

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

“Efecto de la heterogeneidad temporal y el disturbio
sobre la dinámica poblacional de dos especies
raras del género *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

BIANCA ARIANA SANTINI GONZÁLEZ



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

TUTOR:

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

2007



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.

A mi abuelita Tela

A mis papas

A mis hermanis

Agradecimientos

Quiero agradecer a mi tutor el Dr. Carlos Martorell quien ha sido un gran maestro, por su tiempo y enseñanzas. A los sinodales que revisaron mi tesis: el Dr. Daniel Piñero, la Dra. Ma. Teresa Valverde y los biólogos César Rodríguez Ortega y Eduardo Peters Recagno, por su tiempo y los comentarios y sugerencias sobre el trabajo escrito. A los que directa o indirectamente me ayudaron a terminar el trabajo: Marco y Mauricio.

A la comunidad de Concepción Buenavista, Oaxaca por permitir que realizara mi trabajo de campo con éxito y apoyar al desarrollo de la ciencia en México. En especial a la Sra. Simona quien nos acogió y alimentó con cariño.

A mis papás y hermanitas por su paciencia.

A mi abuelita por su ejemplo.

A todas mis amigas Ama, Dani, Romi, quienes me apoyaron para seguir cuando las cosas se ponen difíciles.

A Feli por su paciencia y amor.

Gracias a todos.

Este proyecto fue financiado por:

- Semarnat-Conacyt :SEMARNAT-2002-C01-0591

- Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza :A1-00/054

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos de alumno

Autor

Apellido paterno: Santini

Apellido materno: González

Nombres: Bianca Ariana

Teléfono: 56415496

Universidad: Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad: Facultad de Ciencias

Carrera: Bióloga

Número de cuenta: 401105629

2. Datos del tutor

Grado: Dr.

Nombre: Carlos

Apellido paterno: Martorell

Apellido materno: Delgado

3. Datos del sinodal 1

Grado: Dr.

Nombres: Daniel Ignacio

Apellido paterno: Piñero

Apellido materno: Dalmau

4. Datos del sinodal 2

Grado: Dra.

Nombres: María Teresa

Apellido paterno: Valverde

Apellido materno: Valdés

5. Datos del sinodal 3

Grado: Biól.

Nombres: César Edgardo

Apellido paterno: Rodríguez

Apellido materno: Ortega

6. Datos del sinodal 4

Grado: Biól.

Nombres: Edgard Michael

Apellido paterno: Peters

Apellido materno: Recagno

7. Datos del trabajo escrito

Título: "Efecto de la heterogeneidad temporal y el disturbio sobre la dinámica poblacional de dos especies raras del género *Mammillaria* (Cactaceae)."

No. de páginas: 63 p.

Año: 2007

Índice

Tabla de contenido	Página
Resumen	3
Abstract	4
1. Introducción	5
1.1 Heterogeneidad ambiental	5
1.1.1 ¿Qué es la heterogeneidad temporal?	5
1.1.2 Mecanismos de las especies para enfrentar la heterogeneidad temporal	5
1.1.3 Heterogeneidad en ambientes semiáridos	8
1.2. Las cactáceas y la heterogeneidad	8
1.3 Demografía	9
2. Objetivos	12
3. Método	12
3.1 Sitio de estudio	12
3.2 Las especies de estudio	15
3.3 Trabajo de campo	16
3.4 Banco de semillas de <i>M. hernandezii</i>	17
3.4.1 Cálculo de las probabilidades de dispersión en <i>M. hernandezii</i>	18
3.4.2 Cálculo de las probabilidades de transición de las semillas del banco	20
3.4.3 Germinación de semillas	23
3.5 Construcción de la matriz 2001-2002 para <i>M. hernandezii</i>	24
3.6 Modelos periódicos para ambas especies	25
3.6.1 Cálculo de las matrices de sensibilidad: $S_A^{(h)}$ y $S_B^{(h)}$	25

3.6.2 Cálculo de la elasticidad de $B^{(h)}$	26
3.6.3 Permutaciones no cíclicas	26
3.7 Análisis de las elasticidades	27
4. Resultados	29
4.1 Fecundidad y germinación	29
4.2 Matrices de Lefkovitch y de sensibilidad.	30
4.2.1 <i>Mammillaria hernandezii</i>	30
4.2.2 <i>Mammillaria dixanthocentron</i>	33
4.3 Tasas de crecimiento poblacional $\lambda^{(h)}$	35
4.4 Análisis de elasticidad	36
4.4.1 <i>Mammillaria hernandezii</i>	36
4.4.2 <i>Mammillaria dixanthocentron</i>	40
5. Discusión	43
5.1 Banco de semillas de <i>M. hernandezii</i>	43
5.2 Patrones demográficos generales para ambas especies	43
5.3 Matrices de sensibilidad para ambas especies	45
5.4 Tasas de crecimiento poblacional $\lambda^{(h)}$	47
5.4.1 <i>Mammillaria hernandezii</i>	47
5.4.2 <i>Mammillaria dixanthocentron</i>	48
5.5 Análisis de elasticidad	49
6. Conclusiones	52
7. Literatura citada	53
Apéndice: Matrices de transición anuales para ambas especies	58

Resumen

La dinámica y estructura de una población pueden ser influenciadas por la heterogeneidad temporal, siendo éste un factor que actúa con mayor intensidad en las zonas áridas y semiáridas. En este trabajo se evaluó el impacto de la variabilidad temporal sobre la dinámica poblacional de dos cactáceas: *Mammillaria hernandezii* y *Mammillaria dixanthocentron*. Estas especies son endémicas de la región de Tehuacán-Cuicatlán, un área semiárida con presencia de disturbio antropogénico y que experimenta fuertes fluctuaciones en la precipitación a través del tiempo. En *M. hernandezii* se presenta el fenómeno de serotinia (retención de semillas por más de un año), lo que da lugar a un banco de semillas que se almacena en el interior del tallo de la planta madre.

Para poder estimar el impacto de la variación interanual sobre el comportamiento a largo plazo de las poblaciones, se utilizó un modelo matricial periódico que describe los efectos de la variación ambiental cíclica, incorporando así una parte de la heterogeneidad ambiental existente. Se identificaron las tasas vitales más importantes y que más contribuyeron a la tasa de crecimiento proyectada para la población a través del ciclo entero ($\lambda^{(h)}$).

En las poblaciones de *M. hernandezii* se observó un fuerte efecto de la heterogeneidad temporal en los valores de $\lambda^{(h)}$ y en las elasticidades. Este efecto fue más notable en el sitio con mayor perturbación, lo cual sugiere que fue amplificado por el grado de disturbio. En ambas especies el análisis de elasticidad indica que en años adversos las plantas mostraron una estrategia más parecida a la de las especies tolerantes al estrés. Lo mismo puede observarse cuando las plantas se encuentran en sitios perturbados. Por otro lado en las poblaciones de *M. dixanthocentron* la variabilidad temporal no tuvo un impacto tan evidente, al menos en los valores de $\lambda^{(h)}$. Esto pudiera estar relacionado con el tipo de hábitat en el que vive esta especie, el cual puede mantener un microclima constante que amortigua el cambio interanual de las condiciones ambientales.

La tasa de crecimiento poblacional $\lambda^{(h)}$ para ambas especies mostró distintos valores dependiendo del grado de disturbio que experimentan las poblaciones. La permanencia o estasis fue el proceso que más contribuyó a $\lambda^{(h)}$. Esto resulta ser la norma en otras especies de cactáceas. *M. dixanthocentron* parece ser un cacto susceptible al disturbio con características de estrategias tolerantes al estrés. Sin embargo, el elevado crecimiento poblacional en sitios perturbados y las elasticidades para la fecundidad en *M. hernandezii* sugieren que este cacto presenta algunos atributos de plantas ruderales.

Un resultado interesante fue el alto valor de las entradas de sensibilidad que se refieren a la germinación de las semillas del banco en *M. hernandezii*, sugiriendo que éste juega un papel importante en la dinámica de la población. Además, se observó que cuando la planta madre es humedecida las semillas son expulsadas, lo que indica que en la naturaleza éstas pueden ser liberadas cuando hay precipitación abundante y las condiciones son apropiadas para el establecimiento de las plántulas. Así, la serotinia puede constituir una estrategia de apuestas compensatorias en hábitats temporalmente variables y perturbados.

Abstract

A population dynamics and its structure may be influenced by temporal heterogeneity. This is a factor that acts more intensely in arid and semiarid zones. In this study we evaluated the impact of temporal heterogeneity on population dynamics of two cacti: *Mammillaria hernandezii* and *Mammillaria dixanthocentron*. Both species are endemic to the Tehuacán-Cuicatlán region, a semiarid area with presence of anthropogenic disturbance and that experiments strong fluctuations of precipitation through time. The serotiny (seed retention for more than one year) is present in one of the species, *M. hernandezii*. The phenomenon of serotiny (seed retention for more than one year) present in one of the species, *M. hernandezii*, induces the creation of a seed bank that is stored inside the plant.

In order to assess the impact of interannual variability on long-term behavior of populations, we used a periodic matrix model which describes the effects of cyclic environmental variation thus taking into account a part of the existing environmental heterogeneity. The most important vital rates were identified and also their contribution to the long-term population growth rate $\lambda^{(h)}$ throughout the entire cycle.

It was possible to observe temporal heterogeneity's strong effect regarding the $\lambda^{(h)}$ and elasticity values of *M. hernandezii* populations. This effect was most noticeable in the more degraded site suggesting thus that it was amplified by disturbance. In both species, the elasticity analysis showed that in adverse years the plants displayed a strategy more similar to that of stress-tolerant species. The same trend can be observed when plants are found in disturbed sites. On the other hand, according to the $\lambda^{(h)}$ values, temporal variability did not have such an evident impact on *M. dixanthocentron* populations. This may be related to the habitat in which this cactus lives, a forest that can sustain a constant microclimate that buffers interannual changes of environmental conditions.

The population growth rate $\lambda^{(h)}$ for both species showed different values depending on the grade of disturbance present in those populations. The permanence or stasis was the demographic process that most contributed to the $\lambda^{(h)}$ value. This turns out to be a pattern regarding other cacti species. *M. dixanthocentron* appears to be a cactus susceptible to disturbance that has the characteristics of stress-tolerant strategists. However, the high values for $\lambda^{(h)}$ in disturbed sites and the fecundity elasticities suggest that this cactus has some of the attributes of ruderal plants.

An interesting result was the high values for the sensitivity entries referring to germination of the seeds from the bank in *M. hernandezii*, suggesting the bank plays an important role in population dynamics. Furthermore, it was observed that when humidified the mother plant expels its seeds. This indicates that in nature seeds can be liberated when precipitation is abundant and conditions are optimal for seedling establishment. Thus, serotiny can constitute a bet-hedging strategy in disturbed and temporally variable habitats.

1. Introducción

1.1 Heterogeneidad ambiental

1.1.2 *¿Qué es la heterogeneidad temporal?*

En la actualidad varios ecólogos abordan el tema de la heterogeneidad, aunque esto no era así hace algunas décadas. A principios de los cincuentas, la teoría estaba dominada por la idea de que la dinámica ecológica se llevaba a cabo en una escala local en ambientes espacialmente homogéneos y temporalmente constantes (Wiens 1999). Esta idea encajaba bien con el concepto occidental de equilibrio y balance de la naturaleza. La heterogeneidad en el sistema de estudio se percibía como ruido que debía ser eliminado para simplificar el estudio de la naturaleza, por lo que casi todos los modelos matemáticos se desarrollaron bajo el supuesto de que el ambiente permanece estático a lo largo del tiempo. Un ejemplo de ello son los modelos demográficos clásicos en los que se supone un ambiente constante (Caswell 2001).

El estudio de la heterogeneidad y sus efectos se ha abordado con mayor interés desde mediados del siglo XX, usualmente revelando resultados importantes (Wiens 1999). El ruido que se eliminaba por ser difícil de analizar e interpretar (Fowler 1987) fue mirándose con mayor interés y detalle por los ecólogos, hasta ser incorporado y concebido como una parte intrínseca de los sistemas de estudio.

La heterogeneidad ambiental es la variabilidad temporal o espacial de recursos o condiciones (Wilson 1999) y puede ser más o menos evidente dependiendo del tipo de ambiente que se trate. La dinámica de una población puede ser afectada por la heterogeneidad ambiental a través de su influencia en las interacciones inter e intraespecíficas de los individuos, la variabilidad genética, la estructura de edades o tamaños y la evolución de historias de vida, entre los más importantes. (Schaffer 1974, Nakaoka 1996). La heterogeneidad temporal se manifiesta como la variación a lo largo de un año (intraanual) o entre años (interanual) de factores bióticos o abióticos. Es importante considerar la variabilidad temporal y sus efectos sobre la dinámica de una población, ya que muchas veces el ignorarla lleva a la sobreestimación de la tasa de crecimiento poblacional y de las tasas vitales (Doak *et al.* 1994, Nakaoka 1996). Esto resulta relevante si se quieren proponer planes de manejo.

1.1.2 *Mecanismos de las especies para enfrentar la heterogeneidad temporal*

La variabilidad temporal es importante para las poblaciones de organismos sésiles como las plantas, ya que éstas tienen sólo dos opciones: enfrentarla o morir (Kandmon 1993, Wiens 1999, Mandujano *et al.* 2001). La variación temporal abre ventanas de oportunidad (momentos en los que existen las condiciones necesarias para el crecimiento de las poblaciones), mismas que son

aprovechadas por las especies que posean las adaptaciones necesarias para tomar ventaja de estos momentos excepcionales (Pake y Venable 1995, Eriksson y Fröberg 1996). Un ejemplo de lo anterior es la tendencia a presentar reclutamientos masivos cuando hay periodos de lluvia y temperatura favorables en muchas poblaciones de cactáceas (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

En un ambiente temporalmente heterogéneo donde la disponibilidad de recursos varía de manera impredecible es importante que los organismos cuenten con mecanismos que les permitan persistir a través de los periodos desfavorables que se presentan entre las ventanas de oportunidad. Uno de estos mecanismos es el efecto de almacenamiento, el cual se presenta cuando el crecimiento poblacional está en función del reclutamiento y del almacén del potencial reproductivo a través del tiempo (Higgins *et al.* 2000). Ejemplos de ello son el banco de semillas, la latencia, el crecimiento clonal o la alta supervivencia y longevidad de los adultos (Philippi 1993, Higgins *et al.* 2000, Levine & Rees 2004). Las anteriores son una forma de almacenar algún recurso hasta que se presente una temporada favorable. Gracias al banco de semillas o la latencia, la germinación no ocurre inmediatamente, sino cuando se presenta una señal fiable (p. ej., un año que exceda la precipitación promedio) asegurando una mayor germinación y supervivencia (Philippi 1993, Pake *et al.* 1996, Tielbörger y Valleriani 2005). Por otro lado, al tener una alta supervivencia y longevidad, los adultos pueden tener mayor probabilidad a lo largo de su vida de presenciar y obtener los beneficios de eventos propicios. Estos mecanismos permiten a las poblaciones tolerar los periodos poco favorables (Tielbörger y Valleriani 2005).

Con respecto a las semillas, un rasgo importante en ambientes heterogéneos es que sean de vida larga, porque son un estadio de historia de vida poco vulnerable, resistente a las sequías y a la competencia. Esto permite la persistencia durante los años desfavorables (Pake y Venable 1995). Las semillas de vida larga pueden estar asociadas al fenómeno de serotinia, es decir, a la retención de las semillas dentro de la planta madre o en alguna estructura por más de un año, hasta que las condiciones ambientales sean propicias para la germinación y el establecimiento. En estos casos, las semillas son liberadas cuando se presentan ciertos eventos clave, como el fuego o la lluvia, que indican la llegada de condiciones apropiadas. Por ello, la serotinia es un mecanismo mediante el cual las especies pueden lidiar con ambientes impredecibles (Schwilk y Ackerly 2001, Rodríguez-Ortega *et al.* 2006). Además, la serotinia es ventajosa comparada con el almacén de semillas en el suelo, ya que las protege del granivorismo y otros factores de mortalidad (Lamont y Enright 2000).

Todo lo anterior sugiere que distintas especies vegetales han adquirido diferentes características de historias de vida que les permiten aprovechar los años favorables. Existen varias teorías en torno a las estrategias que presentan las especies que habitan en ambientes heterogéneos.

La teoría de apuestas compensatorias (*Bet-hedging*) sugiere que el organismo producirá el *mismo* número de descendientes en cada evento reproductivo sin importar si el año es benéfico o no (Schaffer 1974). Para el caso de las plantas, la teoría de apuestas compensatorias adquiere dos modalidades. La primera señala que independientemente de que se presenten las condiciones necesarias para la dispersión y/o la germinación, no todas las semillas lo harán, permaneciendo latentes para dispersarse y/o germinar en años subsecuentes (Philippi 1993). La segunda plantea que, evolutivamente, las plantas que reservan recursos para sobrevivir y así poder reproducirse al siguiente año —el cual pudiera ser favorable— contarán con una ventaja. Si se apostara toda la descendencia en un solo año, y éste resultara desfavorable, se reduciría mucho la probabilidad de que los descendientes sobrevivieran afectando negativamente a la adecuación.

Grime (1974) estableció tres estrategias que pueden seguir las plantas y que responden a la heterogeneidad ambiental dada, entre otras cosas, por el grado de disturbio, estrés y competencia: las ruderales (R) son plantas capaces de aprovechar el disturbio frecuente que puede causar la liberación de recursos o la reducción en la competencia por eliminación temporal de otras especies; las competidoras (C) crecen en sitios con poco disturbio y estrés; y las tolerantes al estrés (S) son plantas con bajas tasas de crecimiento por desarrollarse en ambientes con estrés continuo y severo. El estrés, según Grime (1979), es cualquier limitación externa que frene o reduzca la productividad de la vegetación o parte de ella. De acuerdo con trabajos realizados en ambientes áridos y semiáridos, la fuente más importante de estrés está en la escasez de agua (Noy-Meir 1976, Fowler 1986). Entonces, ¿qué tipo de estrategias esperaríamos encontrar en ambientes semiáridos que son temporalmente variables? Según Grime (1974), las especies que encontraríamos serían un caso intermedio entre los estrategias R, que podrían aprovechar pulsos favorables de abundancia de recursos, y los estrategias S que tolerarían el estrés (*i.e.*, sequía) y crecerían lentamente.

Como conclusión de lo anterior, podemos decir que la heterogeneidad temporal moldea evolutivamente los caracteres de la historia de vida, ya que las plantas desarrollan mecanismos que les permiten enfrentar las características cambiantes del ambiente (Schaffer 1974, Nakaoka 1996, Schwilk y Ackerly 2001). Además, la heterogeneidad temporal favorece la coexistencia de diferentes especies cuando éstas se ven beneficiadas en años distintos. Mientras que unas pueden crecer o reproducirse y así lograr que sus poblaciones crezcan, otras sólo permanecen y esperan la oportunidad para reclutar nuevos individuos o crecer. Así, las especies separan sus procesos biológicos en el tiempo y pueden coexistir (Fowler 1986, Pake y Venable 1995).

