existentes en nuestro país, esta información demográfica es aún insuficiente, por lo que es necesario continuar realizando trabajos con otras especies para así contribuir al entendimiento de la ecología de este grupo de plantas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Stenocereus stellatus Pfeiffer (Ricobbono) es una de las cactáceas columnares útiles más sobresalientes de nuestro país. Se le incluye dentro de las 10 especies de cactáceas frutales con mayor potencial económico para América Latina, de acuerdo a la International Society for Horticultural Science (Casas *et al.*, 1998). En el Valle de Tehuacán, sus frutos son conocidos como xoconostles y son utilizados por las etnias nahuas y popolocas para su consumo y venta en mercados locales. Los frutos de esta cactácea son colectados por la gente en huertos, poblaciones manejadas *in situ* o poblaciones silvestres. El mantenimiento de las poblaciones cultivadas y manejadas *in situ*, depende directamente de las poblaciones silvestres en donde la gente selecciona los individuos con las características deseables para ser propagados y cultivados en

sus huertos (Casas *et al.*, 1997b; Pimienta-Barrios, 1999 en Álvarez Toledano y Mariano, 2002).

No obstante la importancia de las poblaciones silvestres, actualmente existe poca información relacionada con la demografía de estas poblaciones. Medina (2000) analizó el efecto del suelo de un abanico aluvial sobre algunos aspectos demográficos de *S. stellatus*. Este autor encontró que los suelos recientes favorecen densidades altas y mayor producción de frutos en la especie. Asimismo, en la estructura de tamaños, encontró un mayor número de individuos de las diferentes tallas en los suelos recientes que en aquellos más desarrollados. Los individuos menores a 25 cm provenían de propagación vegetativa, mientras que para los individuos más altos no fue determinado su origen. Con respecto al porcentaje de germinación, fue bajo tanto en laboratorio (< 25%) como en campo (< 11 %), aunque en campo la germinación fue afectada por la depredación y la baja humedad de los suelos más desarrollados. Medina sugiere que estas diferencias se deben al grado de desarrollo del suelo, ya que los suelos recientes son profundos y arenosos, lo que facilita la infiltración del agua así como la permanencia de la humedad en el mismo (Medina, 2000).

La información anterior es valiosa ya que permite conocer algunos aspectos demográficos de *S. stellatus*. Sin embargo, estos aspectos fueron analizados solamente en una localidad por lo que se desconoce como varía la demografía de esta especie en otras localidades del Valle de Tehuacan. Debido a lo anterior, este trabajo se realizó en dos localidades de este valle, con características diferentes de suelo y vegetación. En cada una de estas localidades se obtuvo información sobre parámetros demográficos como densidad y estructura de tamaños, patrones

reproductivos, germinación y sobrevivencia. Esta información puede ser útil en el entendimiento de la demografía de la especie, ya sea con fines de preservación o, según lo sugieren algunos autores (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994), en la implementación de programas de manejo que permitan la comercialización de los frutos.

OBJETIVO

- * Describir algunos aspectos demográficos, como la estructura de tamaños, patrones reproductivos, germinación y sobrevivencia, de dos poblaciones de *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono localizadas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán con el fin de contribuir al conocimiento demográfico de las poblaciones silvestres de esta especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de la especie

Stenocereus stellatus es una cactácea columnar que se distribuye en el Valle de Tehuacán y en la porción sur de la cuenca del Río Balsas, en los estados de Morelos, Puebla, Guerrero y Oaxaca por lo que se considera endémica del centro de México (Casas *et al.*, 1998). Esta especie se distingue por presentar un gran número de ramas (Fig. 1), las cuales se originan a partir de la base de la planta (Casas *et al.*, 1999b; Medina, 2000). Las ramas son de color verde oscuro y presentan costillas ligeramente onduladas con espinas grisáceas (Bravo-Hollis, 1978). Los periodos de floración y fructificación se presentan de marzo a julio y de agosto a septiembre, respectivamente. Las flores son hermafroditas y de color rosa pálido y. Su antesis es nocturna y son polinizadas principalmente por cuatro especies de murciélagos: *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis*, *Choeronycteris mexicana* y *Artibeus jamaicensis*. (Casas *et al.*, 1999b). Los frutos presentan una gran cantidad de espinas y su pulpa es de color rojo. Sus semillas son pequeñas y de color negro. Además de reproducirse sexualmente, *S. stellatus* también puede propagarse vegetativamente a través de sus ramas (Bravo-Hollis, 1978; Casas *et al.*, 1999a; Medina, 2000).



Fig. 1. *Stenocereus stellatus* en Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

Área de estudio

El trabajo se realizó en el estado de Puebla, en dos localidades del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Zapotitlán de las Salinas y San José Tilapa, sitios donde crecen poblaciones silvestres de *S. stellatus* (Fig. 2). Zapotitlán de las Salinas se ubica entre los 18° 20' N y los 97° 28' O, a 1550 m.s.n.m. Presenta un clima semiárido con una temperatura y precipitación media anual de 21.2 °C y 400 mm, respectivamente (Dávila *et al.*, 1993). El suelo, de origen volcánico (INEGI, 1983), presenta una clase textural franco arenosa y un pH de 7.6. El tipo de vegetación es el matorral xerófilo (Rzedowski, 1981) en el que se observan diferentes asociaciones vegetales como los bosques de cactáceas columnares, conocidos como cardonales y tetecheras, entre otros (Valiente-Banuet *et al.*, 2000). En particular, el trabajo se llevó a cabo en un cardonal de *S. stellatus* en donde esta especie coexiste con otras cactáceas columnares como son: *Myrtillocactus geometrizans* y *Stenocereus pruinosus*. Las principales especies de árboles y arbustos son *Cercidium praecox*, *Mimosa luisana*, *Castela tortuosa*, *Ipomoea arborescens*, *Opuntia pilifera* y *Acacia constricta* (Rzedowski, 1981; Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

San José Tilapa se sitúa entre los 18° 09' N y 97° 06' O, a 910 m.s.n.m. Presenta una temperatura y una precipitación media anual de 23.8° C y 440.6 mm, respectivamente (Casas *et al.*, 1998; INEGI, 1997). El suelo es de origen volcánico (INEGI, 1997), su clase textural es franco arenosa y presenta un pH ligeramente ácido de 6.7. La vegetación dominante es la selva baja caducifolia (Rzedowski, 1981) en donde las especies que prevalecen son *Bursera morelensis*, *B. aptera* y *B. arida*. (Valiente-Banuet *et al.*, 2000). Además de *S. stellatus* existen otras

cactáceas columnares como *Escontria chiotilla* y *Pachycereus weberi*. Otras especies también representadas en la zona son *Melochia tomentosa*, *O. pilifera*, *Sanvitalia fruticosa*, *Fouquieria formosa*, *Mimosa luisana* y *Ceiba parvifolia* (Rzedowski, 1981; Valiente-Banuet, et al., 2000).

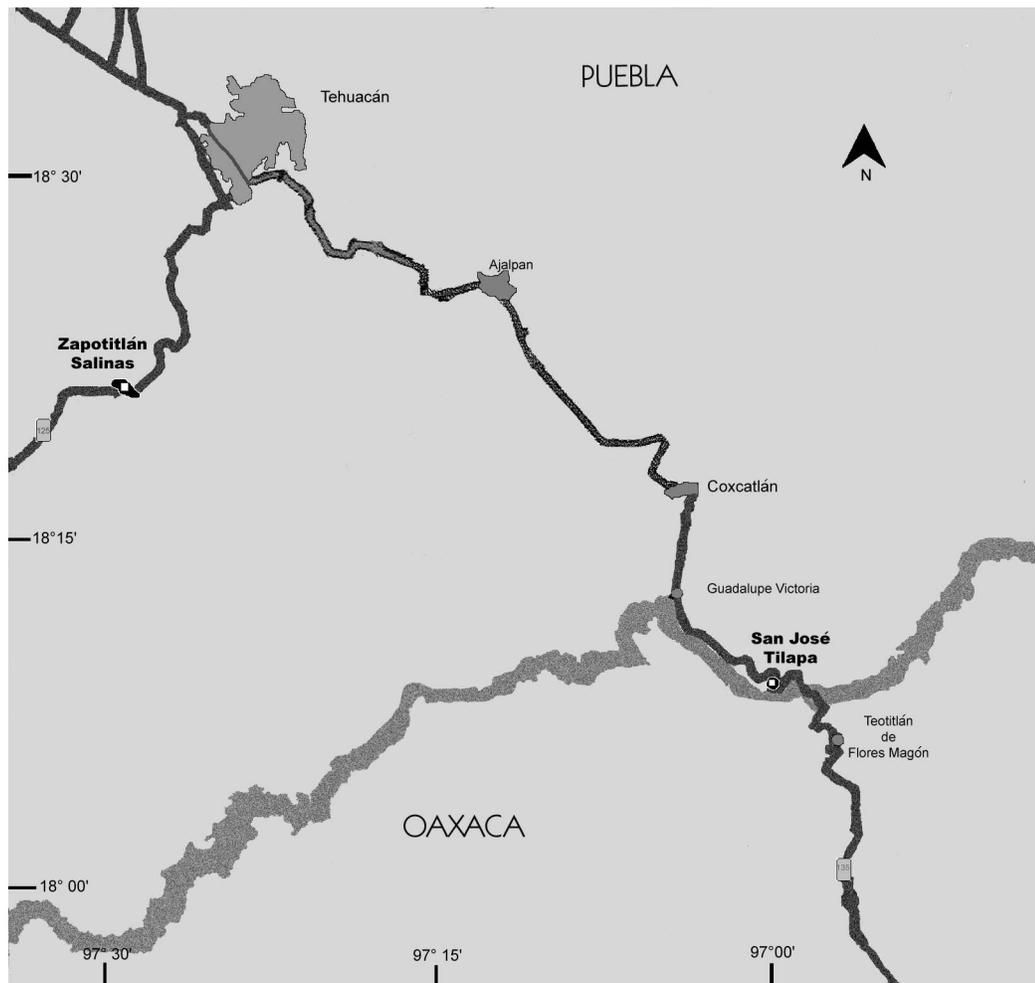


Fig. 2. Ubicación del área de estudio.

Densidad y estructura de tamaños

Para estimar la densidad y la estructura de tamaños de *S. stellatus* en cada localidad se realizaron 6-7 transectos de 10 x 50 m. En cada transecto los individuos se marcaron y se contaron. Asimismo se contó el número de ramas por individuo y se midió cada una de éstas, a partir de su base y hasta el ápice, con una cinta métrica. La suma de la altura de todas las ramas de un individuo se consideró como su altura total. La muestra en Zapotitlán consistió de 251 individuos y de 224 en Tilapa.

En ambas localidades, la densidad de *S. stellatus* se estimó como el promedio del número de individuos encontrados en los transectos realizados. Para determinar si existían diferencias significativas entre la densidad de ambas poblaciones se realizó una prueba de *t* para muestras independientes (Dawson-Saunders y Trapp, 1993). Los datos fueron transformados con logaritmo base diez debido a que la densidad no se distribuye normalmente (Scheffler, 1979). La hipótesis nula fue que no existían diferencias significativas entre las poblaciones.

Para determinar la estructura de tamaños, los individuos se clasificaron de acuerdo a su altura total en las siguientes categorías: 1) 0-0.50 m, 2) 0.50-1.0 m, 3) 1.0-2.0 m, 4) 2.0-3.0 m, 5) 3.0-4.0 m, 6) 4.0-5.0 m, 7) 5.0-7.0 m, 8) 7.0-9.0 m, 9) >9.0 m. Estas categorías se definieron con base en trabajos previos realizados con distintas especies de cactáceas columnares (Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Parker, 1987) y considerando que el número de individuos para cada categoría fuera siempre > 5. Para conocer si existían diferencias significativas en la estructura de tamaños de las dos poblaciones se aplicó una prueba de

Kolmogorov-Smirnov (Siegel y Castellan, 2001). La hipótesis nula fue que las estructuras de tamaños eran similares en ambas poblaciones.

Finalmente, para determinar si existían diferencias en el tamaño de los individuos se calculó el número promedio de ramas por individuo para cada población y se comparó mediante una prueba de t para muestras independientes, previa transformación de los datos con logaritmo base diez (Dawson-Saunders y Trapp, 1993). La hipótesis nula fue que no existían diferencias significativas en el número de ramas por individuo entre ambas poblaciones.

Características reproductivas

Las características reproductivas de *S. stellatus* en Zapotitlán y Tilapa se determinaron considerando la producción de frutos por planta y algunas características de los frutos. Se realizaron visitas de campo cada 15-20 días de mayo a agosto para registrar el número de frutos producidos. Con estos datos se estimó el número promedio de frutos por individuo y el número promedio de frutos por categoría de tamaño. Para determinar si existían diferencias significativas entre los frutos producidos por individuo en ambas poblaciones, se realizó una prueba de t para muestras independientes (Dawson-Saunders y Trapp, 1993). Debido a que los datos no se distribuyen normalmente se realizó una transformación de los mismos con logaritmo base diez. Para comparar el número de frutos producidos por categoría de tamaño entre ambas poblaciones se realizó una tabla de contingencia (Zar, 1984). Las diferencias entre las poblaciones y las categorías de tamaños se analizaron mediante los residuales estandarizados.

Para determinar las características de los frutos maduros, se realizaron colectas durante agosto y septiembre en ambas localidades. El número colectado de frutos maduros en Zapotitlán y Tilapa fue de 34 y 20, respectivamente. Para cada fruto se determinó el largo y el ancho, el peso fresco y el número de semillas. El peso de los frutos se comparó entre ambas poblaciones con una prueba de t para muestras independientes (Dawson-Saunders y Trapp, 1993), mientras que para el número de semillas se utilizó la prueba de U de Mann-Whitney (Siegel y Castellan, 2001).