1.1.3 *Heterogeneidad en ambientes semiáridos*

En la naturaleza existen distintos tipos de ambientes, unos más heterogéneos que otros. En este sentido, no se espera que una planta individual que habita en un bosque tropical lluvioso se enfrente a una mayor variación e impredecibilidad en los factores o recursos como lo hace un cacto que habita en un ambiente semiárido. Las zonas áridas y semiáridas se distinguen no sólo por su escasa precipitación anual, sino por la *impredecibilidad* en la cantidad y distribución temporal precisa de las lluvias. Mientras más árida sea una zona, más heterogénea en el tiempo será, ya que tendrá mayores fluctuaciones intra e interanuales en la precipitación (Griffiths 1972). Dado que el factor limitante en estos ambientes es el agua, de la cual dependen eventos importantes como la germinación y el reclutamiento de las plántulas, muchas especies se verán fuertemente afectadas por la variación temporal de este recurso. Dentro de la República Mexicana encontramos grandes extensiones de matorrales xerófilos y pastizales semiáridos (Challenger 1998), cuyos ambientes temporalmente variables son el hábitat de la mayoría de especies de cactáceas (Bravo 1978).

1.2. Las cactáceas y la heterogeneidad

Las cactáceas, siendo perennes y longevas, enfrentan toda la variabilidad interanual de los desiertos. De esta variabilidad dependen eventos demográficos como la germinación y el reclutamiento (Godínez-Álvarez *et al.* 2003), procesos que pueden impactar notablemente sobre el crecimiento poblacional (Valverde *et al.* 2004). En general, los cactus son especies de crecimiento lento por lo que muchos individuos de estas especies mueren antes de completar su ciclo de vida y alcanzar a reproducirse. Por esta razón deben aprovechar al máximo cada temporada de lluvias para establecerse, crecer, reproducirse o germinar. Una temporada de lluvias puede ser aprovechada de varias formas por los cactus. Por ejemplo, si existe un banco de semillas, éstas pueden germinar en el momento en que ocurra la precipitación (Cohen 1966; Venable y Lawlor 1980). Algunos cactus globosos retienen el fruto en el interior de sus tallos, almacenando sus semillas por más de un año (serotinia; Rodríguez-Ortega y Franco 2001, Rodríguez-Ortega *et al.* 2006). Esto protege a las semillas de la depredación y funciona como un banco almacenado dentro del tallo. Posiblemente algunos cactus han desarrollado la serotinia como una estrategia de apuestas compensatorias que les permite aprovechar los pulsos de lluvia (Rodríguez-Ortega *et al.* 2006). El reclutamiento, que no sólo es sexual sino también clonal, aumentará cuando haya un periodo favorable de lluvia (Eriksson y Fröborg 1996, Mandujano *et al.* 2001). Por ello, la incorporación de nuevos individuos a la población en plantas longevas ocurre sólo esporádicamente (Godínez-Álvarez *et al.* 2003, Esparza-Olguín *et al.* 2005), volviéndose difícil de observar.

Los efectos de la heterogeneidad temporal en plantas suculentas pueden verse amplificados por el disturbio antropogénico, lo cual se refleja en la tasa de crecimiento poblacional. El disturbio puede interferir con procesos biológicos como el reclutamiento e incluso afectar de manera negativa al crecimiento de las poblaciones de estas especies (Ureta 2006, Martorell en prensa). En general se considera que las suculentas son vulnerables ante el disturbio antropogénico sobre todo si su hábitat es restringido (Contreras y Valverde 2002, Valverde *et al.* 2004), aunque algunas pueden verse favorecidas por él (Martorell y Peters 2005, Ureta 2006). La variabilidad temporal y el disturbio podrían afectar otras tasas vitales además del reclutamiento en las poblaciones de estas plantas longevas, por lo que es importante averiguar cuáles y de qué manera, para así conocer mejor la historia de vida de estos organismos. Este es uno de los objetivos de los estudios demográficos.

1.3 Demografía

La demografía es una herramienta cuantitativa que permite conocer la dinámica de una población a partir de datos sobre la estructura poblacional y sobre los parámetros demográficos básicos (natalidad, mortalidad, emigración e inmigración; Caswell 2001). Una población puede estar compuesta por individuos de diferente edad o tamaño, los cuales se pueden clasificar en distintas categorías. Éstas incluyen individuos que tienen características y experimentan procesos biológicos similares. Así, a través del tiempo, cada individuo perteneciente a una categoría tiene ciertas probabilidades de transitar a otras o permanecer en la misma. A través de la reproducción, un individuo puede contribuir con nuevos organismos a otras categorías. Estas probabilidades de transición o tasas vitales pueden ser organizadas en una matriz que nos dirá la proporción de individuos que van de una categoría a otra en un tiempo dado o el número de descendientes que deja un organismo de una categoría dada. Una matriz **A** (Fig 1.) es un arreglo de números en filas y columnas en donde se incorporan las tasas vitales promedio de los individuos de cada categoría (Caswell 2001). Si esta matriz se multiplica por un vector **n(t)**, que incluye el número de individuos que hay en cada categoría al tiempo *t*, el resultado será la estructura de la población al tiempo *t + 1*. Generalmente la unidad de tiempo empleada en la proyección es de un año. Este procedimiento puede repetirse con los vectores resultantes proyectando el comportamiento de la población hacia el futuro. A la larga, al seguir iterando el procedimiento se obtienen ciertos valores estables, como la tasa de crecimiento (λ) o la estructura de tamaños o edades. La matriz puede mantenerse constante a lo largo del proceso si es que las tasas vitales que contiene no varían, o puede cambiar en el tiempo dependiendo de factores extrínsecos o intrínsecos (Caswell 2001)

		Categoría de un individuo al tiempo t			
		0	1	2	3
Categoría del individuo en el tiempo $t + 1$	0	P	R	F	F
	1	C	P	R	R
	2	C	C	P	R
	3	C	C	C	P

Figura 1. Ejemplo de una *matriz de transición A*. Los procesos demográficos correspondientes a cada celda son P: *permanencia* o *estasis*, R: *retrogresión*, C: *crecimiento*, F: *fecundidad*.

La matriz incluye la información demográfica per cápita para cada año, es decir, la fecundidad (en el primer renglón), las probabilidades de permanencia (en la diagonal), la retrogresión (por arriba de la diagonal) y crecimiento (por debajo de la diagonal; Fig. 1). La retrogresión se refiere al paso de un individuo de una categoría de mayor tamaño a otra de menor, mientras que a la probabilidad de que un individuo permanezca en su misma categoría de un año al siguiente se le conoce como permanencia. Esta es una tasa vital importante y común en cactáceas, ya que tiene los valores más altos en la matriz de transición para las categorías de adultos, además de que es el proceso demográfico que más contribuye al valor de λ (Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

Los modelos matriciales clásicos describen la dinámica poblacional bajo el supuesto de que el ambiente es constante. Por lo tanto, las tasas vitales de la matriz **A** no cambian (Caswell 2001). Es por esta razón que dichos modelos se aproximan poco a la realidad biológica, ya que no incorporan la variación interanual de los factores externos ni sus efectos sobre los procesos demográficos. Para poder evaluar las consecuencias de la heterogeneidad temporal sobre la dinámica de una población es necesario incorporar en el modelo las variaciones anuales de las tasas vitales, generalmente a través matrices correspondientes a diferentes condiciones ambientales. Entre estos modelos están los periódicos, que se usan para describir los efectos de la variación cíclica ambiental de tipo estacional o interanual en la dinámica poblacional (Caswell y Trevisan 1994). Este tipo de modelos opera bajo el supuesto de que los años tienen una secuencia estricta en la manera en la que se presentan. Por ejemplo, si observamos tres tipos de años, A (lluvioso), B (seco) y C (normal) en esa secuencia, el modelo periódico se basaría en el supuesto de que al año A siempre le sigue el B, a éste el C y luego el A, de manera que el ciclo empieza y termina en el mismo punto (Caswell y Trevisan 1994). La tasa de crecimiento poblacional que abarca el ciclo

entero $\lambda^{(h)}$, integra todas las fases de éste y nos dice a qué velocidad crece la población en un periodo dado de años (Caswell y Trevisan 1994).

Los procesos demográficos de cada año h están representados por una matriz $\mathbf{B}^{(h)}$, respecto a la cual es posible hacer un análisis de perturbación. Éste abarca el cálculo de la sensibilidad, relacionada con el efecto potencial que sobre $\lambda^{(h)}$ tendrían cambios absolutos en cada una de las entradas de $\mathbf{B}^{(h)}$, y de la elasticidad que evalúa el efecto proporcional sobre $\lambda^{(h)}$ de cambios proporcionales en cada una de las tasas vitales. Esto se calcula para cada una de las fases del ciclo ambiental (Caswell y Trevisan 1994). En un mundo donde la heterogeneidad en las condiciones ambientales es la norma (Stewart *et al.* 1999) no hay por qué esperar que los años tengan una secuencia estricta. Por esta razón es importante observar los cambios en $\lambda^{(h)}$ causados por un cambio en el orden en que se presentan los años. Para ello se generan todas las secuencias posibles de los años observados, y se analiza cada una ellas (Golubov *et al.* 1999, Mandujano *et al.* 2001).

Este trabajo es un análisis demográfico de dos especies del género *Mammillaria* (Cactaceae) cuyas poblaciones están expuestas a distintos grados de disturbio. Ambas cactáceas están dentro del apéndice II de CITES y bajo protección especial en la NOM-059-SEMARNAT - 2001. Este hecho hace de sus poblaciones un blanco importante para la conservación y la información generada en este trabajo puede ser de utilidad si se quieren proponer planes de manejo a futuro. Además, es interesante comparar dos especies que, si bien pertenecen al mismo género, tienen características muy distintas: *Mammillaria dixanthocentron* expone completamente su tallo y crece en bosques, mientras que *Mammillaria hernandezii* entierra la mayor parte de éste, habita en pastizales y presenta serotinia. A través de la comparación de las poblaciones de estas dos especies podremos conocer si la variabilidad temporal o el disturbio las afecta de manera similar o no. Ya que la serotinia es un mecanismo para enfrentar la heterogeneidad temporal (Schwilk y Ackerly 2001, Rodríguez-Ortega *et al.* 2006), se espera que la dinámica de *M. hernandezii* en un ambiente temporalmente variable sea muy diferente de la de *M. dixanthocentron*.

2. Objetivos

Objetivo General:

- Evaluar cómo la heterogeneidad temporal afecta la dinámica poblacional de dos especies del género *Mammillaria* con el objeto de contribuir al conocimiento de la demografía de cactáceas en ambientes variables.

Objetivos particulares:

- Evaluar la importancia del banco de semillas de *M. hernandezii* en su dinámica poblacional.
- Evaluar cuál es el efecto de diferentes tipos de años y de la secuencia en que se presentan sobre la dinámica poblacional de ambas especies.
- Determinar qué procesos demográficos (tasas vitales) contribuyen más al crecimiento de la población en diferentes tipos de años.

3. Método

3.1 Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en Concepción Buenavista, Oaxaca (Fig. 2), donde crecen las dos especies que se estudiaron. El clima en esta región es semiárido (BS₁) con una precipitación media anual de 530.3 mm y una temperatura media anual de 14.9 °C. La temporada de lluvias va de mayo a septiembre. La variabilidad temporal de la zona está representada, al menos, por la precipitación que fluctúa notablemente entre años (Fig. 3). La altitud de las cuatro localidades donde crecen las especies de estudio (dos localidades por especie) va de los 2180 a los 2340 m s.n.m.

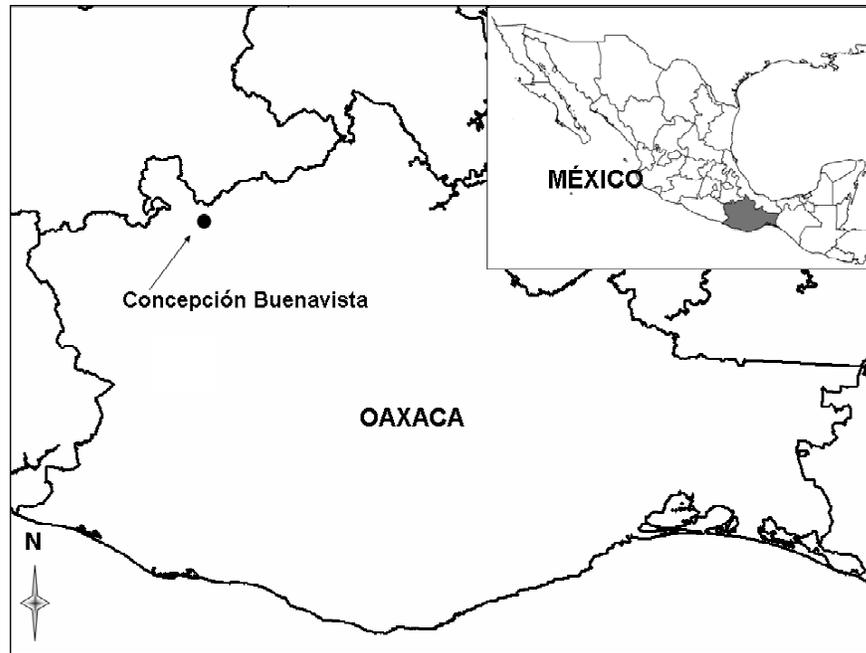


Figura 2. Ubicación de la zona de estudio: Concepción Buenavista, Oaxaca, México

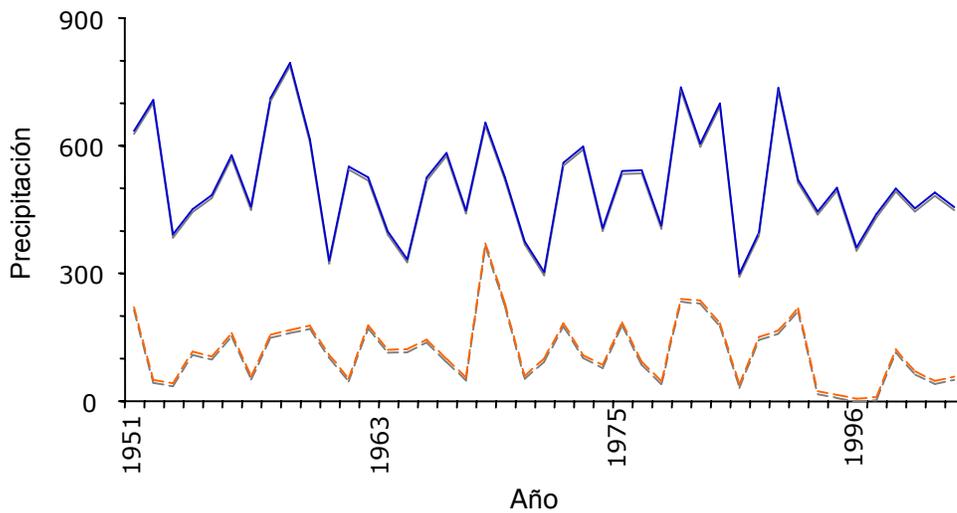


Figura 3. Precipitación anual en el área de estudio. Datos registrados durante 51 años en la estación de Tepelmeme, a 6 km de Concepción Buenavista. Línea continua: precipitación anual total. Línea cortada: precipitación total durante la canícula (julio y agosto).

Además de los bajos niveles de precipitación que se presentan en este lugar a lo largo de un año, existe otro fenómeno durante julio y agosto que se conoce como canícula, en la cual la precipitación típicamente es menor que en otros meses de la temporada de lluvias, tales como junio y septiembre (Magaña *et al.* 1999). La canícula tiene también un componente de impredecibilidad, ya que puede no presentarse o variar su intensidad (Fig. 3; V. Magaña com. pers.). Vemos, por lo

tanto, que en la región no sólo existen fuertes fluctuaciones en la precipitación anual, sino que también hay periodos de sequía que son impredecibles. Durante el tiempo que duró este estudio, la intensidad de la canícula y la cantidad total de precipitación variaron marcadamente entre años (Fig. 4).

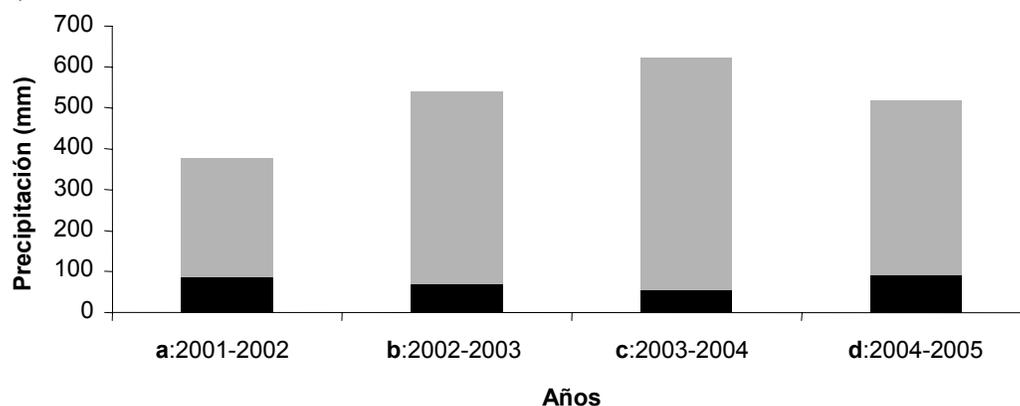


Figura 4. Precipitación durante los años de estudio. En la gráfica se muestra la precipitación total de cada año. En gris: precipitación de septiembre a junio; en negro: precipitación durante julio y agosto (canícula).

El disturbio antropogénico en el sitio de estudio ha sido reportado como de alto grado (Martínez-Pérez 2004). Actividades tales como la ganadería, la agricultura y la explotación de los recursos (obtención de seda, tinte y maderas) han sido históricamente las principales causas del grave deterioro ambiental que se observa en la región (Martínez-Pérez 2004). Los datos sobre el grado de disturbio presente en cada una de las localidades estudiadas fueron tomados de otro estudio (Martínez- Pérez 2004) en el cual se evaluó la intensidad de la ganadería, de otras actividades humanas y de la degradación del hábitat, las cuales difirieron en cada localidad (cuadro 1), posibilitando la evaluación de la respuesta de una misma especie al disturbio antropogénico.

Cuadro 1. Características de las localidades de estudio. La cuarta columna muestra el grado de disturbio en una escala de cero a cien de acuerdo al índice de disturbio propuesto por Martorell y Peters 2005. El cero indica un lugar muy conservado y el cien uno muy perturbado.