Reproducción sexual y propagación vegetativa

La importancia relativa de los modos de reproducción se determinó considerando el posible origen de los individuos <50 cm, localizados dentro de los transectos en Zapotitlán y Tilapa. Para cada individuo encontrado de estas categorías se determinó si provenía de reproducción sexual o de propagación vegetativa. Los criterios para decidir si un individuo provenía de reproducción sexual fueron: 1) que no estuviese cerca de un individuo adulto de *S. stellatus* o de una rama postrada y 2) que no existieran uniones o restos de uniones con otras ramas de individuos de *S. stellatus*. Con base en el número total de individuos encontrados, se determinó la proporción para ambos tipos de reproducción, la cual se comparó con una prueba de ji-cuadrada (Sokal y Rohlf, 1969), para determinar si existían diferencias significativas.

Germinación y sobrevivencia

Para estimar la germinación y la sobrevivencia de *S. stellatus* se realizaron experimentos en laboratorio y campo con las semillas de 25 frutos maduros colectados en Zapotitlán, y sólo 13 en Tilapa debido a que no se encontraron más frutos maduros en esta última localidad. Las semillas extraídas de los frutos se desinfectaron durante 5' en hipoclorito de sodio al 30% y posteriormente fueron lavadas con agua destilada.

Para el experimento de germinación, se colocaron 25 semillas en una Caja Petri con papel filtro humedecido a saturación. Para cada localidad se hicieron ocho repeticiones. Las cajas se mantuvieron en una cámara de germinación durante 20 días con condiciones controladas de luz (12 hrs. de fotoperiodo) y temperatura (25° C). Diariamente se registró el número de semillas germinadas por caja. Una semilla se consideró germinada una vez que emergía la radícula. La proporción de semillas germinadas entre localidades se comparó con una prueba de *t*, previa transformación arcoseno de los datos (Scheffler, 1979). Además de lo anterior se analizó el tiempo de germinación en relación con la proporción de semillas capaces de germinar. Para esto, se empleó el índice de germinación (González-Zertuche y Orozco-Segovia, 1996) cuya fórmula es la siguiente:

$$IG = \frac{\sum(n_i t_i)}{N}$$

donde, IG = índice de germinación, n_i = número de semillas germinadas el día i , t_i = número de días después de la siembra y N = total de semillas sembradas.

Una vez obtenidos los índices, se compararon con la U de Mann-Whitney (Zar, 1984), para ver si existían diferencias significativas entre las poblaciones.

Para determinar la sobrevivencia de las plántulas de *S. stellatus*, en ambas localidades, las semillas fueron puestas a germinar en suelo de la región humedecido a saturación en charolas de plástico. Para cada localidad se sembraron 250 semillas por charola con ocho repeticiones por localidad y se mantuvieron en condiciones idénticas al experimento de germinación durante 10 días. Después de este tiempo, las charolas se colocaron en condiciones ambientales. Gradualmente se incrementaron las horas de exposición a la radiación solar y se restringió el riego. Las plántulas permanecieron 31 días en estas condiciones para aclimatarlas y posteriormente fueron llevadas a la localidad de San José Tilapa, a los 41 días de germinadas. Inicialmente se planteó distribuir las charolas en ambas localidades, Zapotitlán de las Salinas y San José Tilapa, sin embargo por problemas logísticos no fue posible llevar las plántulas de Zapotitlán a esta localidad.

En el campo, las charolas se colocaron en dos condiciones ambientales diferentes: 1) debajo de arbustos y 2) en espacios desprovistos de vegetación. En el tratamiento bajo arbustos se eligieron arbustos de *Mimosa luisana* que tuviesen relativamente la misma talla. Para cada tratamiento, las charolas se perforaron en la base y se enterraron al ras del suelo. El número de plantas sobrevivientes en los distintos tratamientos se contó cada 15-30 días. Los datos fueron analizados con la prueba de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1986), para determinar si

existían diferencias significativas en la sobrevivencia de las plántulas provenientes de las semillas de Zapotitlán de las Salinas y Tilapa, así como entre las condiciones ambientales.

RESULTADOS

Densidad y estructura de tamaños

Los resultados obtenidos muestran que la densidad de *S. stellatus* en 500 m² fue similar en ambas localidades. En Zapotitlán, la densidad promedio calculada fue de 35.4 ± 4.54 , (promedio \pm error estándar, $n=7$), y en Tilapa fue de 37.3 ± 7.60 , ($n= 6$). Estas diferencias no resultaron estadísticamente significativas ($t= 0.022$, g.l. 12, $p= 0.98$).

La estructura de tamaños de ambas poblaciones mostró que el número de individuos disminuye conforme aumenta su altura (Fig. 3). Los individuos < 2 m representan del 64-69% en Zapotitlán y en Tilapa, por lo que se puede suponer que existe reclutamiento de nuevos individuos en ambas poblaciones. Por el contrario, los individuos > 7 m representan sólo el 8-12% en Zapotitlán y en Tilapa, respectivamente. No se encontraron diferencias significativas entre las estructuras de las poblaciones ($D= 0.06$, g.l. 249,224, $p > 0.05$).

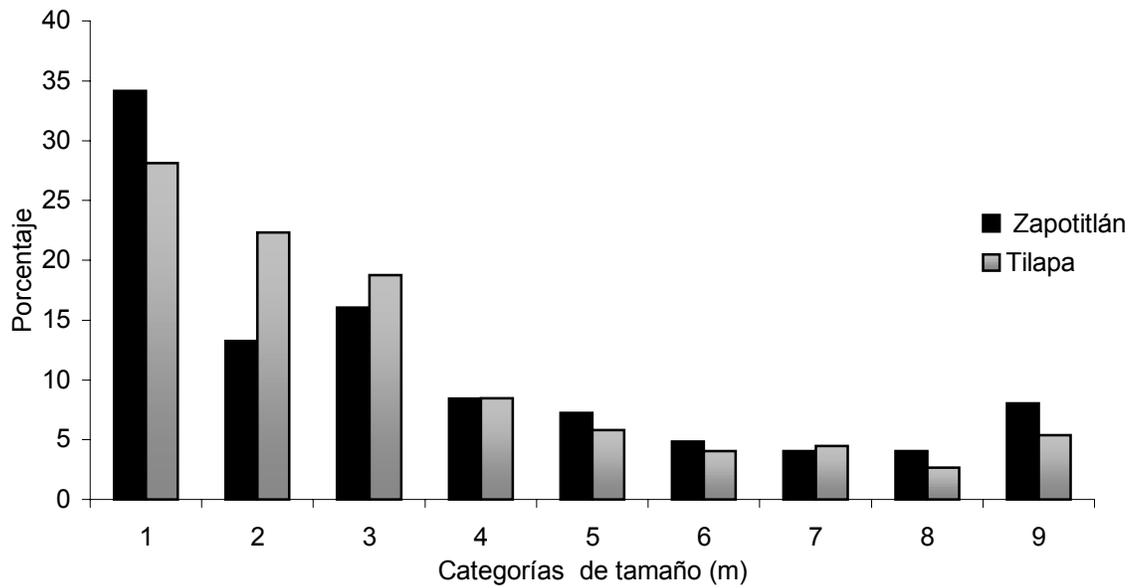


Fig. 3. Estructura de tamaños de las poblaciones de *S. stellatus* en Zapotitlán y San José Tilapa. Las categorías corresponden a los siguientes rangos de altura: 1) 0-0.50 m, 2) 0.50-1.0 m, 3) 1.0-2.0 m, 4) 2.0-3.0 m, 5) 3.0-4.0 m, 6) 4.0-5.0 m, 7) 5.0-7.0 m, 8) 7.0-9.0 m, 9) >9.0 m.