Especie	Sitio	Tipo de vegetación	Grado de disturbio	Observaciones
<i>Mammillaria dixanthocentron</i>	La Pedrera 2200 m s.n.m	Bosque de encino	39.17	Bosque abierto, con espacios abiertos debido a actividades humanas.
	La Cucharilla 2340 m s.n.m	Bosque de encino.	29.42	Pocas actividades humanas y ganaderas
<i>Mammillaria hernandezii</i>	La Biznaga 2180 m s.n.m	Pastizal de <i>Bouteloa</i>	55.47	Erosión
	Nacusenye 2270 m s.n.m	Pastizal de <i>Bouteloa</i>	40.27	Con evidencia de cultivo en el pasado.

Fuente: Martínez-Pérez 2004

3.2 Las especies de estudio.

Mammillaria hernandezii Glass y Foster.

Plantas simples con tallos de 0.5–1.5 cm de alto y de 2.5–3.5 cm de ancho, subglobosos. Una característica de esta planta es que entierra gran parte de su tallo, el cual se torna café, y sólo exhibe sobre el suelo una pequeña porción verde cercana al ápice (Fig. 5). Los tubérculos son cónicos, las areolas ovales y las espinas radiales. Las flores son infundibuliformes. Los frutos miden *ca.* de 3 mm de largo y 3 mm de ancho (Arias *et al.* 1997). Las semillas son negras y se ha encontrado que algunas permanecen en el tallo de la planta madre por más de un año (serotinia) (Rodríguez-Ortega *et al.* 2006) formando un banco de semillas. Observaciones directas en el campo indican que al morir la planta madre se liberan algunas semillas del banco que pueden germinar y convertirse en plántulas. Además sabemos que en época de sequía algunos conejos que habitan en la zona se alimentan de la planta dejándola descubierta, por lo que las semillas al interior del tallo son expuestas y podrían germinar (C. Rodríguez- Ortega com. pers.). Florece entre octubre y diciembre, pero en cultivo lo hace desde septiembre. Esta especie es endémica del Valle Tehuacán-Cuicatlán (Arias *et al.* 1997). Crece en hábitats con vegetación de pastizal de *Bouteloa*. En CITES está incluida en el apéndice II y está en la categoría de sujeta a protección especial en la NOM-059-SEMARNAT-2001 (Semarnat 2002).



1 cm

Figura 5. *Mammillaria hernandezii* (Fotografía: Delfín Montañana).

Mammillaria dixanthocentron Backeberg

Plantas simples, rara vez ramificadas, con tallos de 5–30 cm de alto y de 7–25 cm de ancho, globosos a cortamente cilíndricos; los tubérculos son cónicos; las areolas son circulares. Presenta espinas radiales y centrales. Las flores miden de 1–1.6 cm de largo y de 0.9–1.2 cm de ancho los frutos son claviformes; las semillas son color pardo-oscuras. La producción de flores alcanza un

máximo en febrero. Esta especie es endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán en los estados de Oaxaca y Puebla. Vive en bosques de *Quercus*, *Pinus*, y en selva baja caducifolia (Arias *et al.* 1997). En CITES está en el apéndice II y en la NOM-059- SEMARNAT-2001 se encuentra sujeta a protección especial.



1 cm

Figura 6. *Mammillaria dixanthocentron*

3.3 Trabajo de campo

Los individuos de cada especie fueron marcados para un estudio previo en el que se utilizaron datos de tres años (Ureta 2006) y en este trabajo se registraron los datos del cuarto año para ambas especies. Por lo tanto, los datos utilizados en este estudio corresponden a cuatro años que se designarán con diferentes letras (año **a**: 2001-2002, año **b**: 2002-2003, año **c**: 2003-2004 y año **d**: 2004-2005).

Para *M. hernandezii* se colocaron cuadros de 1 × 1 m divididos cada 10 cm a lo largo de transectos de 50 m en dos sitios: La Biznaga y Nacusenye. El tamaño de cada individuo fue registrado a finales de julio y principios de agosto del 2005. Sólo se midió el diámetro de la planta, ya que esta especie se entierra dejando el largo del tallo fuera de nuestra vista. La producción de flores se registró en octubre.

Para *M. dixanthocentron* se colocaron transectos de 50 × 4 m también en dos localidades: La Pedrera y La Cucharilla, esta última mejor conservada. El tamaño de las plantas se midió en diámetro y altura en las mismas fechas que la otra especie. Con estas dos medidas se calculó el volumen de cada individuo como si fuera un cilindro. En esta especie la producción de flores alcanza un máximo durante enero y febrero, por lo que la fecundidad se registró en estos meses. En ambas especies se revisaron exhaustivamente los transectos en busca de nuevos reclutamientos.

En cada localidad se hizo una división en el año 2001 colocado una cerca electrificada para excluir a algunas plantas del disturbio que existe en el lugar, mientras que otras quedaron fuera de la cerca. El propósito de esta exclusión es observar las consecuencias de exponer a las poblaciones al disturbio y de protegerlas de éste. En cada una de las localidades donde crece *M. hernandezii* se marcaron en promedio 500 individuos. En las localidades donde crece *M. dixanthocentron* se marcaron en promedio 500 individuos en La Pedrera y 350 individuos en La Cucharilla.

Se hizo una categorización por tamaños basada en Ureta (2006) para ambas especies. Con la excepción de que a la categorización de *M. hernandezii* se agregaron nuevas categorías de banco de semillas para incorporar este estadio dentro de la demografía (cuadro 2).

3.4 Banco de semillas de *M. hernandezii*

La incorporación del banco de semillas en el análisis demográfico permitió evaluar la importancia de éste dentro de la dinámica de la población. Los frutos producidos por planta se mantienen almacenados en el tallo, el cual termina por enterrarse en el suelo. Por ello, para estudiar las semillas del banco fue necesario desenterrar 60 plantas (30 por sitio) de las cuales se extrajo un total 93 semillas, registrando su posición respecto al ápice para estimar su edad relativa (las más jóvenes estarían más cerca del ápice). Las plantas y las plántulas obtenidas de las semillas fueron devueltas posteriormente a la población de la cual se obtuvieron.

Las semillas colectadas fueron desinfectadas con cloro al 10% y colocadas en cajas de Petri con un sustrato de papel filtro. Las cajas con las semillas fueron introducidas en una cámara de germinación con un fotoperiodo de 12:12, a una temperatura que oscilaba entre los 18 °C y 32 °C para asemejar las temperaturas nocturna y diurna de ambientes semiáridos. Después de siete días las semillas empezaron a germinar, y dejaron de hacerlo después de 19 días. Se consideró que todas las semillas cuyas radículas no emergieron después de 2 meses no eran viables. Mediante modelos lineales generalizados suponiendo un error binomial y una función de enlace logística se evaluó si el sitio y el cercado tenían un efecto significativo en el porcentaje de germinación de las semillas extraídas del banco.

Cuadro 2. Categorías de tamaño para ambas especies.

ESPECIES	CATEGORIA	CARACTERISTICAS
<i>M. dixanthocentron</i>	Plántula 1	No reproductiva, volumen: 0-37.5 mm ³
	Juvenil 2	No reproductiva, volumen: 37.5- 375 mm ³
	Adulto 3	Potencialmente reproductiva, volumen: 375-3750 mm ³
	Adulto 4	Potencialmente reproductiva, volumen: 3750-37500 mm ³
	Adulto 5	Potencialmente reproductiva, volumen: > 37500
<i>M. hernandezii</i>	Banco de semillas 3	Están en los adultos de la categoría 3
	Banco de semillas 4	Están en los adultos de la categoría 4
	Banco de semillas 5	Están en los adultos de la categoría 5
	Plántula 1	No reproductiva, diámetro: 0-2 mm
	Juvenil 2	No reproductiva, diámetro: 2-6 mm
	Adulto 3	Potencialmente reproductiva, diámetro: 6-9 mm
	Adulto 4	Potencialmente reproductiva, diámetro: 9-12 mm
	Adulto 5	Potencialmente reproductiva, diámetro: > 12 mm

3.4.1 Cálculo de las probabilidades de dispersión en *M. hernandezii*

Una semilla recién formada o que está dentro de la planta madre puede tener dos posibles destinos que determinarán su comportamiento demográfico: dispersarse o permanecer en el banco de semillas al interior de la planta madre. Para calcular la probabilidad de expulsión de las semillas se empleó el número de semillas que se encontraron en frutos que tenían diferentes edades, suponiendo que la reducción en el número de semillas en frutos más viejos es resultado de la dispersión gradual de las mismas. Para estimar la edad del fruto tomamos en cuenta que las semillas que están más abajo en el tallo son más viejas que las que están más arriba debido a que los frutos se producen cerca del ápice, y posteriormente migran hacia abajo conforme la planta madre se entierra. Los frutos más jóvenes observados estaban justo a ras del suelo, por lo que se consideró que los frutos que estaban en esta posición correspondían a la época reproductiva más reciente. Entonces, la distancia entre el fruto y la superficie del suelo debe ser proporcional a la edad del mismo. Sabemos que la especie produce 6.8 areolas por año (C. Rodríguez-Ortega com. pers.). Observamos que los tubérculos enterrados mantienen un tamaño aproximadamente constante, el cual en promedio es de 0.7 mm, por lo que suponemos una relación lineal entre la edad del fruto y su distancia al ápice. Puesto que la planta tiene ocho areolas en cada serie espiralada (Glass y Foster 1983), para que un tubérculo emerja directamente encima de otro tras la formación de una nueva serie espiralada deben formarse ocho areolas. Por lo tanto, el tallo de la planta crece 0.7 mm tras producir ocho areolas. Con estos datos, se puede calcular que el

crecimiento anual del tallo de la planta madre equivale a 0.6 mm. Podemos estimar la edad de un fruto simplemente dividiendo la distancia que lo separa de la superficie del suelo entre 0.6 mm (crecimiento anual del tallo) y sumando uno, ya que el fruto con semillas parece tardar un año en llegar a la altura de la superficie del suelo. Una vez que se conoce la edad de las semillas, se calcularon las probabilidades de dispersión. Si ésta ocurriera, el número de semillas debe disminuir al estar más lejos del ápice.

La regresión entre el número de semillas por fruto y la edad de éste no fue significativa, por lo que se hizo una categorización de las semillas en el banco, clasificándolas en aquellas de un año, de dos, y de más de dos años. Ya que el número de semillas debe seguir una distribución Poisson, se hizo un análisis log-lineal en GLIM 4 para comparar el número promedio de semillas en frutos de diferentes edades. Se encontró que frutos más viejos tienen menos semillas ($\chi^2 = 6.235$, $P = 0.0124$), aunque no hubo diferencias significativas entre los frutos de dos o más años, lo que sugiere que cuando las semillas tienen esta edad ya no se dispersan. En La Biznaga hubo un número significativamente mayor de semillas por fruto que en Nacusenye ($\chi^2 = 4.354$, $P = 0.0369$; Cuadro 3).

Cuadro 3. Probabilidades de expulsión y número de semillas del banco dependiendo de la edad de la planta madre y del sitio donde ésta crece.

	Número promedio de semillas en un fruto recién formado: s_0	Número de semillas en frutos de un año: s_1	Probabilidad de expulsión durante el primer año: d	Número de semillas en frutos de dos o más años: s_2	Probabilidad de expulsión cuando están al ras del suelo: e
La Biznaga	23.8	4.5997	0.8000	2.9089	0.3657
Nacusenye	23.8	2.3108	0.8953	1.4614	0.3657

La probabilidad de dispersión de semillas durante en el primer año posterior a la fecundación (d) se calculó como:

$$d = 1 - \frac{s_1}{s_0} \quad (1)$$

donde \bar{s}_0 y s_1 son los números promedio de semillas en un fruto recién producido y en uno de un año de edad, respectivamente. La probabilidad de dispersión en el segundo año (e), cuando los frutos están al ras del suelo, se calculó como:

$$e = 1 - \frac{s_2}{s_1} \quad (2)$$

donde s_2 es el número de semillas en frutos de dos o más años.

El número promedio de semillas en un fruto recién formado de *M. hernandezii* es de 23.8 (Mandujano 2003). Después de un año y dependiendo del sitio, el número de semillas en el banco se reduce. Los resultados indican que la mayor parte de las semillas (80 % en La Biznaga y 89 % en Nacusenye) se dispersan durante su primer año de vida (cuadro 3). Después del primer año, las probabilidades de que sean expulsadas se reducen al 37 % en ambos sitios. Las semillas que queden almacenadas en la madre después del segundo año permanecerán bajo tierra sin tener aparentemente una posibilidad considerable de dispersión y por lo tanto de germinar.

3.4.2 Cálculo de las probabilidades de transición de las semillas del banco

Las semillas recién producidas pueden tener varios destinos demográficos. Uno de ellos es ser dispersadas y por lo tanto tener la posibilidad de germinar. Sin embargo habrá otras que no sean liberadas y pasen a formar parte del banco de semillas, dentro del cual tienen también dos opciones: ser enterradas por el propio crecimiento de la planta madre o liberarse antes que esto ocurra, es decir, antes de cumplir un año dentro del banco de semillas. Durante este periodo la planta madre puede morir o cambiar de categoría. Con esto en mente, se construyó una gráfica de ciclo de vida en la que se le asignaron probabilidades a estos posibles destinos o transiciones demográficas (Fig. 7). En un principio se propusieron seis categorías: semillas del banco, plántulas, juveniles, adultos 1, adultos 2 y adultos 3. Sin embargo, el destino de las semillas depende de lo que le suceda a la planta madre. Siendo así, las tasas vitales de las semillas dependen del número de madres en diferentes categorías, es decir, la matriz se vuelve denso-dependiente (Por ejemplo: supongamos que las semillas en una madre de categoría 4 tienen una mayor probabilidad de ser expulsadas que aquellas que están en una planta madre más grande. Si se hiciese una única categoría de banco de semillas, la probabilidad de expulsión cambiaría dependiendo del número de madres en cada categoría. Cuando las tasas vitales son una función del número de individuos totales o en cada categoría las propiedades de la matriz se vuelven muy diferentes). Para resolver este problema se crearon tres categorías de banco de semillas, una por cada categoría de adultos en donde están

almacenadas. Así el ciclo de vida de *M. hernandezii* quedó dividido en ocho categorías (Fig. 7). El ciclo de vida de *M. dioxanthocentron* equivale al mostrado en la figura 6 pero sin las categorías del banco de semillas.

Para el cálculo de las probabilidades de transición de las semillas del banco de *M. hernandezii* fue necesario considerar varios factores tales como la procedencia de éstas y las probabilidades de transición de la planta madre. Se reconocieron varias rutas alternativas que son posibles y que pueden seguir las semillas antes de germinar o ser enterradas:

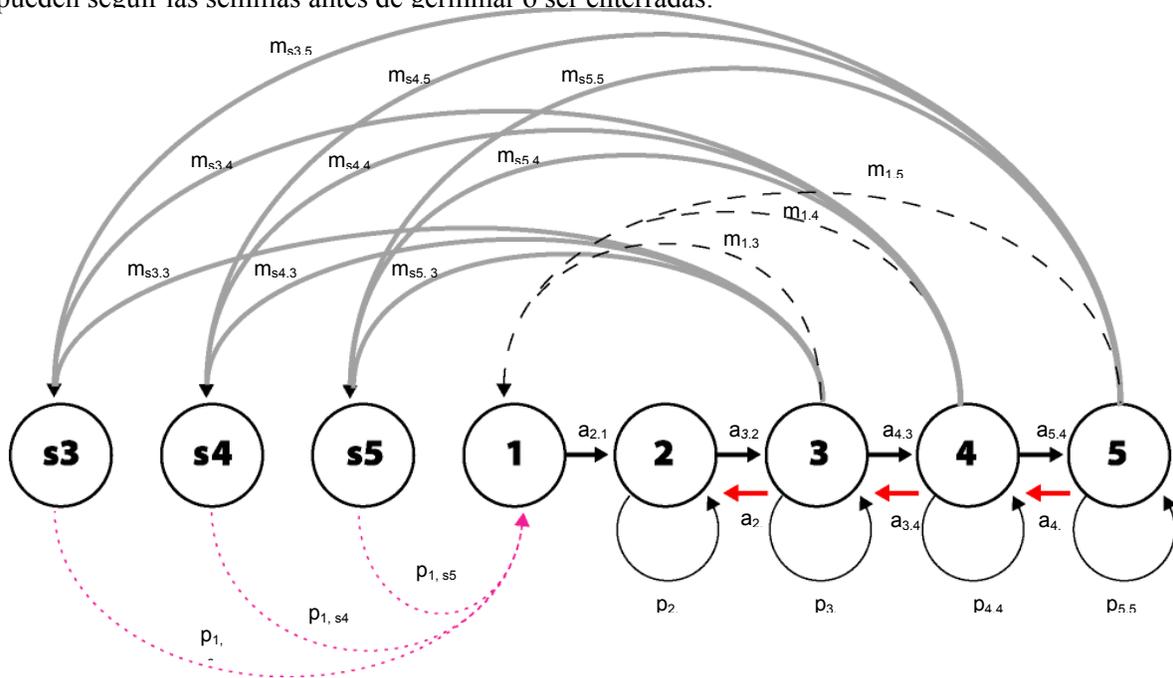


Figura 7. Gráfica del ciclo de vida de *Mammillaria hernandezii*. Diferentes líneas indican diferentes rutas (ver texto): Ruta 1: - - - - , Ruta 2: ——— , Ruta 3: ······

Ruta 1: Algunas semillas son dispersadas durante el año en que son producidas. Su liberación depende de que la planta madre muera, si sobrevive las semillas pueden ser retenidas por la madre. En cambio si ésta muere, suponemos que quedan todas liberadas. Esta suposición está fundamentada en observaciones directas en el campo, ya que se ha visto que las plantas muertas pueden dejar una depresión en el suelo en la que se encuentran plántulas. Al parecer éstas provienen de semillas del banco que son todas liberadas al descomponerse los tejidos maternos.

Ruta 2: Hay semillas que, al no ser dispersadas el año en que se producen, se integran al banco. Durante este periodo puede ocurrir que la planta madre transite hacia otras categorías durante el año siguiente a la producción, llevándose consigo a sus semillas.

Ruta 3: Las semillas que recién ingresaron al banco pueden dispersarse en el transcurso del año siguiente a su ingreso. Esta probabilidad depende de la supervivencia o muerte de la planta madre, ya que, nuevamente, suponemos que si la madre muere serán todas liberadas. Como hemos dicho las plantas de *M. hernandezii* se entierran cada año conforme crecen, por lo que si algunas semillas no se liberan quedarán más enterradas que el año anterior, y suponemos que su probabilidad de salir del banco y poder germinar es despreciable.

Dado que desconocemos el porcentaje de flores que son polinizadas en esta especie, las rutas mencionadas operan bajo el supuesto de que todas son polinizadas.

Las ecuaciones empleadas para el cálculo de las probabilidades de transición para cada ruta y para el número de semillas por individuo en cada categoría se describen a continuación:

Ruta 1

i) El número de semillas que se dispersó el año en que fueron producidas por una planta madre que sobrevivió (g_x) se calculó como:

$$g_x = \overline{s_0} f_x d (1 - q_x) \quad (3)$$

donde f_x es el número promedio de flores producidas por individuo de la categoría x en el año t , y q_x es la probabilidad de muerte de la planta madre de acuerdo con la categoría x y por lo tanto $1 - q_x$ es la probabilidad de supervivencia. Las semillas del banco en una planta madre que sobrevive tienen cierta probabilidad de dispersión. En este caso el número de semillas que sean liberadas depende de la probabilidad de ser dispersadas por la planta que las almacena.

ii) El número de semillas que se dispersan en el año en que son producidas si la planta madre muere (g'_x):

$$g'_x = \overline{s_0} f_x q_x \quad (4)$$

A diferencia de la ecuación anterior, en ésta no se incorpora el término d_x porque se espera que con la muerte de la madre todas las semillas sean liberadas.

Ruta 2: Los individuos de cada una de las categorías de adulto reproductivo x pueden transitar hacia otra categoría de adulto y llevando las semillas consigo. Por ello, debe calcularse el número de semillas que cada individuo de una categoría aporta a cada una de las tres categorías del banco,

$m_{s_{y,x}}$

$$m_{s_{y,x}} = \overline{s_0} f_x (1 - d_x) a_{y,x} \quad (5)$$

donde $a_{y,x}$ es la probabilidad de transitar a (o permanecer en) la categoría y , viniendo de la categoría x . Esto es, para que una semilla producida por un adulto de la categoría x termine en el banco de la categoría y , no debe dispersarse en el año en que fue producida, y la planta en la cual se encuentra debe transitar a (o permanecer en) la categoría y . El número total de semillas que se integran al banco de la categoría y en el año t , y cuya planta madre sobrevive se calcula como:

$$m_{s_y,t} = \sum_x m_{s_y,x} \quad (6)$$

Esto es, el número de semillas que terminaron en cierta categoría y de banco es la suma de las semillas que proceden de madres de diferentes tamaños pero que, ya sea por crecimiento, retrogresión o permanencia, terminaron en la categoría y . Este número no forma parte de la matriz, pero se empleará a continuación.

Ruta 3

i) El número de semillas que se dispersó a partir del banco y cuya madre sobrevivió, h_x , se calculó como

$$h_x = m_{s_y,t-1} e(1 - q_x) \quad (7)$$

Es decir, se calcula la fracción de las semillas que se integraron al banco el año anterior y que se dispersan antes de ser enterradas y no poder hacerlo. Hay que recordar que estas semillas están al ras del suelo, por lo tanto su la probabilidad de ser liberadas es menor que la de las semillas que recién se produjeron. Este número no forma parte de la matriz pero lo emplearemos después.

ii) El número de semillas que llevan un año en el banco y que se dispersan al momento de la muerte de la madre es:

$$h'_x = m_{s_y,t-1} q_x \quad (8)$$

Éste es el número de semillas que están al ras del suelo y que son liberadas porque la planta que las almacena muere, dejándolas expuestas.

3.4.3 Germinación de semillas

Todas las ecuaciones anteriores describen las posibles rutas de una semilla de *M. hernandezii* hacia el exterior o hacia el banco. Cabe recordar que, tras su dispersión, una semilla puede germinar y convertirse en plántula, o bien morir. Suponemos que no pasaría a formar parte de un banco de semillas en el suelo ya que, según Rojas-Aréchiga y Bátis (2001) el granivorismo en zonas áridas es muy intenso, limitando severamente la supervivencia de las semillas que han sido liberadas. Para calcular la probabilidad de germinación solamente se toman en cuenta las semillas que se dispersaron, puesto que las que no lo hacen muy rara vez pueden germinar o transitar a plántula

(viviparidad). El número total de semillas que puede germinar, es decir, las que fueron liberadas en un año, será la suma de las estimaciones obtenidas para las rutas 1 y 3, ya que son las únicas en las que existe dispersión.

Para conocer la probabilidad de germinar $p_{p,s}$, se empleó el número de semillas que germinaron n_p , que fue un dato que se obtuvo por observación directa en el campo, y se efectuó el siguiente cálculo:

$$p_{p,s} = \frac{n_p}{g_x + g'_x + h_x + h'_x} \quad (9)$$

Puesto que los datos en una matriz deben estar calculados *per capita*, se estimó el número de plántulas generadas por individuo $m_{1,x}$ a partir de las semillas que fueron liberadas el mismo año en que se produjeron (Fig. 7) como:

$$m_{1,x} = \frac{p_{p,s}(g_x + g'_x)}{n_x} \quad (10)$$

donde n_x es el número de individuos en la categoría x .

Por último, la probabilidad de que una semilla en el banco de la categoría x germine y se convierta en plántula, p_{1,s_x} se estimó como:

$$p_{1,s_x} = p_{p,s}e(1 - q_x) + p_{p,s}q_x \quad (11)$$

Esto es, la probabilidad de que una semillas del banco germine y se convierte en plántula depende de que esta semilla logre dispersarse (ya sea de una planta madre que está viva aún, o bien que ésta muera) y de la probabilidad de germinación.

Una vez teniendo las probabilidades de transición del banco de semillas fue posible completar la matriz de transición anual; el resto de sus tasas vitales se obtuvieron estimando la proporción de individuos que pasaron de una categoría a otra o se quedaron en la misma, de un año al siguiente.

3.5 Construcción de la matriz 2001-2002 para *M. hernandezii*

Para obtener la matriz de transición correspondiente al periodo 2001–2002 era necesario conocer algunos datos de las poblaciones en el 2000. Específicamente, las entradas que corresponden a la cantidad de semillas en el banco que aporta cada individuo de las categorías reproductivas (ver eq.7), así como el número total de semillas que estaban en el banco ese año. Para el cálculo correspondiente a la eq. 5 en el año 2000 se utilizó el número de individuos por categoría del 2001,

ya que es probable que la estructura de tamaños fuera parecida a la de este año. f_x y $a_{y,x}$ se obtuvieron a partir del promedio de todos los años del número de flores por individuo, por categoría, y de las probabilidades de transición de los individuos de las categorías reproductivas, respectivamente. Esta matriz que corresponde al año **a** (2001-2002), y las matrices para los siguientes años **b** (2002-2003), **c** (2003-2004) y **d** (2004-2005) fueron incorporadas dentro de un modelo periódico para observar los efectos de la heterogeneidad temporal.

3.6 Modelos periódicos para ambas especies

Para evaluar cómo la heterogeneidad temporal afecta la dinámica poblacional a largo plazo utilicé modelos matriciales periódicos. Estos modelos se usan para estudiar la variabilidad, ya sea de tipo estacional o interanual (Caswell y Trevisan 1994). En este último caso el modelo hace uso de una secuencia de años diferentes y no de un solo tipo de año, incorporando así un tanto de la heterogeneidad temporal característica de los ambientes semiáridos.

Las cuatro matrices anuales de Lefkovich para cada especie, por sitio y por tratamiento, se analizaron con un modelo periódico para obtener la $\lambda^{(h)}$ (que es la tasa de crecimiento poblacional que abarca el ciclo entero, ver introducción; sección 1.3) así como sus matrices de sensibilidad y elasticidad. De acuerdo a este modelo, si tenemos un ciclo compuesto por m fases tendremos m matrices \mathbf{B}^h , una para cada fase del ciclo, en este caso $\mathbf{B}^{(4)}$, $\mathbf{B}^{(3)}$, $\mathbf{B}^{(2)}$, $\mathbf{B}^{(1)}$ en un ciclo de $m = 4$ años. Cada una de estas matrices proyecta el comportamiento de la población de un año a otro. La dinámica de la población a través del ciclo entero está descrita por el producto de las cuatro matrices periódicas (Caswell y Trevisan 1994). Por ejemplo:

$$\begin{aligned} \mathbf{n}(t+4) &= [\mathbf{B}^{(2)} \mathbf{B}^{(1)} \mathbf{B}^{(4)} \mathbf{B}^{(3)}] \mathbf{n}(t) \\ &= \mathbf{A}^{(3)} \mathbf{n}(t) \end{aligned} \tag{12}$$

La matriz producto $\mathbf{A}^{(3)}$ proyecta el comportamiento de la población a través del ciclo entero y el superíndice indica la fase h en la cual empieza la proyección, en este ejemplo el año 3.

El eigenvalor $\lambda^{(h)}$ se obtiene a partir de la iteración de la matriz $\mathbf{A}^{(h)}$ por el vector $\mathbf{n}(t)$, y describe la tasa de crecimiento poblacional a través del ciclo entero y en este caso nos indica la velocidad a la que crece la población cada cuatro años.

3.6.1 Cálculo de las matrices de sensibilidad: $\mathbf{S}_A^{(h)}$ y $\mathbf{S}_B^{(h)}$

Si la heterogeneidad temporal influye en el comportamiento demográfico a través de su efecto en las tasas vitales de las poblaciones, y éstas a su vez afectan a $\lambda^{(h)}$, es importante saber de qué

entradas o tasas vitales depende $\lambda^{(h)}$ en cada uno de los años. Para estimar la sensibilidad de $\lambda^{(h)}$ a cambios en las entradas de cada una de las matrices anuales (de cada fase del ciclo), primero se debe calcular $\mathbf{S}_A^{(h)}$, $h=1,2,\dots,m$, que denota la sensibilidad de $\lambda^{(h)}$ a cambios en las entradas de la matriz $\mathbf{A}^{(h)}$. Para obtener $\mathbf{S}_A^{(h)}$ se calculó primero el valor reproductivo v y la estructura estable de tamaños \mathbf{w} de $\mathbf{A}^{(h)}$, de modo que los elementos de la matriz de sensibilidad se calculan como $s_{Ai,j}^{(h)} = v_i w_j / \langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle$. Es importante mencionar que $\mathbf{S}_A^{(h)}$ es muy difícil de interpretar porque cada una de sus entradas s_{ij} son el producto de 4 años, lo que quiere decir que esa información es resultado de entradas combinadas.

Para estimar la sensibilidad de $\lambda^{(h)}$ a cambios en las entradas de cada una de las matrices en el ciclo, calculamos la sensibilidad de cada matriz $\mathbf{B}^{(h)}$, denotada por $\mathbf{S}_B^{(h)}$. Esta matriz de sensibilidad se calcula como (Caswell y Trevisan 1994):

$$\mathbf{S}_B^{(h)} = [\mathbf{B}^{(h-1)} \mathbf{B}^{(h-2)} \dots \mathbf{B}^{(1)} \mathbf{B}^{(m)} \mathbf{B}^{(m-1)} \dots \mathbf{B}^{(h+1)}]^T \mathbf{S}_A^{(h)} \quad (13)$$

3.6.2 Cálculo de la elasticidad de $\mathbf{B}^{(h)}$

Otra medida que podemos calcular es la elasticidad de $\lambda^{(h)}$ a cambios proporcionales en cada una de las entradas de la matriz $\mathbf{B}^{(h)}$. En el caso de las matrices periódicas, las elasticidades de $\lambda^{(h)}$ con respecto a las entradas de $\mathbf{B}^{(h)}$ suman uno para cada fase h . Las elasticidades se calculan (Caswell y Trevisan 1994):

$$e_{ij}^{(h)} = (b_{ij}^{(h)} / \lambda^{(h)}) s_{Bij}^{(h)} \quad (14)$$

donde $b_{ij}^{(h)}$ representa cada una de las entradas de la matriz $\mathbf{B}^{(h)}$.

3.6.3 Permutaciones no cíclicas

Dado que en la naturaleza no existe un patrón de variabilidad temporal en el que la secuencia de condiciones sea siempre la misma, no hay por qué suponer que los años observados siguen una secuencia estricta, es decir que al año tipo “a” siempre le siga necesariamente el tipo “b” y así sucesivamente. Por lo anterior, es necesario considerar que pueden existir distintas secuencias en las que se pueden presentar estos mismos años. Es por esto que al hacer combinaciones de años, sin repetirlos dentro de un ciclo de cuatro años, podríamos representar más realísticamente el efecto interanual de la heterogeneidad temporal. El resultado son todas las secuencias posibles de los años de estudio. Cada una de estas secuencias nos dio una matriz $\mathbf{A}^{(h)}$ con la que se repite el procedimiento para calcular la sensibilidad y elasticidad como se mencionó antes. El número de permutaciones diferentes de los cuatro años de estudio (${}_m P_m$) se calculó como:

$${}_m P_m = (m-1)! \quad (15)$$

(Mandujano *et al.* 2001). En este caso hay seis permutaciones posibles. Como consecuencia se tienen $6 \times 4 \times 2 \times 2$ (permutaciones \times años \times tratamientos \times sitios) = 96 matrices de elasticidad. Ya que $\lambda^{(h)}$ es la misma para los cuatro años que se presentan en la misma permutación, se tienen sólo 24 estimaciones para este parámetro. Una forma práctica de resumir los resultados de esta sección es mediante las elasticidades compuestas representadas en un triángulo demográfico (Silvertown *et al.* 1992, Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

3.7 Análisis de las elasticidades

Silvertown *et al.* (1993) propusieron un método para clasificar a los organismos de acuerdo a sus patrones de elasticidad. Para ello utilizaron las elasticidades compuestas C , S y F , llamadas así porque son el resultado de la suma de las entradas de la matriz de elasticidad. Una representación gráfica de las elasticidades compuestas es el triángulo demográfico. La matriz de elasticidad tiene la propiedad de sumar uno. Esta unidad se puede repartir en tres elasticidades compuestas: Crecimiento (C) que es la suma de todas las entradas del crecimiento, la fecundidad (F) que es la suma de todas las entradas de fecundidad, y la supervivencia (S) que es la suma de las elasticidades correspondientes a la permanencia y la retrogresión (Fig.8).

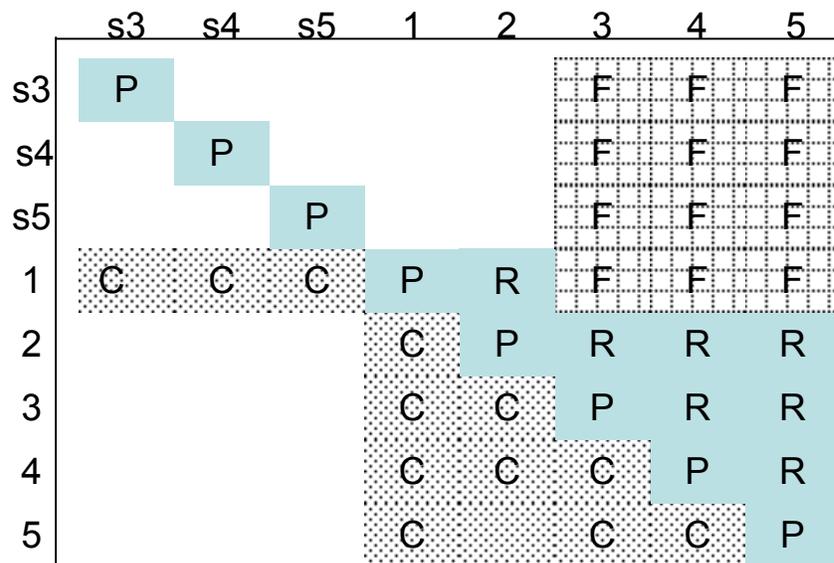


Figura 8. Entradas empleadas para el cálculo de las elasticidades compuestas para *M. hernandezii*: Supervivencia (S) en gris ; Crecimiento (C) punteado ; Fecundidad (F) cuadrilado (Silvertown *et al.* 1993). Las entradas de la matriz corresponden a C: crecimiento, F: Fecundidad, P: Permanencia o estasis y R: Retrogresión.

Con los valores de S , C y F se grafica cada matriz de elasticidad en el espacio de un triángulo demográfico en el que cada uno de sus ejes es una elasticidad compuesta. De esta manera es posible comparar fácilmente distintas matrices. En este caso, se compararon las diferentes matrices de elasticidad $\mathbf{B}^{(h)}$ para observar la manera en que cambian las contribuciones de los diferentes procesos demográficos dependiendo del tipo de año. El efecto del grado de disturbio, que difiere dentro y entre localidades, también puede observarse en el triángulo.

Como ya mencioné antes, el ciclo de vida de *M. dixanthocentron* es distinto al mostrado en la figura 7. Si quitamos las categorías del banco de semillas obtenemos la gráfica del ciclo de vida para esta especie. Por lo tanto en este caso F se calcula sumando sólo las entradas en las que las categorías reproductivas (3, 4 y 5) originan individuos de la categoría 1, es decir plántulas. Para esta especie, S y C se obtuvieron de la misma forma que con *M. hernandezii*.

Otra manera de evaluar los patrones de elasticidad resumidamente es sumando sus valores por estadios del ciclo de vida. En este caso se dividió la matriz de elasticidad de $\mathbf{B}^{(h)}$ en tres regiones. Para el caso de *M. hernandezii* semillas (BS), plántulas y juveniles (PJ) y adultos (A). Esto se hizo sumando por columnas las categorías de semillas, las plántulas y juveniles (1 y 2) y las de adultos (3, 4 y 5), (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Los puntos en el triángulo nos indican cuál de estos estadios es el que contribuye más al valor de $\lambda^{(h)}$ dependiendo del tipo de año y del lugar donde cada población se desarrolle. En el caso de *M. dixanthocentron*, las tres regiones en las que se dividió la matriz fueron: plántulas (P), juveniles (J) y adultos (A). Se consideró a la categoría 1 como plántulas, a las categorías 2 y 3 como juveniles, y a las categorías 4 y 5 como adultas.

4. Resultados

4.1 Fecundidad y germinación

Se encontró que las plantas de mayor diámetro contenían un mayor número de semillas en el banco a interior de su tallo ($\chi^2 = 8.15$, $P = 0.0043$). Así mismo, en el sitio más perturbado hubo más semillas por planta madre ($\chi^2 = 3.97$, $P = 0.0462$; Fig. 9). No se encontró efecto significativo del cercado ni de las interacciones entre factores. Además, la edad de las semillas no influyó en su viabilidad; ya que el porcentaje de germinación fue del 76.4% ($\chi^2 = 0.60$, g.l. = 1, $P = 0.43$).