Finalmente, se encontró que el número de ramas por individuo de *S. stellatus* varía significativamente entre las poblaciones. Las plantas en Zapotitlán presentaron 3.1 ± 0.2 ramas ($n = 249$), mientras que en Tilapa tuvieron 2.6 ± 0.14 ($n = 224$) ($t = 9.65$, g.l. = 470, $p < 0.00001$).

Características reproductivas

Los individuos de *S. stellatus* en Zapotitlán y Tilapa difieren en el número de frutos producidos. Las plantas de Zapotitlán produjeron en promedio 18.5 ± 4.3 (n=38) frutos, en tanto que en Tilapa sólo produjeron 4.9 ± 0.7 (n= 10). Estas diferencias fueron significativas ($t= 2.78$, g.l.= 46, $p =0.008$). De la misma manera, el número de frutos para las distintas categorías de tamaño fue diferente, entre ambas localidades (Fig. 4). En Zapotitlán se encontraron individuos reproductivos desde la categoría de 1.0-2.0 m, en tanto que en Tilapa únicamente se registraron a partir de la categoría de 2.0-3.0 m. El número de frutos en Zapotitlán incrementó con el tamaño de la planta, variando desde 2 hasta más de 160, mientras que en Tilapa permaneció más o menos constante, 2-8. Estas diferencias fueron significativas ($\chi^2= 55$, g.l.= 6, $p= 0.00001$).

Las características de los frutos de ambas poblaciones también muestran diferencias entre sí (Tabla 1). Los frutos de Zapotitlán son más pesados que los de Tilapa ($t= 3.10$, g.l. 30, $p=0.00418$), aunque el número de semillas por fruto fue muy similar, no encontrándose diferencias significativas entre las poblaciones ($z= 6.83$, g.l.19.34, $p >0.05$).

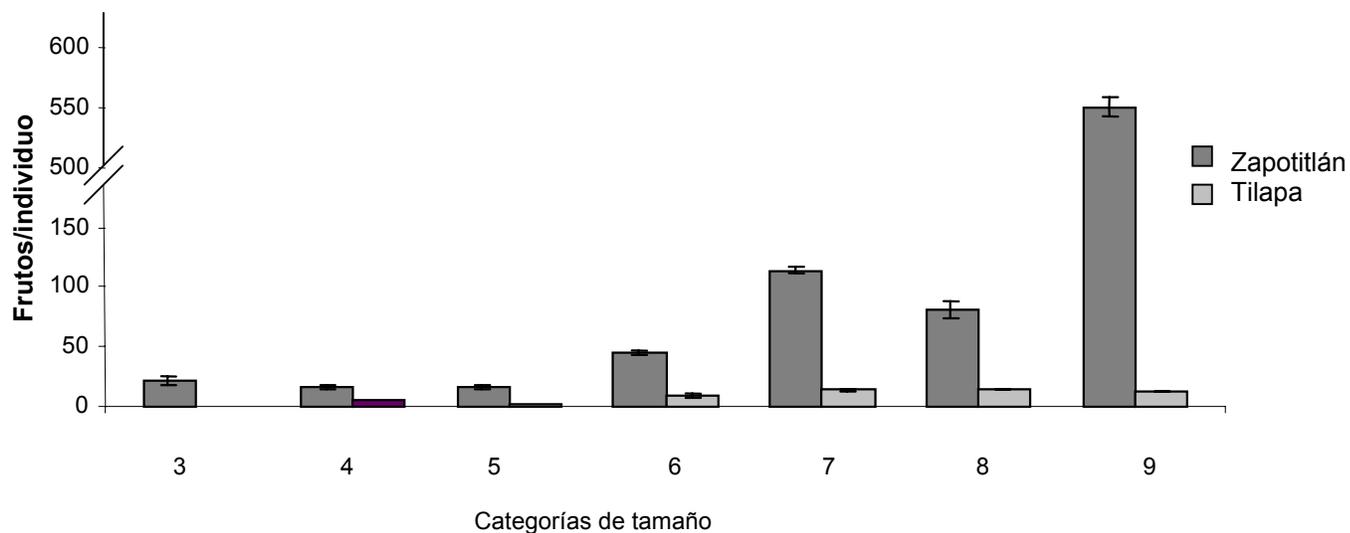


Fig. 4. Número promedio de frutos / individuo para distintas categorías de tamaño. Las categorías empleadas son las mismas que las señaladas en la figura 3.

Tabla 1. Promedio (\pm error estándar) de algunas características de los frutos de las poblaciones de *S. stellatus* en Zapotitlán de las Salinas y San José Tilapa.

| CARACTERÍSTICAS | Zapotitlán de las Salinas | San José Tilapa |
|------------------------|----------------------------|--------------------------|
| Peso (g) | 41.20 \pm 4.99, n= 26 | 24.82 \pm 1.69, n= 13 |
| Largo (mm) | 41.03 \pm 1.36, n= 26 | 37.39 \pm 1.12, n= 18 |
| Ancho (mm) | 40.93 \pm 1.31, n= 26 | 34.19 \pm 0.86, n= 18 |
| No. de semillas | 1028.76 \pm 54.85, n= 34 | 1090 \pm 100.69, n= 19 |

Reproducción sexual y propagación vegetativa

En ambas poblaciones, la propagación vegetativa fue el mecanismo dominante de reproducción de *S. stellatus* y no se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones ($\chi^2= 2.35$, g.l. 1, $p= 0.13$). Del total de individuos analizados < 0.50 m, 90-97% provenían de ramas postradas en el suelo. Solamente, una pequeña proporción de las plantas observadas fueron originadas por semilla y se encontraron particularmente asociadas a arbustos o árboles como *Prosopis laevigata* y *Mimosa luisana* (Fig. 5).