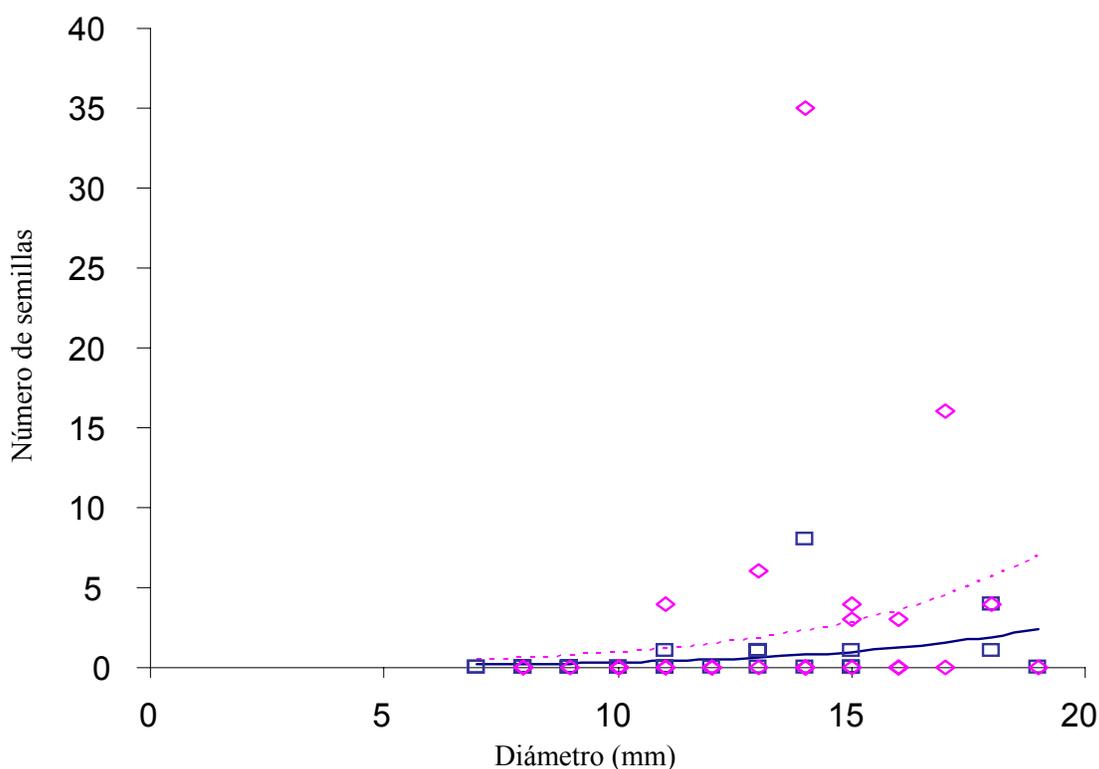


Figura 9: Número de semillas en plantas de *M. hernandezii* de diferente diámetro en cada uno de los sitios. La Biznaga: ----- ◊ -----, Nacusenye ——— □ ———.

El análisis estadístico demostró que la germinación fue diferente dependiendo del sitio de donde se obtuvieron las semillas ($\chi^2 = 5.49$, g.l. = 1, $P = 0.0191$) y de la interacción del sitio por el cercado ($\chi^2 = 27.83$, g.l. = 1, $P < 0.0001$; Fig. 10). Sin embargo el cercado por sí mismo no tuvo un efecto significativo en el porcentaje de germinación. Se encontró un mayor porcentaje de germinación en los niveles intermedios de disturbio. Las semillas del sitio mejor conservado,

Nacusenye, germinaron más si provenían de la parte expuesta al disturbio, mientras que las de La Biznaga germinaron más si provenían de la parte excluida del mismo (Fig. 10).

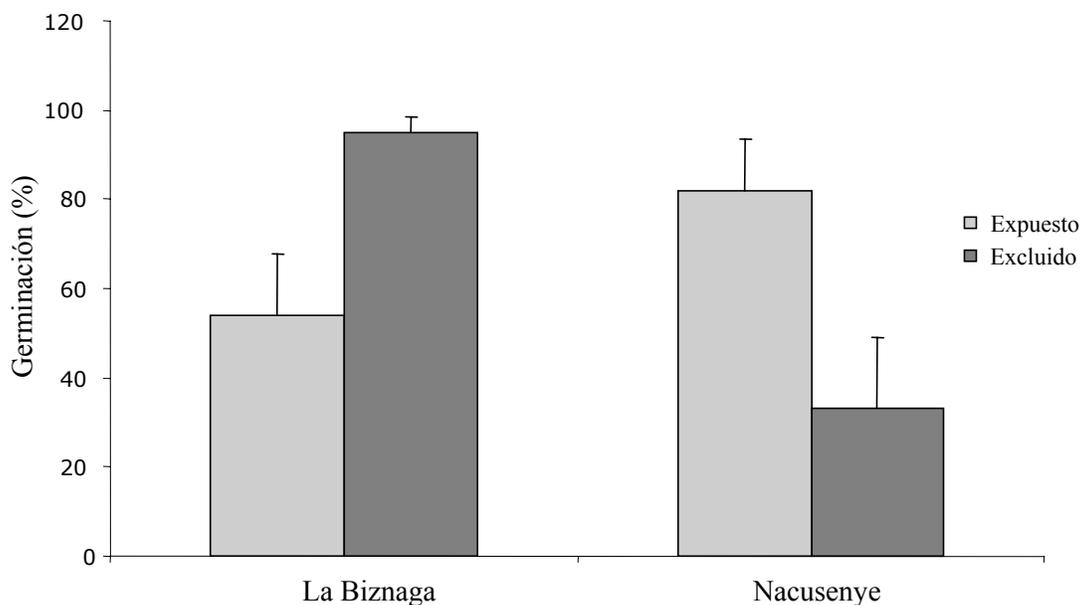


Figura 10. Porcentaje de germinación en los dos sitios (La Biznaga y Nacusenye) y en los dos tratamientos (excluido y expuesto). Las barras de error muestran la desviación estándar.

4.2 Matrices de Lefkovitch y sensibilidad.

4.2.1 *Mammillaria hernandezii*

Matrices de Lefkovitch. El valor más alto de las matrices de transición fue la permanencia de los adultos. Por otro lado, la categoría de plántula presentó mayor tasa de mortalidad (cuadro 4, Apéndice). En Nacusenye, la retrogresión alcanzó valores altos, sobre todo en la zona excluida del disturbio (cuadro 4 a). En La Biznaga, que es el sitio más perturbado, las plantas tuvieron valores de crecimiento altos, incluso en las categorías pequeñas (cuadro 4 c y d).

Cuadro 4. Matrices promedio de las cuatro matrices anuales de transición por sitio y tratamiento. Los datos de la diagonal se indican en negritas para facilitar la lectura. **a:** Nacusenye dentro de la cerca. **b:** Nacusenye fuera de la cerca. **c:** La Biznaga excluido. **d:** La Biznaga expuesto. No se muestran las entradas con ceros. El renglón q_x corresponde a la mortalidad.

a	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						4.650	1.537	
s4						7.295	16.001	1.994
s5						0.620	8.125	9.465
1	0.017	0.018	0.017	0.297	0.031	0.017	0.070	0.221
2				0.109	0.447	0.225	0.006	0.017
3					0.310	0.456	0.251	0.013
4						0.258	0.585	0.432
5							0.092	0.540
q_x	0.982	0.981	0.982	0.593	0.211	0.060	0.065	0.014

b	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						3.119	0.885	0.022
s4						2.998	7.030	1.613
s5						1.156	12.854	61.120
1	0.004	0.004	0.005	0.169		0.004	0.013	0.061
2				0.083	0.499	0.165		0.099
3					0.441	0.553	0.259	0.013
4						0.243	0.580	0.141
5						0.008	0.136	0.806
q_x	0.995	0.995	0.995	0.747	0.060	0.029	0.025	0.040

c	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						0.433	0.595	
s4						5.650	25.842	6.151
s5						0.307	11.376	28.470
1	0.044	0.043	0.043	0.357	0.051	0.023	0.152	0.539
2				0.241	0.585	0.106		
3					0.243	0.498	0.158	0.008
4					0.005	0.359	0.637	0.241
5						0.013	0.189	0.743
q_x	0.956	0.956	0.956	0.402	0.116	0.022	0.016	0.008

d	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						4.277	3.027	
s4						6.162	41.398	9.277
s5							14.729	53.795
1	0.016	0.016	0.015	0.205	0.034	0.014	0.091	0.156
2				0.184	0.466	0.074		
3					0.371	0.461	0.121	
4						0.403	0.662	0.166
5						0.008	0.202	0.817
q_x	0.983	0.984	0.984	0.610	0.128	0.054	0.014	0.016

Matrices de sensibilidad. Los valores de sensibilidad promedio más altos corresponden al paso de semilla del banco a plántula. Les siguen las sensibilidades para el crecimiento de las categorías 3 a la 4 o a la 5 y de la 4 a la 5 (cuadro 5), en La Biznaga también encontramos valores altos en el crecimiento de las categorías 1 y 2 (cuadro 5 c y d). En Nacusenye dentro de la cerca, las categorías del banco de semillas tienen un valor de sensibilidad pequeño comparado con el valor de estas mismas en la zona de Nacusenye expuesta al disturbio (cuadros 5 a y b). En ambos sitios la retrogresión y la permanencia de los individuos de las categorías mayores también tienen altos valores de sensibilidad.

Cuadro 5. Matrices promedio de las cuatro matrices anuales de sensibilidad, por sitio y tratamiento para *M. hernandezii*. Los valores que se muestran son únicamente aquellos que corresponden a un valor distinto de cero en la matriz de transición. La diagonal se muestra en negritas para facilitar la lectura. **a:** Nacusenye excluido. **b:** Nacusenye expuesto. **c:** La Biznaga excluido. **d:** La Biznaga expuesto.

a	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
S3						0.001	0.001	
S4						0.001	0.001	0.000
S5						0.000	0.001	0.000
1	0.153	0.667	0.292	0.032	0.010	0.026	0.028	0.005
2				0.197	0.115	0.180	0.195	0.017
3					0.217	0.282	0.275	0.031
4						0.343	0.331	0.058
5							0.391	0.069
b								
s3						0.000	0.000	
s4						0.000	0.000	0.000
s5						0.000	0.000	0.000
1	0.146	0.183	1.567	0.021		0.037	0.019	0.022
2				0.099	0.129	0.257		0.163
3					0.146	0.287	0.235	0.190
4						0.329	0.269	0.213
5						0.538	0.356	0.284
c								
s3						0.002	0.002	
s4						0.002	0.001	0.000
s5						0.001	0.001	0.001
1	0.026	1.523	0.960	0.139	0.129	0.023	0.038	0.021
2				0.513	0.320	0.141		
3					0.662	0.304	0.269	0.142
4					0.817	0.443	0.391	0.200
5						0.384	0.439	0.218
d								
s3						0.001	0.001	
s4						0.000	0.001	0.000
s5							0.001	0.000
1	0.169	1.572	1.709	0.227	0.031	0.029	0.036	0.03
2				0.614	0.157	0.179		
3					0.252	0.229	0.298	
4						0.297	0.386	0.298
5						0.312	0.387	0.299

4.2.2. *Mammillaria dixanthocentron*

Matrices de Lefkovitch. En esta especie, al igual que en la otra, y en ambos sitios, la permanencia de los adultos fue la probabilidad de transición más alta. A su vez, la tasa de mortalidad (q_x) más alta fue la de las categorías pequeñas, es decir la 1 y la 2, también en ambos sitios (cuadro 6, Apéndice). En general la probabilidad de crecer de los individuos de estas categorías fue alta durante los años **a** y **d** (Apéndice), que fueron los que presentaron una canícula menos severa (cuadro 6). En ambos sitios los valores de fecundidad fueron más altos dentro de la cerca electrificada (cuadro 6 a y c). En esta especie, la probabilidad de transitar de la categoría de plántula a una o dos categorías de mayor tamaño fue distinta de cero durante algunos años, sobre todo en el año **d** (Apéndice; cuadro 6 a, c y d).

Cuadro 6. Matrices promedio de las cuatro matrices anuales de transición por sitio y tratamiento. Los datos de la diagonal se indican en negritas para facilitar la lectura. **a:** La Cucharilla excluido. **b:** La Cucharilla expuesto. **c:** La Pedrera excluido. **d:** La Pedrera expuesto. No se muestran las entradas con ceros. El renglón q_x corresponde a la mortalidad.

a	1	2	3	4	5
1	0.310	0.027		0.033	0.336
2	0.133	0.557	0.060		
3	0.055	0.273	0.635	0.017	
4			0.198	0.751	0.049
5				0.169	0.940
q_x	0.503	0.143	0.107	0.064	0.011
b					
1	0.183	0.018			0.249
2	0.415	0.508	0.059		
3		0.226	0.577	0.056	
4			0.192	0.779	0.008
5				0.110	0.914
q_x	0.402	0.248	0.172	0.056	0.078
c					
1	0.408	0.042		0.002	0.416
2	0.186	0.408	0.089		
3	0.037	0.352	0.649	0.026	
4	0.012	0.018	0.194	0.658	0.073
5				0.204	0.870
q_x	0.358	0.180	0.067	0.111	0.056
d					
1	0.069	0.018			0.163
2	0.562	0.554	0.016		
3	0.029	0.173	0.686	0.046	
4			0.201	0.752	0.086
5				0.117	0.798
q_x	0.340	0.255	0.096	0.085	0.117

Matrices de sensibilidad. En general esta *M. dixanthocentron* presentó valores altos de sensibilidad en la permanencia de los adultos, específicamente la de la categoría 5. La retrogresión de los individuos de esta categoría a la anterior tuvo altas sensibilidades también (cuadro 7). El crecimiento de la categorías 3 y 4 presentó un valor alto de sensibilidad en todos los sitios y tratamientos, al igual que la retrogresión de la categoría 4 a la 3. El crecimiento de la categoría 1 tuvo valores de sensibilidad altos en las zonas excluidas del disturbio en ambos sitios (cuadro 7 a y c). La fecundidad de la categoría 5 tuvo sensibilidades más altas en el sitio más perturbado La Pedrera (cuadro 7 c y d) y se presentó la reproducción en la categoría 4 sólo en la zona excluida de ambos sitios (cuadro 7 a y c).

Cuadro 7. Matrices promedio de las cuatro matrices anuales de sensibilidad por sitio y tratamiento para *M.dixanthocentron*. Los valores que se muestran son únicamente aquellos que corresponden a un valor distinto de cero en la matriz de transición. La diagonal se muestra en negritas para facilitar la lectura. **a:** La Cucharilla excluido. **b:** La Cucharilla expuesto. **c:** La Pedrera excluido. **d:** La Pedrera expuesto.

a	1	2	3	4	5
1	0.033	0.014		0.023	0.056
2	0.113	0.037	0.045		
3	0.115	0.059	0.07	0.108	
4			0.119	0.188	0.511
5				0.264	0.672
b	1	2	3	4	5
1	0.013	0.028			0.064
2	0.041	0.049	0.035		
3		0.098	0.074	0.105	
4			0.128	0.154	0.442
5				0.184	0.556
c	1	2	3	4	5
1	0.061	0.048		0.032	0.08
2	0.152	0.058	0.078		
3	0.194	0.085	0.116	0.134	
4	0.344	0.087	0.169	0.199	0.342
5				0.298	0.513
d	1	2	3	4	5
1	0.033	0.02			0.089
2	0.025	0.038	0.061		0.132
3	0.064	0.077	0.114	0.274	0.245
4			0.128	0.299	0.278
5				0.329	0.306

4.3 Tasas de crecimiento poblacional, $\lambda^{(h)}$

Al sustituir el número de años $m = 4$ en la eq. (15) se obtuvieron seis secuencias distintas de años. Para cada una se calculó $\lambda^{(h)}$ (cuadros 8 y 9).

Cuadro 8. Tasas de crecimiento poblacional ($\lambda^{(h)}$) de *Mammillaria hernandezii* para ambos sitios.

Secuencia	Nacusenye		La Biznaga	
	Expuesto	Excluido	Expuesto	Excluido
abcd	0.9835	0.8079	1.3888	1.1693
acbd	1.0127	0.9386	1.7300	1.8927
acdb	1.0112	0.7399	1.1614	1.6586
adbc	0.9966	0.7898	1.1969	1.5128
abdc	0.9793	0.8110	1.7115	1.6030
adcb	1.0479	0.8997	1.5741	1.8461
σ	0.0250	0.0737	0.2500	0.2614
Promedio	1.0052	0.8311	1.4604	1.6137

En negritas: secuencia de años observada

En *M. hernandezii*, la tasa de crecimiento poblacional del ciclo entero ($\lambda^{(h)}$) para la secuencia de años observada fue siempre mayor en La Biznaga y menor en Nacusenye. En ambos sitios $\lambda^{(h)}$ fue mayor en la zona expuesta al disturbio. Hay que notar que la única población que puede crecer, sin importar la combinación de los años, fue la de La Biznaga. En Nacusenye, la población siempre decreció en la zona conservada y en la perturbada crecería o decrecería dependiendo de la secuencia de los años (cuadro 8).

Si observamos los efectos de la heterogeneidad temporal combinados con el grado de disturbio observado en cada localidad, vemos que en La Biznaga el efecto de la secuencia de años fue mayor que en Nacusenye en términos de la variación que indujo en la tasa de crecimiento. Sin embargo en este último sitio la varianza fue mayor dentro de la cerca (cuadro 8).

Cuadro 9 Tasas de crecimiento poblacional ($\lambda^{(h)}$) de *Mammillaria dixanthocentron* para ambos sitios.

Secuencia	La Cucharilla		La Pedrera	
	Expuesto	Excluido	Expuesto	Excluido
abcd	0.8045	1.0118	0.7114	0.9273
acbd	0.8161	1.0216	0.7192	0.9387
acdb	0.8169	1.0143	0.7190	0.9529
adbc	0.8087	1.0097	0.7124	0.9270
abdc	0.8066	1.0148	0.7221	0.9157
adcb	0.8239	1.0195	0.7185	0.9634
σ	0.0074	0.0045	0.0042	0.0178
Promedio	0.8127	1.0152	0.7171	0.9375

En negritas: secuencia de años observada

La tasa de crecimiento poblacional $\lambda^{(h)}$ fue mayor en la zona excluida del disturbio que en la zona fuera de la cerca en ambos sitios, pero fue en el sitio conservado (La Cucharilla) en el que $\lambda^{(h)}$ alcanzó el valor más alto y fue la única zona donde la población fue capaz de crecer. En la zona expuesta al disturbio del sitio más perturbado (La Pedrera) se observó la $\lambda^{(h)}$ más baja. La desviación estándar en las $\lambda^{(h)}$ de esta especie tuvo valores pequeños comparados con los de la especie anterior, por lo que el efecto de la heterogeneidad temporal en las $\lambda^{(h)}$ fue poco evidente (cuadro 9). Sin embargo hay que notar que dentro de la cerca en La Pedrera la varianza de $\lambda^{(h)}$ alcanzó el valor más grande, lo que indica que en esta zona el efecto del orden de los años fue más perceptible.