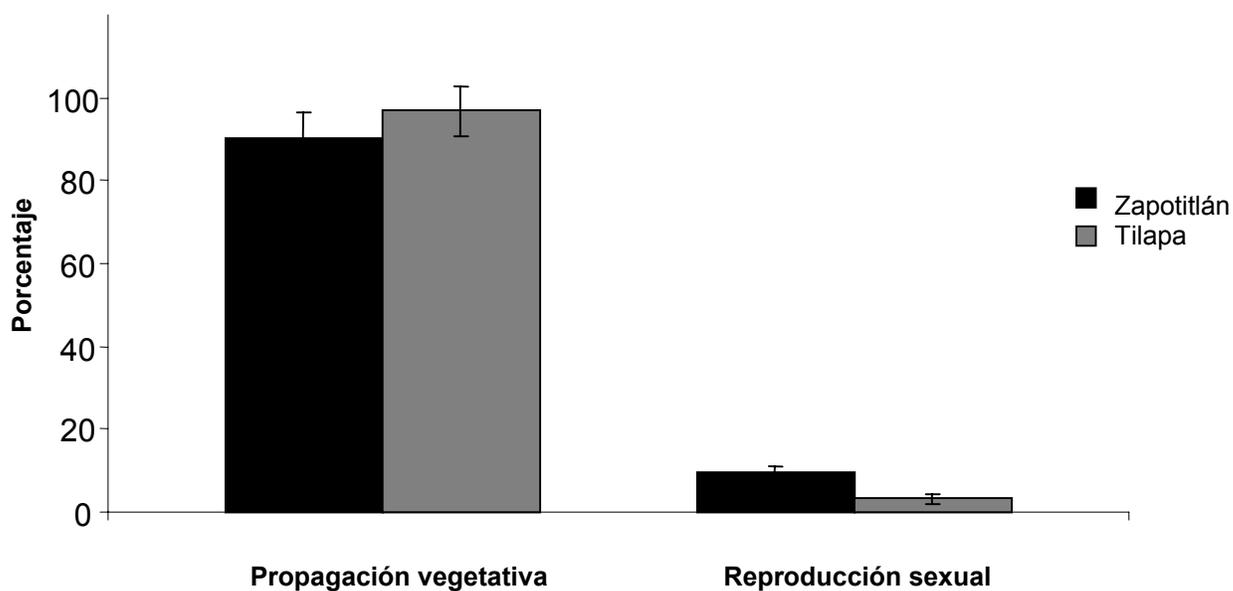


Fig.5. Reproducción sexual y propagación vegetativa de *S. stellatus* en las poblaciones de Zapotitlán y Tilapa.

Germinación y sobrevivencia

La germinación de las semillas de *S. stellatus* varió de acuerdo a la localidad de origen. Las semillas colectadas en Tilapa germinaron al cuarto día de iniciado el experimento y las de Zapotitlán dos días después (Fig. 6). Sin embargo, el porcentaje final de semillas germinadas fue mayor para Zapotitlán (42.5%) que para Tilapa (28%). No obstante lo anterior, no se encontraron diferencias significativas entre ambas poblaciones ($t= 1.974$, g.l. 14, $p=0.068$).

De la misma manera, los índices de germinación entre las poblaciones no mostraron diferencias significativas ($U= 21.5$, $p= 0.27$).

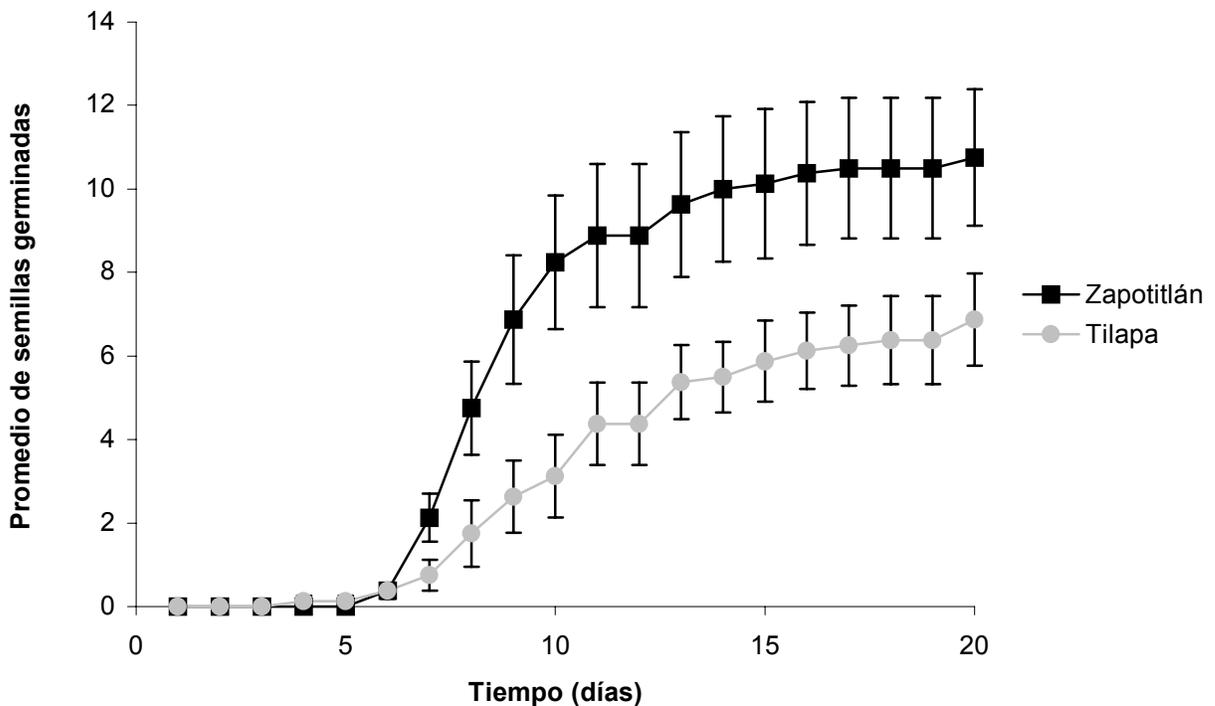


Fig. 6. Promedio de germinación de semillas de *S. stellatus* provenientes de dos localidades distintas.

Con respecto a la sobrevivencia, tanto el origen de las semillas (LR= 9.67, g.l. 1, $p= 0.00187$) como las condiciones ambientales (LR= 106.02, g.l.=1, $p=0.00001$), afectaron el número de plántulas que sobrevivieron después de 100 días de iniciado el experimento. De la variación total de los datos, la localidad explicó el 8.5% mientras que el ambiente explicó el 91.5%. La sobrevivencia fue mayor para las plántulas cuyas semillas provenían de frutos de Zapotitlán en comparación con aquellas que provenían de Tilapa. Por otra parte, las condiciones ambientales bajo arbustos de *Mimosa luisana* favorecieron más la sobrevivencia de las plántulas que los espacios desprovistos de vegetación (Fig. 7).

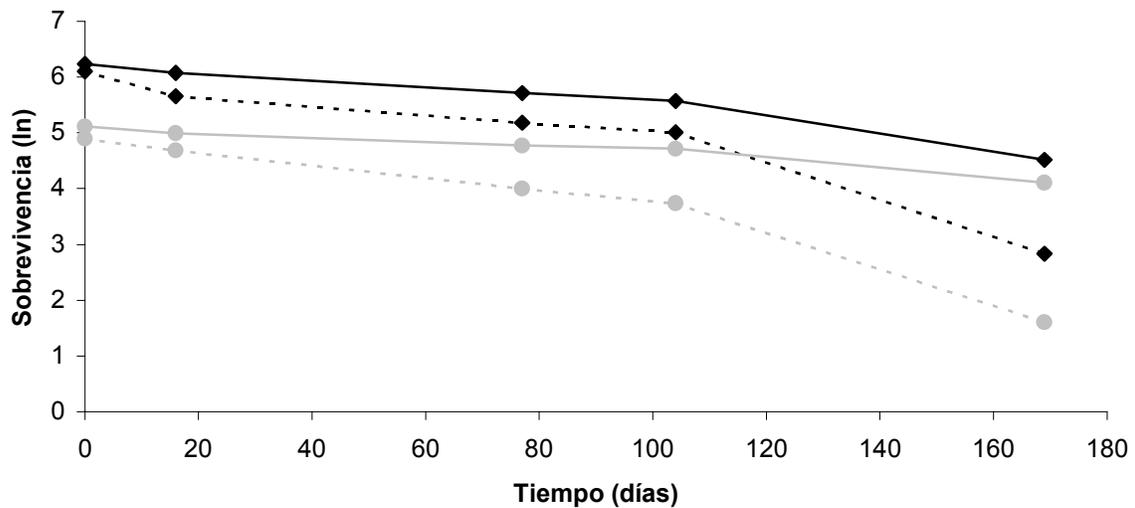


Fig. 7. Sobrevivencia de las plántulas de *S. stellatus* obtenidas de semillas colectadas en Zapotitlán (líneas negras) y Tilapa (líneas grises). La línea continua representa el no. de plántulas vivas bajo arbustos; la línea discontinua corresponde al número de plántulas vivas en espacios abiertos.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en el presente trabajo muestran que las poblaciones silvestres de *S. stellatus* en Zapotitlán de las Salinas y San José Tilapa son similares cuando se comparan la densidad, estructura de tamaños, modo de propagación, y establecimiento. Sin embargo, difieren significativamente en el número y tamaño de frutos producidos.

La densidad fue > 35 individuos/500 m² en ambas poblaciones. Estos valores son intermedios respecto a los reportados por Medina (2000) para la misma especie, que van de 13-45 individuos/500 m². En comparación con otras especies columnares de la región como *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Valiente-Banuet *et al.*, 1997) y *Escontria chiotilla* (Ortega, 2001), la densidad de *S. stellatus* resultó baja y sólo fue mayor que la reportada para *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguín, 1998). La densidad encontrada para *S. stellatus* puede estar influenciada por procesos naturales y/o humanos. En cuanto a los procesos naturales que pueden afectar la densidad de esta especie, existen factores intrínsecos como una baja producción o viabilidad de las semillas, o una alta mortalidad de las plántulas. Los factores extrínsecos como la precipitación y las características del suelo, también pueden influir. Con respecto a este último punto, se han reportado densidades altas de cactáceas columnares en suelos recientes y de texturas gruesas (Silva, 1996; Medina, 2000; Ortega, 2001). Asimismo, la intensificación de actividades humanas tales como la eliminación selectiva o la

recolección pueden también favorecer o disminuir el número de individuos en una población (Bye, 1993).

La estructura de tamaños de *S. stellatus* en ambas localidades muestra, por un lado, una clara tendencia a disminuir el número de individuos conforme aumenta la altura y, por otro, una alta presencia de plántulas y juveniles, lo que sugiere un alto reclutamiento. Esta estructura coincide con la descrita por Medina (2000) para *S. stellatus* y con la de otras especies columnares como *N. tetetzo* (Valiente-Banuet, *et al.*, 1991b), y *E. chiotilla* (Ortega, 20001). Sin embargo, difiere de la estructura reportada para otras cactáceas columnares como *Lophocereus schottii* (Parker, 1989), *N. macrocephala* (Esparza-Olguín, 1998) y *S. thurberi* (Bustamante, 2003), en las que es notable la ausencia de individuos pequeños debido a un escaso reclutamiento. La alta presencia de individuos < 0.5 m de *S. stellatus* encontrada en ambas localidades podría explicarse por la facilidad con que esta especie se propaga vegetativamente. Este mecanismo permite el mantenimiento de las poblaciones a través de la permanencia de los fenotipos exitosos (Abrahamson, 1980; Casas *et al.*, 1999b), aún cuando, la reproducción sexual sea baja (Abrahamson, 1980; Mandujano *et al.*, 2001). Sin embargo, la frecuente propagación vegetativa puede disminuir la diversidad genética, ya que no involucra la recombinación de los genes (Abrahamson, 1980, Mandujano *et al.*, 2001). Una alta diversidad genética permitiría enfrentar los posibles cambios ambientales a través de la sobrevivencia y reproducción diferencial de los distintos genotipos, contribuyendo así al mantenimiento de las poblaciones (Mandujano *et al.*, 2001). Por otro lado, la dispersión y colonización de nuevos sitios tampoco es

favorecida por la propagación vegetativa. La distancia entre los individuos originados por este mecanismo y la planta que los produjo es menor, en comparación con los individuos derivados de la reproducción sexual. Lo anterior, incrementa la posibilidad de competencia entre progenitores y descendientes por los mismos recursos, así como también la mortalidad de estos últimos por organismos asociados (por ejem. patógenos) con la planta progenitora (Silvertown, 1982; Eriksson y Jacobsson, 1999). Es necesario realizar trabajos sobre genética y dispersión de las semillas de *S. stellatus* para comprobar las ideas anteriores.

La propagación vegetativa no es un modo de reproducción común en cactáceas columnares (Gibson y Nobel, 1986) ya que solamente se ha registrado para *L. schottii* (Parker, 1989), así como para algunas especies de los géneros *Myrtillocactus* y *Pachycereus* (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Las cactáceas columnares son plantas de ciclo de vida largo que presentan una gran cantidad de biomasa, por lo que destinan una elevada cantidad de sus recursos a la sobrevivencia de los individuos (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Debido a lo anterior, los recursos disponibles para la reproducción son limitados por lo que, desde el punto de vista de las plantas, deberían ser invertidos en el mecanismo que proporcione las mayores ventajas genéticas y evolutivas. En este contexto, la reproducción sexual permite mantener altos niveles de diversidad genética (Hamrick *et al.*, 2002). Sin embargo, la producción de estructuras reproductivas como flores, néctar, polen, semillas y pulpa puede implicar un alto costo energético (Salisbury y Ross, 1994). Además, la probabilidad de establecimiento de nuevos individuos vía semilla es baja debido a los riesgos asociados con la polinización de las flores, la dispersión de las semillas y la depredación

predispersión y postdispersión. En comparación con la reproducción sexual, los costos y riesgos de la propagación vegetativa son relativamente menores. Debido a lo anterior, una especie de planta que invierte sus recursos en ambos mecanismos de reproducción puede incrementar sus posibilidades de dejar descendencia (Parker y Hamrick, 1992).