4.4 Análisis de elasticidad

4.4.1 *Mammillaria hernandezii*

Si se comparan los datos del mismo año dentro y fuera de la cerca, se puede notar que en ambos sitios la contribución de la permanencia (S) fue mayor fuera de la cerca con la única excepción del año **b** en la Biznaga (Fig. 11). Así mismo, en ambos sitios se observó que los años que se consideran benignos (**a** y **d**) por tener una canícula poco severa, ocuparon una posición en el triángulo separada de los años menos propicios, y este patrón se conservó independientemente de la secuencia (Fig. 11). Esto indica que existe una tendencia a que el valor de elasticidad para el crecimiento aumente en años favorables, y otra tendencia a que este valor disminuya y aumente el de la permanencia en años desfavorables. En La Biznaga hubo una mayor dispersión de los puntos que representan las matrices anuales en el triángulo demográfico con respecto a Nacusenye en

todos los ejes, específicamente en el eje de fecundidad, que varió entre 0 y 0.4 (Fig. 11 b), lo que nos habla de que la reproducción de esta especie pudiera estar asociada con el grado de disturbio.

Agrupando las elasticidades por estadio, en Nacusenye (Fig. 12 a) las matrices de elasticidad de las plantas expuestas al disturbio se separaron casi totalmente de las que estaban excluidas de éste. En este sitio, el efecto de la secuencia de los años fue notable, ya que se puede ver que fuera de la cerca y en la secuencia de años observada los puntos casi no se separaron, mientras que en el mismo tratamiento pero con distinta secuencia de años se observó mucha dispersión a lo largo del eje de los adultos, al igual que a lo largo de los ejes de las plántulas y los juveniles. En el sitio más perturbado, La Biznaga, el efecto de la heterogeneidad temporal fue mucho más notable, sobre todo porque la contribución del banco de semillas fue muy variable (Fig. 12 b).

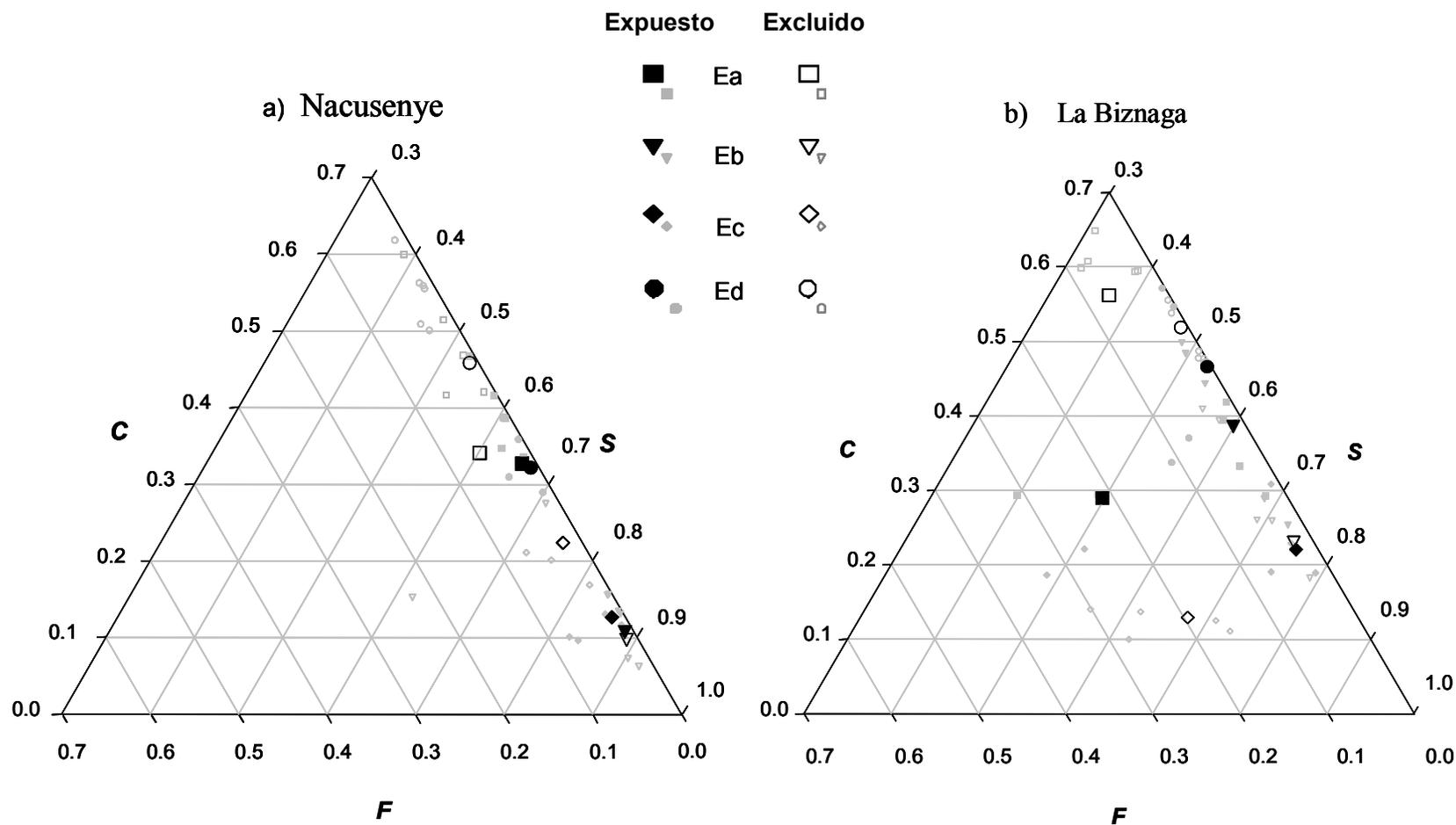


Figura 11. Triángulo demográfico de las elasticidades compuestas S , C y F para *M. hernandezii*. a) Nacusenye: sitio mejor conservado. b) La Biznaga: sitio más perturbado. Ea, Eb, Ec, Ed: matrices de elasticidad para los años **a** (2001-2002), **b** (2002-2003), **c** (2003-2004) y **d** (2004-2005), respectivamente. Figuras grandes: elasticidades de la secuencia de años observada. Figuras pequeñas: elasticidades de la contribución de estos mismos años dentro de otras secuencias. Sólo se muestra la esquina inferior derecha del triángulo para distinguir más claramente las diferencias en la ubicación de los puntos.

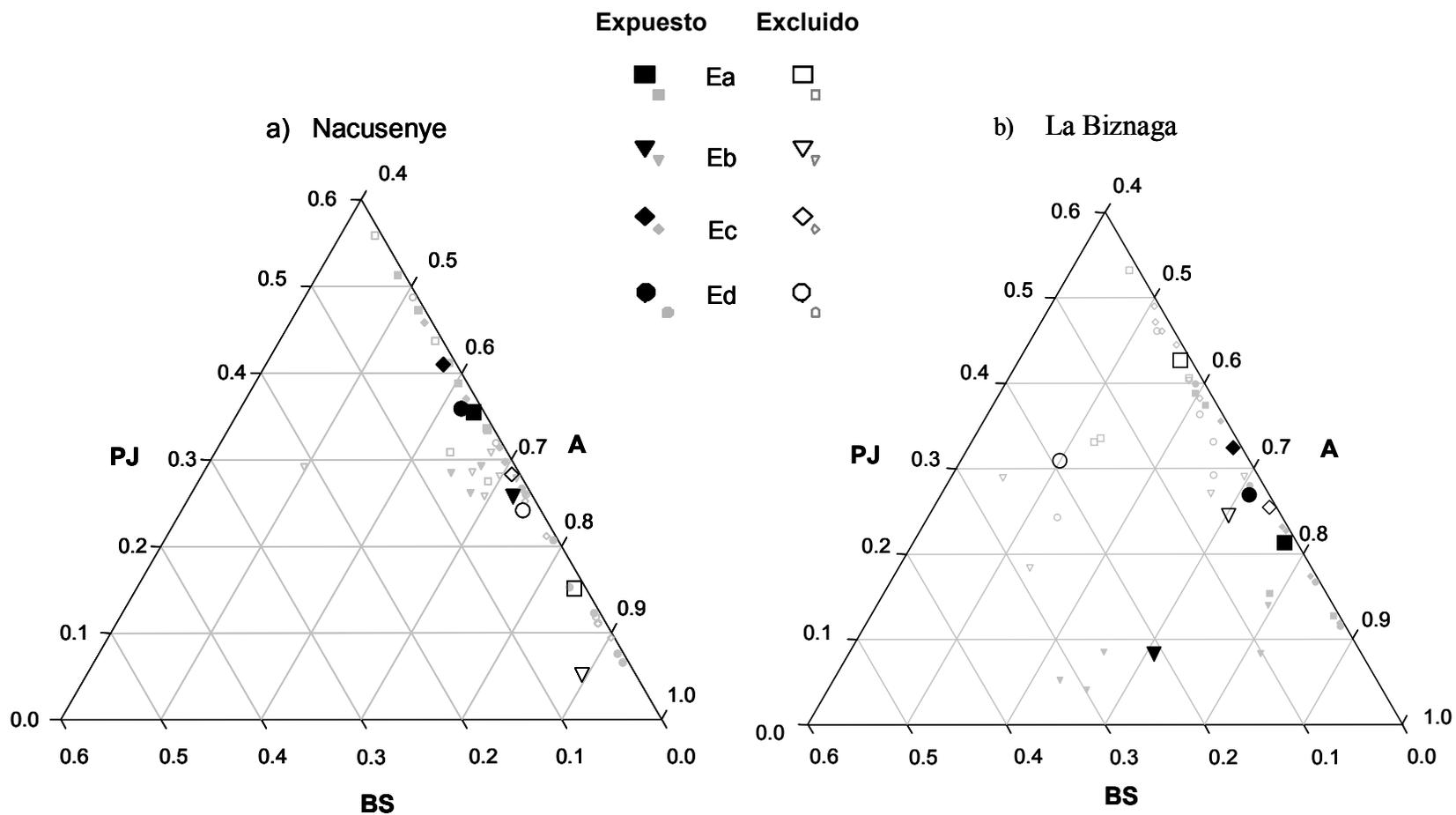


Figura 12. Triángulo demográfico de las elasticidades compuestas BS, PJ y A para *M. hernandezii*. a) Nacusenye: sitio mejor conservado. b) La Biznaga: sitio más perturbado. Ea, Eb, Ec, Ed: matrices de elasticidad para los años **a** (2001-2002), **b** (2002-2003), **c** (2003-2004) y **d** (2004-2005), respectivamente. Figuras grandes: elasticidades de la secuencia de años observada. Figuras pequeñas: elasticidades de la contribución de estos mismos años dentro de otras secuencias. Sólo se muestra la esquina inferior derecha del triángulo para distinguir más claramente las diferencias en la ubicación de los puntos.

4.4.2 *Mammillaria dixanthocentron*

Las elasticidades de esta especie variaron menos entre años en comparación con las de *M. hernandezii*, sugiriendo un menor efecto de la heterogeneidad temporal. En La Cucharilla (Fig. 13 a), las matrices de elasticidad de todos los años estuvieron más orientadas hacia donde los valores de las elasticidades de permanencia y retrogresión fueron mayores en comparación con La Pedrera donde la contribución del crecimiento es relativamente más importante. Las elasticidades del crecimiento fueron mayores en los años benignos (a y d) que en los desfavorables (c y b). En La Pedrera (Fig. 13 b) hubo una mayor dispersión de los puntos que representan las matrices anuales, con respecto a La Cucharilla, lo que sugiere un mayor impacto de la variación en la secuencia de los años en los valores de elasticidad. Si se comparan los tratamientos observando el par de puntos correspondientes a cada año vemos que la contribución de la permanencia fue mayor en las zonas expuestas al disturbio, mientras que la contribución del crecimiento aumentó en las zonas excluidas.

En el triángulo demográfico por estadios de La Cucharilla (Fig. 14 a), vemos que nuevamente los puntos están menos dispersos que en La Pedrera (Fig. 14 b) y que la mayor contribución a $\lambda^{(h)}$ la hicieron los adultos. Al igual que para *M. hernandezii* en Nacusenye (Fig. 12 a), las matrices de las plantas de *M. dixanthocentron* expuestas al disturbio se separaron de las excluidas gracias a una mayor contribución de los adultos. En La Pedrera disminuyó la contribución de los adultos a $\lambda^{(h)}$ y aumentó la de los juveniles y plántulas con respecto a lo que se observó en La Cucharilla (Fig. 14 b).

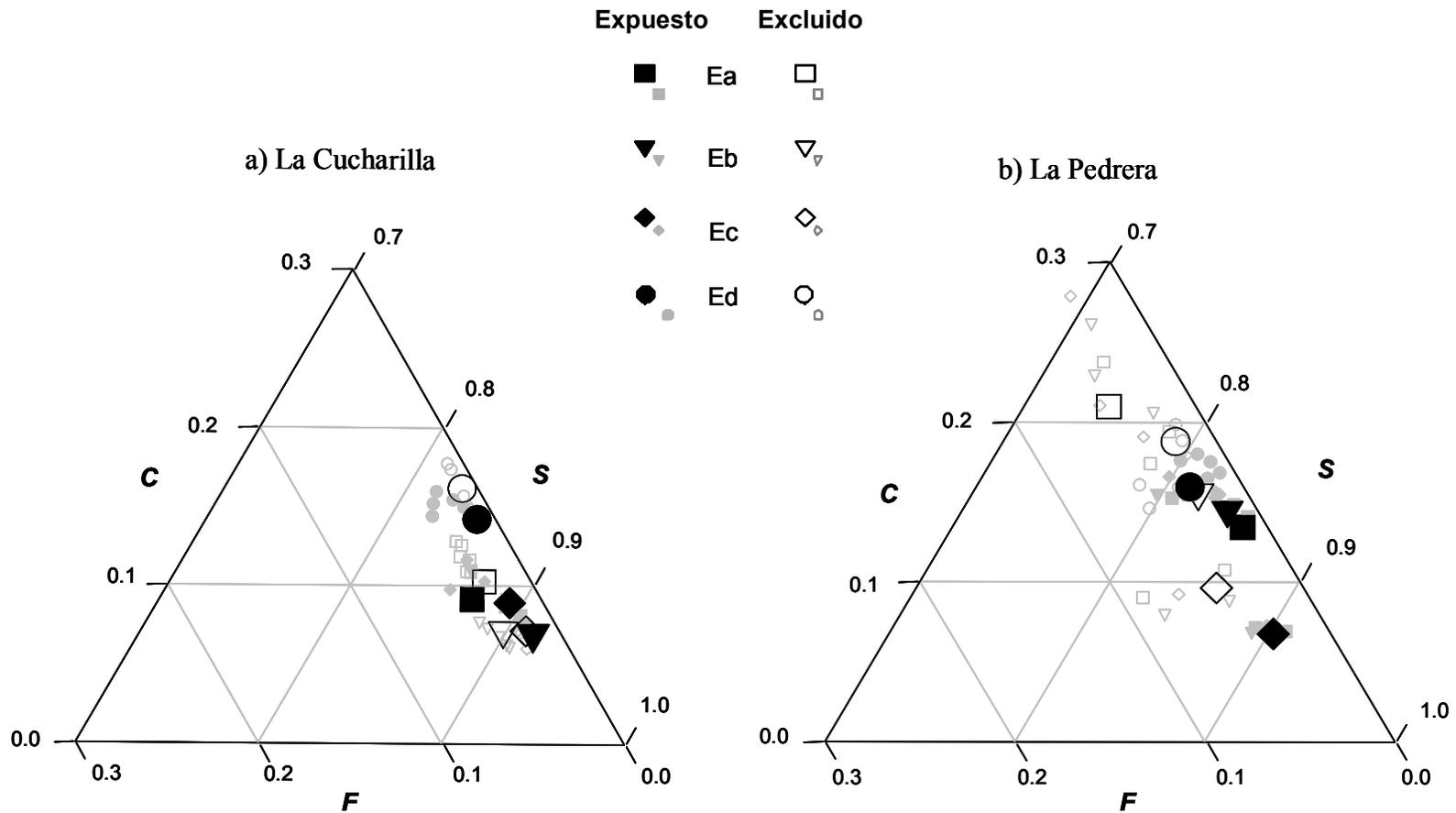


Figura 13. Triángulo demográfico de las elasticidades compuestas S , C y F para *M. dixanthocentron*. a) La Cucharilla: sitio mejor conservado. b) La Pedrera sitio más perturbado. Ea, Eb, Ec, Ed: matrices de elasticidad para los años **a** (2001-2002), **b** (2002-2003), **c** (2003-2004) y **d** (2004-2005), respectivamente. Figuras grandes: elasticidades de la secuencia de años observada. Figuras pequeñas: elasticidades de la contribución de estos mismos años dentro de otras secuencias. Sólo se muestra la esquina inferior derecha del triángulo para distinguir más claramente las diferencias en la ubicación de los puntos.