Con respecto a la producción de frutos / planta, ésta fue significativamente mayor en Zapotitlán que en Tilapa, lo mismo que para las categorías de tamaño. La baja producción de frutos en Tilapa podría deberse a lesiones en las ramas provocadas por un hongo (Dr. Rodolfo de la Torre, comunicación personal), ya que se ha reportado que las enfermedades también afectan la fecundidad (Stephenson, 1980 en Bustamante, 2003). Aparentemente, las plantas de *S. stellatus* que crecen en Tilapa presentan una mayor proporción de daño que aquellas que crecen en Zapotitlán. Es necesario realizar estudios fitopatológicos para poner a prueba estas ideas.

De la misma manera, los frutos de las plantas que crecen en Tilapa fueron de menor tamaño que los producidos por las plantas de Zapotitlán, aunque no se observaron diferencias significativas en el número promedio de semillas por fruto entre las dos poblaciones. Los frutos de *S. stellatus* son de mayor tamaño que los producidos por otras especies de cactáceas columnares como *L. schottii* (Parker, 1989), *N. tetezo* (Godínez-Álvarez *et al.*, 2002) y *S. thurberi* (Bustamante, 2003). Sin embargo no existen diferencias notables en el número de semillas por fruto debido a que las cactáceas columnares producen alrededor de 1000 semillas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). No obstante la alta producción de semillas de *S. stellatus*, el número de plántulas encontrado en campo fue bajo, lo que refuerza la

idea de que el alto reclutamiento encontrado para ambas poblaciones se debe principalmente a los individuos provenientes de propagación vegetativa. La baja presencia de plántulas puede asociarse con factores que afecten la germinación y la sobrevivencia, como el suelo, la humedad, la depredación y el pastoreo, entre otros. La disponibilidad de agua, es sin duda crítica durante estas etapas (Nobel, 1988, Valiente-Banuet *et al.*, 2002, Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Medina (2000) sugiere que los suelos más desarrollados retienen poca humedad debido a que son poco profundos y presentan una gran cantidad de arcillas; lo que dificulta la etapa de establecimiento en *S. stellatus*. En relación al pastoreo, éste es más intenso en la localidad de Tilapa, principalmente de cabras, y probablemente pudo haber afectado la sobrevivencia de las plántulas. Con respecto a la germinación, el porcentaje obtenido en laboratorio fue bajo. Estos resultados coinciden con los reportados para la misma especie por Rojas-Aréchiga *et al.* (2001) y por Medina (2000) cuyos porcentajes fueron bajos en relación con los de otras cactáceas columnares como *L. schotti* (81.6%), (Parker, 1989) y *Neobuxbaumia macrocephala* (79-85%) (Esparza-Olguín, 1998). De acuerdo a los experimentos realizados por Rojas-Aréchiga *et al.* (2001) se sugiere que las semillas de *S. stellatus* necesitan un periodo de post-maduración para alcanzar mayores porcentajes de germinación.

En relación a la sobrevivencia, ésta fue mayor, al encontrarse las plántulas bajo arbustos de *M. luisana* que en espacios abiertos. Esta asociación se conoce como nodricismo y se relaciona con el microambiente que se forma bajo la sombra del arbusto o árbol (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet, 1991; Godínez, 2001; Sosa y Fleming, 2002). Entre los beneficios más importantes para las plántulas

proporcionados por las nodrizas se encuentran la protección contra la radiación solar, la disminución de la evapotranspiración (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1991c), la fertilidad del suelo (Franco y Nobel, 1989; Álvarez y Montaña, 1997), entre otros. Este patrón de nodricismo es común para varias cactáceas columnares, como *Carnegiea gigantea* (Franco y Nobel, 1989), *Neobuxbaumia tetezo*, *Cephalocereus hoppenstedtii* (Valiente-Banuet *et al.*, 1991a; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Valiente-Banuet *et al.*, 1991c), *Pachycereus pringlei* (Silva, 1996), *N. macrocephala* (Esparza-Olguín, 1998) y *E. chiotilla* (Ortega-Baes, 2001).

En conclusión, los resultados obtenidos en este trabajo muestran que las poblaciones silvestres de *S. stellatus* difieren en algunos aspectos demográficos. Dichos aspectos afectan el uso que los pobladores locales pueden hacer de las poblaciones silvestres de esta especie. Así, la alta propagación vegetativa de *S. stellatus* puede determinar en el largo plazo, una disminución de la variabilidad genética existente en las poblaciones y, por tanto, de los genotipos que podrían propagarse. En el caso de Tilapa, la baja producción de frutos y su pequeño tamaño, difícilmente podrían satisfacer la colecta para el autoconsumo y/o la comercialización regional. En este caso probablemente es recomendable realizar estudios fitopatológicos para determinar los efectos del hongo sobre la población. Asimismo, podrían realizarse estudios de germinación y sobrevivencia de plántulas para incrementar el establecimiento de los individuos producidos sexualmente. En el caso particular de Zapotitlán, posiblemente la alta producción de frutos podría permitir su comercialización e industrialización, en el mediano y largo plazo. El conocimiento de los principales aspectos demográficos de *S.*

stellatus y como varían entre las poblaciones silvestres contribuye a garantizar el uso por parte de los pobladores locales de esta especie.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrahamson, W. 1980. Demography and vegetative reproduction. En: Solbrig, O. (editor). Demography and evolution in plant populations. Blackwell Scientific Publications, U.S.A.
- Álvarez, M. y C. Montaña. 1997. Germinación y supervivencia de cinco especies de cactáceas del Valle de Tehuacán: implicaciones para su conservación. Acta Botánica Mexicana 40:43-58.
- Álvarez-Toledano, O. y N. Mariano. 2002. Estudio sobre propagación del pitayo (*Stenocereus stellatus* [Pfeiffer] Riccobono: Cactaceae) en el municipio de Tepalcingo, Morelos. En: III Simposio Internacional sobre la flora silvestre en zonas áridas, Universidad de Sonora, Unidad Norte, Hermosillo, México, 43-58 pp.
- Barbour, M.G., J.H. Burk y W.D. Pitts. 1987. Terrestrial Plant Ecology. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., California, U.S.A.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I UNAM. México.
- Bustamante, E. 2003. Variación espacial y temporal en la reproducción y estructura poblacional de *Stenocereus thurberi*: una cactácea columnar del matorral costero del sur de Sonora, México. Tesis de maestría. Instituto de Ecología, UNAM, México, 94 pp.
- Bye, R. 1993. The role of humans in the diversification of plants in México. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (editores). Biological diversity of Mexico: Origins and distribution. Oxford University Press.