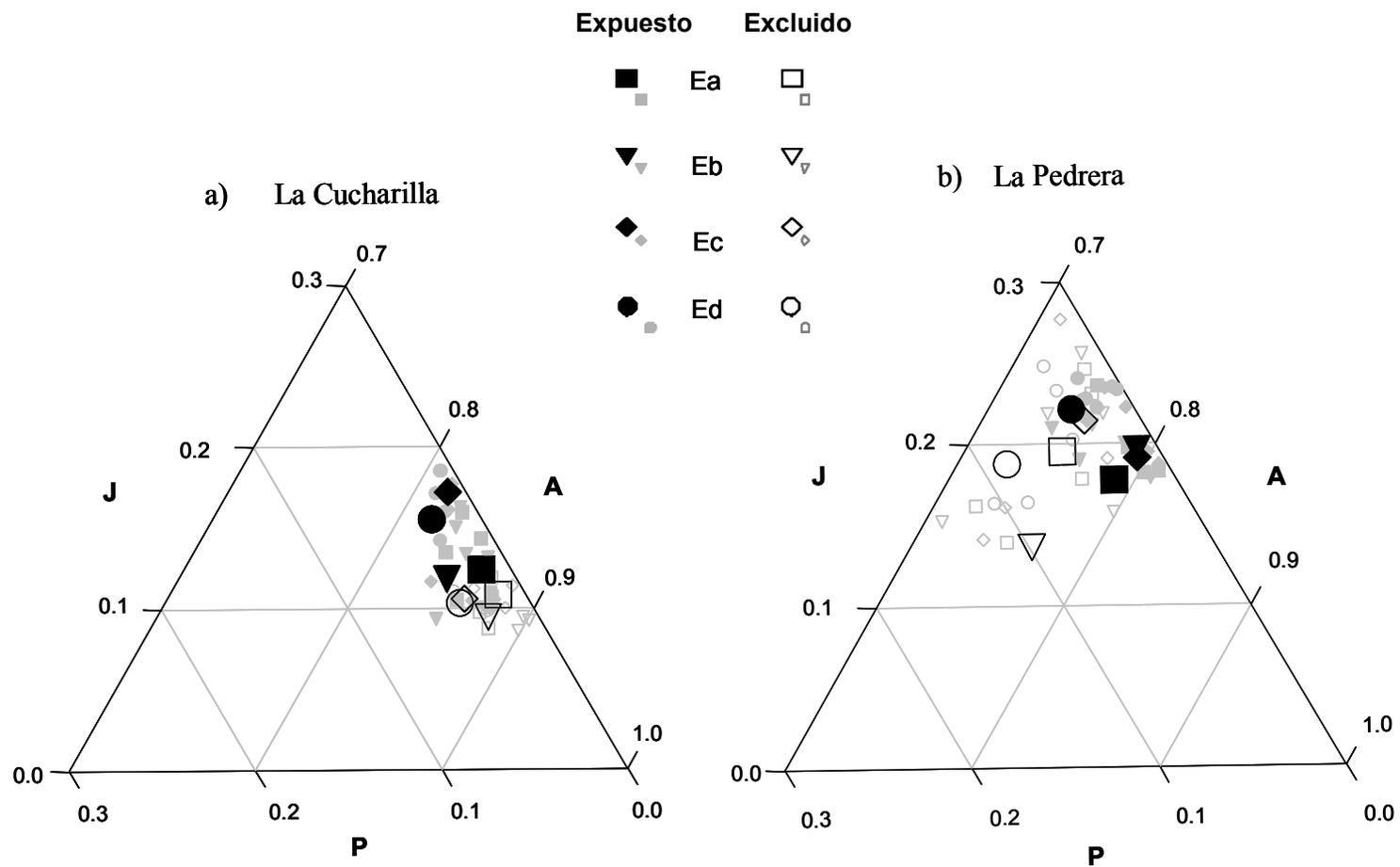


Figura 14. Triángulo demográfico de las elasticidades compuestas P, J y A para *M. dioxanthocentron*. a) La Cucharilla: sitio mejor conservado. b) La Pedrera sitio más perturbado. Ea, Eb, Ec, Ed: matrices de elasticidad para los años **a** (2001-2002), **b** (2002-2003), **c** (2003-2004) y **d** (2004-2005), respectivamente. Figuras grandes: elasticidades de la secuencia de años observada. Figuras pequeñas: elasticidades de la contribución de estos mismos años dentro de otras secuencia. Sólo se muestra la esquina inferior derecha del triángulo para distinguir más claramente las diferencias en la ubicación de los puntos.

5. Discusión

5.1 Banco de semillas de *M. hernandezii*

La cantidad de semillas del banco al interior del tallo de *M. hernandezii* aumentó conforme lo hizo el diámetro de la planta madre (Fig.9). Si suponemos que una planta de mayor tamaño es más vieja que una más chica, es posible que la primera haya acumulado más semillas simplemente porque en su vida ha atravesado por más eventos reproductivos. Además, la dispersión de las semillas se detiene después del primer año de permanencia en el banco, dando lugar a su acumulación (ver cuadro 3).

El número de semillas también fue variable dependiendo del sitio en el que se encontró a la planta madre. En La Biznaga (sitio perturbado) las plantas presentaron una mayor cantidad de semillas retenidas que en Nacusenye (sitio conservado). Este resultado sugiere que en el sitio más perturbado la probabilidad de dispersión es menor que en Nacusenye, por lo que hubo más semillas que se quedaron para formar parte del banco y ser almacenadas (cuadro 3). Nacusenye parece ser un sitio más húmedo que La Biznaga, como lo sugiere la alta abundancia de musgos y otras hierbas. Tal vez esto sea resultado del propio disturbio, ya que la compactación del suelo por el pisoteo del ganado puede impedir la infiltración del agua y la reducción de la cobertura vegetal altera los intercambios de humedad entre el suelo y la atmósfera (Vörösmarty y Sahagian 2000). Esta diferencia en la humedad podría explicar por qué se liberan más semillas en Nacusenye, pues en el laboratorio se observó que las semillas fueron liberadas cuando la planta madre fue humedecida. Esto abre la posibilidad de que las semillas almacenadas se dispersen durante los pulsos de lluvia, lo que les permitiría germinar en condiciones apropiadas de humedad, lo que puede ser crucial para las plántulas ya que es común que las cactáceas experimenten una enorme mortalidad en estas fases como resultado de la falta de agua (Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

5.2 Patrones demográficos generales para ambas especies

Como en otras cactáceas, las probabilidades de transición asociadas a permanencia o estasis, especialmente la de los adultos, fueron muy altas para ambas especies (López-Villavicencio 1999, Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Los valores altos en las entradas de permanencia de los adultos pueden deberse a que estos son individuos que han pasado por varias etapas de desarrollo almacenando agua en sus tejidos, lo que puede ser responsable de su baja mortalidad aun ante condiciones de sequía. La permanencia puede verse como una forma de resistencia por parte de las plantas, las cuales se enfrentan a condiciones de estrés hídrico por largos periodos de tiempo. Dado que en este tipo de ambientes, resulta muy difícil proveerse de recursos para crecer o reproducirse,

es de suponer que las poblaciones de plantas perennes de lento crecimiento dependan de la capacidad de resistencia de sus individuos para persistir.

Las plántulas presentaron, en todos los años y sitios, las tasas de mortalidad más altas. Esto puede deberse a que las plántulas de ambas especies son muy pequeñas —escasamente miden un milímetro de diámetro— por lo que apenas son capaces de almacenar agua y son vulnerables a cualquier cambio de humedad en el ambiente. La alta mortandad en este estadio es común en otros cactus tales como *Neobuxbaumia macrocephala*, *Mammillaria magnimamma*, *Ferocactus cylindraceus*, *Carnegiea gigantea* y *Lophocereus schottii* (López-Villavicencio 1999) y corresponde a una curva de supervivencia tipo 3, en la cual los individuos de corta edad mueren por ser vulnerables a las condiciones ambientales. Este tipo de curva está asociado a la mayoría de las cactáceas, las cuales, como resultado, tienen mayores probabilidades de establecerse bajo la sombra de arbustos y árboles donde el estrés ambiental es menor (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

El crecimiento, es decir el paso de una categoría cualquiera a otra de mayor tamaño, se dio en todas las categorías y obtuvo los valores más altos en los años **a** y **d**, aquéllos en los que la canícula no fue tan severa (Apéndice). Esto sugiere que estas plantas responden rápidamente a la precipitación que ocurre durante los meses de lluvia para crecer.

La retrogresión, entendida como la disminución de tamaño, es un proceso demográfico que ocurre regularmente en organismos modulares tales como las cactáceas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003, Valverde *et al.* 2004). En *Mammillaria hernandezii* las probabilidades de retrogresión de los adultos de todas las categorías alcanzó valores altos solamente dentro de la cerca en Nacusenye (Cuadro 4 a). Quizá éste sea el comportamiento típico de la especie en sitios bien conservados, ya que en éstos el crecimiento y reproducción de otras especies de plantas parecen afectar negativamente a *M. hernandezii* a través de la competencia, ya que los pastos cubren a los cactus, los cuales incluso llegan a verse físicamente estrangulados por el crecimiento lateral de sus vecinos (obs. pers.). El hecho de que las plantas madres se encuentren en malas condiciones pudiera explicar por qué en tales condiciones la viabilidad de las semillas fue menor (Fig. 10) ya que no podrían destinar suficientes recursos a la formación de semillas vigorosas. La disminución en el crecimiento y en la reproducción en presencia de plantas vecinas es común en otros cactus y plantas suculentas de climas áridos y semiáridos (Fowler 1986). En La Biznaga las probabilidades de crecimiento alcanzaron valores altos, lo que sugiere que en ausencia de vegetación en su vecindad, condición que se presenta en este sitio, este cacto puede aumentar su tamaño ya que tiene una mayor disponibilidad de recursos para hacerlo.

En *Mammillaria dioxanthocentron* la fecundidad dentro de la cerca en ambos sitios fue más alta para la categoría 5 y distinta de cero para la categoría 4, algo que no sucedió en las zonas expuestas. Esto puede ser señal de que a esta especie, igual que a otras cactáceas, no se ve favorecida por la perturbación de su hábitat (Hernández y Godínez-Álvarez 1994). Se debe recordar que la fecundidad de las matrices está en función tanto de la producción de flores, como del número de reclutamientos. Ambos procesos parecen ocurrir mayormente dentro de las cercas que fuera de ellas: Los individuos de la categoría 4, que ya tienen el potencial de reproducirse, sólo lo hacen en dichas zonas, tal vez porque están menos estresados. También se observaron más plántulas dentro de las cercas quizá por que el disturbio, que ocurre fuera de la cerca, reduce la cobertura vegetal y, por lo tanto, disminuye la cantidad de micrositios protegidos favorables para el establecimiento (i.e. nodricismo), o bien porque el ganado afecta directamente a los nuevos reclutas. En todo caso, el disturbio continuo mantiene condiciones que no son apropiadas para el establecimiento de nuevos individuos.

5.3 Matrices de sensibilidad para ambas especies

Para ambas especies y en todas las poblaciones, el crecimiento de los individuos de las categorías 3 y 4 tuvo un valor elevado de sensibilidad. Esto quiere decir que si el crecimiento de estas dos categorías fuese mayor, tendría un gran impacto en el valor de $\lambda^{(h)}$ independientemente del grado de disturbio. El crecimiento es por lo general, un proceso con altas sensibilidades ya que, como se señaló antes, entre más grande sea una planta más resistente será ante las condiciones ambientales adversas. Si una planta tiene mayores probabilidades de sobrevivir, tendrá una mayor longevidad y un mayor número de eventos reproductivos; $\lambda^{(h)}$ se vería incrementada como resultado de la mortalidad reducida y la mayor reproducción de los individuos en la población. Otra razón por la cual se presentan altas sensibilidades para el crecimiento de estas categorías es que les permite alcanzar el estadio reproductivo (cuadros 4 y 6).

Para *M. hernandezii* las sensibilidades más altas fueron las del paso de semilla del banco a plántula (cuadro 5 c y d). Es interesante que el banco de semillas haya resultado ser un estadio muy importante para la dinámica de una población, pues es una etapa del ciclo de vida de los cactus que frecuentemente se pasa por alto, probablemente porque se sospecha que muchas de estas especies no forman bancos de semillas (Rojas- Aréchiga y Bátis 2001). En *M. hernandezii* parece que la serotinia está actuando como un mecanismo de apuestas compensatorias, ya que las semillas retenidas pasan a formar parte del banco, lo que les permite dispersarse al siguiente año —que podría ser lluvioso— y así germinar. La incorporación a la población de plántulas que provienen de

semillas del banco es importante dado que permite la persistencia y crecimiento de la misma (Silva 1996). Se observó que la sensibilidad de la germinación de las semillas que llevan un año en el banco fue mucho mayor que aquella correspondiente a las semillas que germinan inmediatamente después de que son producidas (cuadro 5). Si consideramos que la sensibilidad es una medida de la presión de selección natural (Stearns 1992, Caswell 2001) este resultado nos habla de que si la germinación ocurre tras permanecer en el banco, la adecuación del individuo que las retenga por un año aumentará, lo que puede explicar por qué ha evolucionado la serotinia en *M. hernandezii*. Esto puede ser debido a que las semillas dentro del banco son protegidas de factores externos que pudieran poner en riesgo su viabilidad (Lamont y Enright 2000), al tiempo que experimentan las fluctuaciones de temperatura y humedad que prevalecen en su hábitat, dando lugar a un preacondicionamiento (*priming*). Las semillas preacondicionadas tienen mayores probabilidades de germinar y sobrevivir que aquellas que no pasan por dicho proceso (González-Zertuche *et al.* 2001).

Como las semillas de *M. hernandezii* son expulsadas activamente cuando el tallo de planta madre se humedece, sus probabilidades de germinar y posteriormente de sobrevivir como plántulas pueden ser mayores al emerger ante un indicio confiable de lluvia. Sin embargo, el hecho de que las entradas que se refieren al aporte de semillas al banco mostraron sensibilidades pequeñas indica que el almacenamiento no es tan importante para el valor de $\lambda^{(h)}$, y sugieren que las presiones evolutivas que han dado origen a la serotinia son muy complejas. Otro factor que puede estar asociado a las elevadas sensibilidades de la germinación de las semillas del banco es que (según los supuestos del modelo empleado) éstas son enterradas si no se dispersan inmediatamente y sólo se liberarán hasta que muera la planta madre.

Otras entradas como la permanencia y retrogresión de categorías 3, 4 y 5 en *M. hernandezii* tuvieron valores altos de sensibilidad también. Con estos datos es posible hacer una distinción y es que las para los individuos de las categorías reproductivas, permanecer o disminuir de tamaño tiene el mismo impacto sobre $\lambda^{(h)}$ que crecer. Esto puede ser debido a que una vez que se alcanza un estadio reproductivo, no importa el tamaño que tengan los individuos, ya que todos podrán dejar descendencia. Por el contrario, para las plantas de las categorías pequeñas es más importante crecer que permanecer, ya que de esta manera se acercan a ser reproductivas y escapan de la alta mortalidad que existe en estos estadios. Del mismo modo, en *M. dixanthocentron*, donde la categoría 5 hace el aporte reproductivo más significativo, la permanencia en dicha categoría (seguida de su retrogresión) es la que muestra la mayor sensibilidad, siendo también elevada la entrada correspondiente al crecimiento de las categorías 1 y 2. Los individuos de la categoría 4 también son reproductivos, por lo tanto, si las plantas de la categoría 5 disminuyen de tamaño no

resulta tan desfavorable para la población puesto que aun así podrán dejar descendencia. Esto no ocurre con los individuos de la categoría 4, cuya retrogresión es alta, ya que si éstos disminuyen de tamaño, dejarían de ser reproductivos.

5.4 Tasas de crecimiento poblacional $\lambda^{(h)}$

5.4.1 *Mammillaria hernandezii*

En general, esta especie se vio beneficiada por el disturbio existente en los sitios donde crece, pues el promedio de $\lambda^{(h)}$ fue mayor en La Biznaga dentro de la cerca, siguiéndole el valor de $\lambda^{(h)}$ fuera de ésta, es decir, que el crecimiento de la población fue mayor en la zona excluida del disturbio del sitio más perturbado (cuadro 8). En Nacusenye, sitio mejor conservado, $\lambda^{(h)}$ tuvo valores mayores en la zona fuera de la cerca. Nuevamente, puede sugerirse que esta especie se ve beneficiada por el disturbio.

En ambos sitios y tratamientos el efecto de la secuencia de años parece haber repercutido en el crecimiento poblacional (cuadro 8). El efecto de la heterogeneidad temporal en la dinámica de las poblaciones estuvo muy ligado al grado de disturbio de los sitios en donde éstas se encuentran, ya que la variación en $\lambda^{(h)}$ fue mucho mayor en el sitio perturbado. Lo mismo se ha observado en otros estudios hechos con esta misma especie (Ureta 2006, Martorell en prensa). Esto nos sugiere que el impacto de la variabilidad temporal es más evidente cuando se comparan niveles de disturbio muy diferentes. Podemos observar que el disturbio magnifica los efectos de la heterogeneidad temporal al hacer comparaciones entre sitios pero no entre tratamientos. Quizá no sea posible notar el efecto de la cerca de este nivel ya que ésta lleva poco tiempo colocada (cuatro años).

Las secuencias donde los años **d** y **a** están uno tras el otro parecen tener efectos positivos en las $\lambda^{(h)}$ ya que su valor fue alto (cuadro 8). Esto puede deberse a que la canícula no fue severa en esos años (Fig. 4), es decir que la precipitación no se redujo demasiado a mitad de época de lluvias en por dos años seguidos. Esto puede ser favorable para los individuos de esta especie en vista de que podrían llegar al segundo año lluvioso sin haber consumido los recursos almacenados en el año anterior, permitiendo que la población crezca rápidamente.

Dados los valores de las $\lambda^{(h)}$ promedio en ambos sitios, podría concluirse que no es necesaria la cerca electrificada para que la población crezca ya que las tasas de crecimiento poblacional $\lambda^{(h)}$, fueron mayores a uno fuera de la exclusión. Además, cabe mencionar que en La Biznaga el reclutamiento de plántulas fue mucho mayor que en Nacusenye (datos no presentados). Muchas especies de plantas siguen este patrón, en el cual el reclutamiento aumenta cuando existe en el medio algún tipo de disturbio (Eriksson y Eriksson 1997). Una razón que podría explicar

porqué a este cacto le favorece alguna fuente de disturbio para aumentar su $\lambda^{(h)}$, es quizá que la perturbación elimina ciertas especies de pastos y otras plantas con las que podría estar compitiendo. Sin embargo, aun cuando esta especie parece no requerir ningún tipo de protección, hay que tener en mente que este cacto tiene un hábito hemigeofítico que almacena semillas en su interior y que protege a la planta de la desecación. Si el disturbio aumenta causando una mayor erosión, la planta puede quedarse sin suelo, lo cual la dejaría totalmente expuesta. Por otra parte, la $\lambda^{(h)}$ promedio en La Biznaga fue mayor dentro de la cerca, sugiriendo que la exposición al disturbio en este sitio por más tiempo podría resultar nociva.

5.4.2 *Mammillaria dixanthocentron*

El crecimiento poblacional de esta especie no parece haber respondido a las variaciones climáticas de manera tan marcada como al disturbio. El resultado más claro fue que las poblaciones de esta especie tuvieron $\lambda^{(h)}$ más altas en los lugares aislados del disturbio. En La Cucharilla, el sitio mejor conservado, la población creció con valores de $\lambda^{(h)}$ poco mayores a uno, mientras que en La Pedrera, el sitio más perturbado, los valores de $\lambda^{(h)}$ no alcanzaron la unidad (cuadro 9). En ambos sitios, las poblaciones que están fuera de la cerca electrificada decrecieron, en La Cucharilla en un 20 % y en La Pedrera en un 30 %, cada cuatro años. El ganado llega a las partes altas de las montañas pasando por la zona donde están estos cactos. A su paso se alimenta o arranca a algunos de estos individuos (obs. pers.). De hecho, el bosque de *Quercus* donde habita esta especie está degradado presentando algunos claros causados por actividades humanas y ganaderas. Este cacto, a diferencia de *M. hernandezii*, parece requerir de condiciones ambientales que claramente no son compatibles con la presencia de factores causantes de disturbio. Aun cuando La Cucharilla es el sitio menos perturbado, la población crece a una mayor tasa dentro de la cerca en la Pedrera que en La Cucharilla afuera de la exclusión. Esto indica, como ya se mencionó, que la especie no tolera ningún tipo de disturbio y que la conservación de sus poblaciones debe estar acompañada de la preservación de su hábitat.

En esta planta no se han hecho estudios específicos sobre una posible relación con algún tipo de nodriza, pero sabemos que este fenómeno es común en cactáceas y si esta relación existiera, el disturbio del sitio pudiera estar removiendo a la o las nodrizas de *M. dixanthocentron*. Las nodrizas generan condiciones microclimáticas favorables para el establecimiento de plántulas tales como la reducción de la temperatura y la radiación solar (Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991).