- Casas, A. y A. Valiente-Banuet. 1995. Etnias, recursos genéticos y desarrollo sustentable en zonas áridas y semiáridas de México. IV Curso sobre desertificación y desarrollo sustentable en América Latina y el Caribe. Red de formación ambiental para América Latina y el Caribe (PNUMA), Red de cooperación Técnica en zonas áridas y semiáridas de América Latina y el Caribe (FAO) y Colegio de Postgraduados en Ciencias agrícolas. México, 37-66 pp.
- Casas, A., J. Caballero, C. Mapes y S. Zárate. 1997a. Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. Boletín de la Sociedad Botánica de México 61:31-47.
- Casas, A., B. Pickersgill, J. Caballero y A. Valiente-Banuet. 1997b. Ethnobotany and domestication in Xoconochtli, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. Economic Botany 3:279-292.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet y J. Caballero. 1998. La domesticación de *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono (Cactaceae). Acta Botánica Mexicana 62:129-140.
- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banuet, J.A. Soriano y P. Dávila. 1999a. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central México. American Journal of Botany 4:522-533.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 1999b. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. American Journal of Botany 4:534-542.

- Casas, A. y G. Barbera. 2000. Mesoamerican domestication and diffusion. En: Nobel, P. (editor). *Cacti. Biology and uses*. University of California Press, U.S.A.
- Casas, A. 2002. Uso y manejo de cactáceas columnares mesoamericanas. *Cactáceas y suculentas mesoamericanas Tomo XLVII* 1:11-18.
- Contreras, C. y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51: 89-102.
- Dávila, P., J.L. Medina, R. Ramírez, A. Salinas, A. Sánchez-Ken y P. Tenorio. 1993. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Listados florísticos de México X. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Dawson-Saunders, B. y R.G. Trapp. 1993. Bioestadística médica. El Manual Moderno, México.
- Eriksson, O. Y A. Jakobsson. 1999. Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology* 13:411-423.
- Esparza-Olguín, L. G. 1998. Estudio poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala*: Análisis matricial. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, 62 pp.
- Franco, A. Y P. Nobel. 1989. Effect of nurse plants the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 3:870-886.
- Gibson, A. y P. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard University Press. U.S.A.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia*

- tetezo* in the Tehuacán Valley, México. Canadian Journal of Botany 77:203-208.
- Godínez-Álvarez, H. 2001. El tetecho: historia natural de una cactácea columnar del centro de México. Ciencia 1-2:52-57
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. Y Rojas-Martínez, A. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetezo*. Ecology 83:2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. Botanical Review 69:173-203.
- González-Zertuche, L. y A. Orozco-Segovia. 1996. Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. Boletín de la Sociedad Botánica de México 58:15-30.
- Hamrick, J.L., J. D Nason, T. H. Fleming, y J. M. Nasar. 2002. Genetic Diversity in Columnar Cacti. En: Fleming, T. (editor). Columnar cacti and their mutualists. Evolution, Ecology and Conservation. The University of Arizona Press. U.S.A.
- INEGI. 1983. Carta Edafológica Orizaba E14-6. Escala 1:250,000.
- INEGI. 1997. División territorial del estado de Puebla de 1810 a 1955. México.
- Jordan, W.P. y P.S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment and growth. Botanical Gazette 143:511-517.
- Krebs, J. Ch. 1978. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. 2ª ed. Harper International Edition. U.S.A.
- León de la Luz, J.L. y A. Valiente-Banuet. 1994. Las cactáceas: un recurso natural diverso y predominantemente mexicano. Ciencia y Desarrollo 20:58-65.

- Mandujano, M., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82:344-359.
- Medina, S. J. 2000. Determinación del vigor y el estado reproductivo de *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) a lo largo de una cronosecuencia edáfica en un abanico aluvial en Coxcatlán, Valle de Tehuacán. Tesis de licenciatura. FES Iztacala, UNAM, México, 48 pp.
- Nobel, P.S. 1988. Environmental biology of Agaves and Cacti. Cambridge University Press. U.S.A.
- Ortega, F. 2001. Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM, México, 82 pp.
- Parker, K. C. 1987. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño* 4:294-303.
- Parker, K. C. 1989. Height structure and reproductive characteristics of senita, *Lophocereus schottii* (Cactaceae), in southern Arizona. *The Southwestern Naturalist* 3:392-401.
- Parker, K.C. y J.L. Hamrick. 1992. Genetic Diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany* 79: 86-96.
- Pimienta-Barrios E. y P. S. Nobel. 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp., Cactaceae): an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany* 48:76-83.
- Pyke, D.A. y J.N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67:240-245.
- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Limusa, México.

- Rojas-Aréchiga, M., A. Casas y C. Vázquez-Yanes. 2001. Seed germination of wild and cultivated *S. stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. *Journal of Arid Environments* 49:279-287.
- Salisbury, F.B. y C.W. Ross. 1994. *Fisiología vegetal*. Iberoamericana. México.
- Scheffler, W.C. 1979. *Statistics for the biological sciences*. Addison-Wesley, U.S.A.
- Siegel, S. y N. J. Castellan. 2001. *Estadística no paramétrica. Aplicada a las ciencias de la conducta*. Trillas, México.
- Silva, C. 1996. *Demografía comparativa de Pachycereus pringlei en dos unidades geomórficas contrastantes del paisaje en Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México, 49 pp.
- Silvertown, J. 1982. *Introduction to plant population ecology*. 2a ed. Longman Scientific & Technical. England.
- Silvertown, J. y J. Lovett. 1993. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Scientific Publications, U.S.A.
- Sokal, R. y F. J. Rohlf. 1969. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Blume, Madrid.
- Solbrig, O.T. 1980. *Demography and natural selection*. En: Solbrig, O. (editor). *Demography and Evolution in Plant populations*. Blackwell Scientific Publications, U.S.A.
- Sosa, V. Y T. Fleming. 2002. *Why are Columnar Cacti associated with nurse plants?*. En: Fleming, T. y A. Valiente-Banuet (editores) *Columnar cacti and their mutualists*. Evolution. Evolution, Ecology and Conservation. The University of Arizona Press, U.S.A.

- Valiente-Banuet, A. 1991a. Dinámica del establecimiento de cactáceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodrizas en desiertos. Tesis doctoral. Centro de Ecología-UACPyP del CCH, UNAM, México.
- Valiente-Banuet, A., F. Vite, A. Zavala-Hurtado. 1991b. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2:11-14.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Escurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard y E. Vazquez. 1991c. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2:15-20.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M.d. C. Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 4:452-455.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M. C. Arizmendi, J.L. Villaseñor y J. Ortega. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67:24-74.
- Valiente-Banuet, A., M.d.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, A. Casas, H. Godínez-Álvarez, C. Silva y P. Dávila-Aranda. 2002. Biotic Interactions and Population Dynamics of Columnar Cacti. En: Fleming, T. (editor). *Columnar cacti and their mutualists. Evolution, Ecology and Conservation*. The University of Arizona Press. U.S.A.

- van Groenendael, J., H. d. Kroon y H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 3:264-269.
- van Rheede, K. y van Rooyen, M.W. 1999. *Dispersal biology of desert plants*. Springer-Verlag, U.S.A.
- Zar, J. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, U.S.A.