En las poblaciones de esta especie el efecto de la variabilidad temporal no fue notable en sí, y menos si la comparamos con *M. hernandezii*. Las $\lambda^{(h)}$ se mantuvieron más o menos estables, ya que sus valores no difirieron mucho cuando las matrices se multiplicaron en diferente secuencia. Probablemente esto tenga que ver con el tipo de hábitat en el que crece *M. dixanthocentron*, que por ser un bosque de *Quercus* puede mantener cierto nivel de humedad y amortiguar los cambios de temperatura. La cobertura arbórea disminuye la temperatura del suelo y por esto su desecación (Silva 1996), a diferencia pastizal donde crece *M. hernandezii*. El microclima que puede mantener un bosque es importante ya que de éste dependerán procesos como la germinación, el crecimiento y la reproducción (Godefroid *et al.* 2006). Tal vez por esta razón la serotinia no evolucionó en *M. dixanthocentron*.

5.5 Análisis de elasticidad

En general la contribución de la supervivencia (*S*) a $\lambda^{(h)}$ fue la más alta, seguida de la contribución del crecimiento (*C*) y por último la fecundidad (*F*). La permanencia es el proceso que más contribuye a la persistencia de la población en otras cactáceas, en las que el valor de λ depende de la supervivencia de los individuos ya existentes (López-Villavicencio 1999, Contreras y Valverde 2002, Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Esto puede deberse a que en las zonas áridas y semiáridas resulta difícil obtener los recursos necesarios para crecer y reproducirse, por lo que lo único que pueden hacer las plantas es resistir. Lo mismo puede suceder bajo condiciones adversas, como la exposición continua al disturbio o la sequía, ya que en general fuera de la cerca y en años desfavorables aumentó la contribución de la permanencia y la retrogresión (*S*) en ambas especies (Figs. 11 y 13). En los años benignos (**a** y **d**) el crecimiento contribuyó más al valor de $\lambda^{(h)}$. Bajo estas condiciones de estrés reducido pareciera que estas dos especies pueden alejarse del extremo del triángulo correspondiente a especies tolerantes al estrés.

En La Biznaga (para *M. hernandezii*) y La Pedrera (para *M. dixanthocentron*) los puntos se separaron en el triángulo más que en los sitios conservados (Figs. 11, 12, 13 y 14: b). Este resultado es importante, ya que los procesos demográficos varían mayormente dependiendo del tipo de año, indicándonos que la variabilidad temporal resulta ser un factor muy influyente en la dinámica de la población, sobre todo en lugares perturbados. Como sucede en otras especies y con los valores de $\lambda^{(h)}$, en sitios con cierto grado de disturbio los efectos de la variabilidad temporal son más evidentes (Ureta 2006, Martorell *en prensa*). La variación asociada al tipo de año en los valores de las tasas vitales y, por lo tanto en su importancia para $\lambda^{(h)}$, se ha encontrado no sólo en otros cactus (López-Villavicencio 1999, Mandujano *et al.* 2001) sino también en arbustos que habitan ambientes temporalmente variables (Golubov *et al.* 1999). Una mayor variabilidad demográfica

puede afectar negativamente a las especies (Boyce *et al.* 2006), por lo que el disturbio, al magnificar la variabilidad, puede tener consecuencias negativas insospechadas para la conservación.

Para los triángulos demográficos de La Cucharilla y Nacusenye, en los que la elasticidad se agrupó por estadios se pueden distinguir dos agrupaciones: la de los puntos que corresponden al tratamiento excluido y la de los puntos del tratamiento expuesto (Fig. 12 y 14 a). En ambos sitios la contribución de los adultos dentro de la cerca, que fue mayor que fuera de la cerca, fue la causa de esta separación. Esto es interesante, ya que a pesar de que el cercado lleva poco tiempo (4 años) de haber sido colocado, las poblaciones ya han respondido a esta manipulación. Si bien los vecinos podrían fungir como nodrizas, proporcionando a los cactus condiciones propicias para sobrevivir (como en el caso de *M. dioxanthocentron*), dentro de las cercas la presencia de una comunidad vegetal más densa puede reducir el crecimiento de las plántulas, lo que se ha reportado en otras cactáceas (Franco y Nobel 1989). Por el contrario, los adultos pueden competir exitosamente con sus nodrizas (Flores-Martínez *et al.* 1994). Sin embargo, debemos tener en cuenta que los cactus — plántulas y adultos— son menos competitivos que otras plantas de los desiertos, como los pastos o algunos arbustos (Briones *et al.* 1998, Golubov *et al.* 1999).

Para *M. hernandezii* en La Biznaga (Fig. 11 b) los puntos que representan las matrices anuales se dispersaron en todos los ejes del triángulo demográfico más que en Nacusenye, especialmente en el eje de la fecundidad. Mientras que en Nacusenye la mortalidad de plántulas fue alta y hubo un menor número de reclutamientos, en La Biznaga la incorporación de plántulas fue muy alta por lo que la fecundidad pudo hacer mayores contribuciones a $\lambda^{(h)}$. La reproducción de esta especie pudiera estar asociada al grado de disturbio, ya que mayor perturbación mayor número de plántulas encontraremos. Muchas especies ruderales persisten en hábitats perturbados gracias a un banco de semillas (Grime 1979). Esto concuerda con los altos valores de $\lambda^{(h)}$ que se observaron en sitios con más disturbio, que sugieren cierto grado de ruderalidad en *M. hernandezii*.

Ante la heterogeneidad temporal que se observó tanto en los valores de $\lambda^{(h)}$ como en las elasticidades, se esperaría que los efectos de almacenamiento sean importantes (Philippi 1993, Higgins *et al.* 2000, Levine & Rees 2004); en La Biznaga, el banco de semillas (*BS*) contribuyó mucho más a $\lambda^{(h)}$ que en Nacusenye, lo que sugiere que tiene un rol importante en la dinámica poblacional y que se trata de una estrategia de almacenamiento efectiva que le permite a las poblaciones aprovechar los años benignos.

Los fuertes cambios observados en los valores de elasticidad para los distintos procesos demográficos y estadios muestran que *M. hernandezii* es capaz modificar su comportamiento demográfico. Esta alta plasticidad le permite aprovechar el disturbio frecuente y la alta variabilidad

interanual en la precipitación. Podría decirse que este cacto presenta diferentes tipos de estrategias de las descritas por Grime (1974): cuando las condiciones son adversas, ya sea como resultado de los años malos, la competencia o la exposición al disturbio, *M. hernandezii* se asemeja a una estrategia tolerante al estrés, ya que la mayor contribución a $\lambda^{(h)}$ fue la de la permanencia y la retrogresión (S). En años buenos o cuando hay menos vecinos, el cacto tuvo una tendencia a depender más de su crecimiento ($C_{\text{máx}} = 0.65$) y menos de la permanencia, tal como lo hacen los estrategias competidores.

En La Biznaga, la fecundidad sí tiene importancia en términos de su contribución a $\lambda^{(h)}$, sugiriendo que este cacto puede aprovechar la presencia de disturbio para reproducirse. Esto concuerda con el comportamiento de una ruderal ($F_{\text{máx}} = 0.33$). Este último resultado ya ha sido reportado para otra planta del mismo género, *M. pectinifera*, cuyas poblaciones son más densas cuando hay presencia de ganado y actividades humanas que ocasionen un nivel de disturbio intermedio (Martorell y Peters 2005). Así puede concluirse que *M. hernandezii* recurre a distintas estrategias demográficas dependiendo del sitio donde se encuentre.

Para *M. dixanthocentron*, el hecho de que la contribución de la permanencia y la retrogresión (S) aumenten en sitios perturbados y en años poco favorables sugiere que las plantas de *M. dixanthocentron* se vuelven estrategias tolerantes lo que pudiera estar relacionado con la disminución en la disponibilidad de recursos en un sitio perturbado como La Pedrera. En ambos sitios (La Cucharilla y La Pedrera), la fecundidad F tuvo valores bajos de elasticidad y no contribuyó tanto al valor de $\lambda^{(h)}$ como otros procesos. Esto podría estar relacionado con el escaso reclutamiento que se observa en las poblaciones de esta especie, así como a la alta mortalidad de sus plántulas (cuadro 6).

La poca variación en los valores de elasticidad de *M. dixanthocentron*, en comparación con *M. hernandezii*, sugieren que no es una especie tan plástica que pueda aclimatarse a un cambio drástico en las condiciones de su hábitat. Como se puede observar en los triángulos, este cacto se mantiene muy cerca de los valores altos de la permanencia y retrogresión (Fig. 13). La contribución de estos dos procesos indica, que esta especie tiene características de tolerante al estrés ya que, al parecer, la mayoría de sus recursos los destina a su supervivencia. Este cacto también parece responder a los años lluviosos incrementando la importancia relativa de su crecimiento, hecho que la acercaría a tener características de estrategia competitiva. Sin embargo no existe una gran diferencia entre los valores del crecimiento cuando comparamos entre tratamientos en el mismo año, por lo que dar una conclusión sobre si la especie cambia o no de estrategia dependiendo del tipo de año sería muy aventurado.

6. Conclusiones

- 1.- Existen similitudes pero también grandes diferencias en la dinámica poblacional de ambas especies, a pesar de que son del mismo género, habitan en la misma región con el mismo tipo de clima y sus hábitats presentan el mismo tipo de disturbio antropogénico.
- 2.- En las poblaciones de *M. hernandezii* fue posible observar un fuerte efecto de la heterogeneidad temporal. Esto se reflejó en las $\lambda^{(h)}$ y en las elasticidades.
- 3.- El efecto de la heterogeneidad temporal en las poblaciones de ambas especies fue mucho más notable en los sitios perturbados, lo cual sugiere que fue amplificado por el disturbio presente.
- 4.- En ambas especies el análisis de elasticidad indica que en años adversos las plantas muestran una estrategia más semejante a las especies tolerantes al estrés. Lo mismo puede observarse cuando las plantas se encuentran en sitios perturbados.
- 5.- En las $\lambda^{(h)}$ de las poblaciones de *M. dixanthocentron* el efecto de la variabilidad temporal no fue tan evidente, lo que pudiera estar relacionado con el tipo de hábitat en el que vive esta especie, el cual puede mantener un microclima constante que amortigua el cambio interanual de las condiciones ambientales.
- 6.- *M. dixanthocentron* es un cacto más susceptible que *M. hernandezii*. El lugar donde crece debe estar conservado, ya que de lo contrario las poblaciones reaccionan de manera negativa y decrecen.
- 7.- Se piensa que, en general, las especies de cactos son altamente vulnerables al disturbio. Sin embargo *M. hernandezii* al igual que *M. pectinifera* presenta algunos atributos característicos de especies ruderales.
- 8.- *M. hernandezii* parece ser una planta con mayor plasticidad que *M. dixanthocentron*, ya que sus distintas adaptaciones, tales como el banco de semillas, le permiten responder a distintas condiciones, adoptando diferentes estrategias de acuerdo al grado de disturbio.
- 9.- En un ambiente semiárido y de acuerdo a la clasificación de Grime (1974) encontramos que ambas especies son mayormente tolerantes (S), es decir plantas con bajas tasas de crecimiento por desarrollarse en ambientes con estrés continuo y severo. Sin embargo, si se trata de *M. hernandezii* podemos hablar de distintas modalidades de tolerancia, ya que también presenta características de ruderal (R) o sea, que es capaz de aprovechar el disturbio.
- 10.- En ambas especies, es posible observar algún tipo de efecto de almacenamiento que les permite sobrevivir de un año a otro gracias al agua que guardan en sus tejidos, o también (en el caso de *M. hernandezii*) a la creación de un banco de semillas.

7. Literatura citada

- Arias, S., Gama, S. y Guzmán, L. 1997. Flora del Valle de Tehuacán – Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss. Instituto de Biología. UNAM.
- Bravo, H. 1978. Las Cactáceas de México. Volumen I. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Briones, O., Montaña, C. y Ezcurra, E. 1998. Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecologia* 116, 365-372.
- Boyce, M.S., Haridas, C.V, Lee, C.T. y the NCEAS Stochastic Demography Working Group. 2006. Demography in an increasingly variable world. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 141-148.
- Caswell, H. y Trevisan, M.C. 1994. Sensivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* 75, 1299-1303.
- Caswell, H. 2001. Matrix Population Models: construction, analysis and interpretation. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers, USA
- Challenger, A. 1998. Utilización y Conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO, UNAM y Agrupación Sierra Madre, S.C. México.
- Cohen, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12, 110-126.
- Contreras, C. y Valverde, T. 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.
- Doak, D., Kareiva, P. y Klepetka, B. 1994. Modeling Population Viability for the Desert Tortoise in the Western Mojave Desert. *Ecological Applications* 4, 446-460.
- Eriksson, O. y Fröborg, H. 1996. "Windows of opportunity" for recruitment in long-lived clonal plants: Experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs. *Canadian Journal of Botany* 74, 1369-1374.
- Eriksson, A. y Eriksson, O. 1997. Seedling recruitment in semi-natural pastures: the effects of disturbance, seed size, phenology and seed bank. *Nordic Journal of Botany* 17, 469-482.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Mandujano, M.C. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species(Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47, 229-245.

- Flores-Martínez, A., Ezcurra, E. y Sánchez-Colón, S. 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology* 82, 325-330.
- Fowler, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17,89-110.
- Fowler, N. 1987. The effects of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of populations and communities. En: *Plant Population Ecology* (eds. Davy, A.J. , Hutchings, M.J. & Watkinson, A. R.). 249-269. Blackwell scientific publications, Gran Bretaña.
- Franco, A.C. y Nobel, P.S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77, 870-886.
- Glass, C. y Foster, R. 1983. *Mammillaria hernandezii* (Glass & Foster) a new species from Oaxaca, Mexico. *Cactus and Succulent Journal* 55, 22 y 36.
- Godefroid, S., Rucquoi, S. y Koedam, N. 2006. Spatial variability of summer microclimates and plant species response along transects within clearcuts in beech forest. *Plant Ecology* 185, 107-121.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T. y Ortega-Báes, P. 2003. Demographic trends in Cactaceae. *Botanical Review* 69, 173-203.
- Golubov, J., Mandujano, M.C., Franco, M., Montaña, C., Eguiarte, L.E. y López-Portillo, J. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology* 87, 955-962.
- Griffiths, J.F. 1972. Climate. En: W.T.W. Morgan East Africa. Its peoples and resources. Oxford University Press, London.
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250, 26-31
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, Inglaterra.
- González- Zertuche, L., Vázquez-Yanes, C., Gamboa, A., Sánchez-Coronado, M.E., Aguilera, P. y Orozco-Segovia, A. 2001. Natural priming of *Wigandia urens* seeds during burial: effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research* 11, 27-34.
- Hernández, H. y Godínez-Álvarez, H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26, 33-52.
- Higgins, S., Pickett, S. y Bond, W. 2000. Predicting extinction risks for plants: environmental stochasticity can save declining populations. *Trends in Ecology and Evolution*: 15, 516-520.

- Kandmon, R. 1993. Population dynamic consequences of habitat heterogeneity: an experimental study. *Ecology* :74, 816-825.
- Lamont, B.B. y Enright, N.J. 2000. Adaptative advantages of aerial seed banks. *Plant Species Biology*: 15, 157-166.
- Levine, J.M. y Rees, M. 2004. Effects of Temporal Variability on Rare Plant Persistence in Annual Systems. *American Naturalist* 164, 350-363.
- López-Villavicencio, M. 1999. Dinámica poblacional de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Magaña, V., Amador, J. y Medina, S. 1999. The Midsummer Drought over Mexico and Central America. *Journal of Climate* 12, 1577–1588.
- Mandujano, M.C., Franco, M., Golubov, J., Montana, C. y Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82, 344-359.
- Mandujano, M.C. 2003. *Mammillaria hernandezii*. Clasificación de tres especies endémicas de *Mammillaria* dentro del PROY-NOM-ECOL-059-2000. Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W031. México. D.F.
- Martínez-Pérez, G. 2004. Efecto de la perturbación crónica sobre la integridad biológica de las comunidades vegetales de Concepción Buenavista, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martorell, C. En prensa. Detecting and managing an overgrazing-drought synergism in the threatened *Echeveria longissima* (Crassulaceae): the role of retrospective demographic analysis. *Population Ecology*.
- Martorell, C. y Peters, E. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124, 199–207
- Nakaoka, M. 1996. Dynamics of Age-and Size-Structures Populations in Fluctuating Environments: Applications of Stochastic Matrix Models to Natural Populations. *Researches on Population Ecology* 38, 141-152.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystem: Environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 23-51.
- Pake, C.E y Venable, D.L. 1995. Is coexistence of Sonoran Desert annuals mediated by temporal variability in reproductive success? *Ecology* 76, 246-261.

- Pake, C., Venable, E. y Lawrence, D. 1996. Seed banks in desert annuals: Implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology* 77, 1427-1429.
- Philippi, T. 1993. Bet-Hedging Germination of Desert Annuals: Beyond the First Year. *The American Naturalist* 142, 474-487.
- Rodríguez-Ortega, C.E. y Franco, M. 2001. La retención de semillas en el género *Mammillaria* (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46, 32-38.
- Rodríguez-Ortega, C.E., Franco, M. y Mandujano, M.C. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology* 7, 533-544.
- Rojas-Aréchiga, M. y Batis, A. 2001. Las semillas de cactáceas ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46: 76-82.
- Schaffer, M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *The American Naturalist* 108, 783-790.
- Schwilk, D.W. y Ackerly, D.D. 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos* 94, 326-336.
- SEMARNAT-2002. 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.
- Stewart, A.J.A., John, E.A. y Hutchings, M.J. 1999. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. En: The ecological consequences of environmental heterogeneity. The 40th symposium of the British Ecological Society held at the University of Sussex.
- Silvertown, J., Franco, M. y Mc Conway K. 1992. A demographic interpretation of Grime's Triangle. *Functional Ecology*: 6, 130-136.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography- relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*: 81,465-476.
- Stearns, S.C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press.
- Tielbörger, K. y Valleriani, A. 2005. Can seeds predict their future? Germination strategies of density regulated desert annuals. *Oikos* 111, 235-244

- Ureta, C. 2006. Evaluación del disturbio antropogénico crónico sobre el comportamiento demográfico de dos especies de *Mammillaria* (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valiente- Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley. *Journal of Ecology* 79, 961- 971.
- 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.
- Venable, D.L. y Lawlor, L. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* 46, 272-282.
- Vörösmarty, C.J. y Sahagian, D. 2000. Anthropogenic disturbance of the terrestrial water cycle. *BioScience* 50, 753-765.
- Wiens, J.A .1999. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. En: The ecological consequences of environmental heterogeneity. The 40th symposium of the British Ecological Society held at the University of Sussex. Eds. Hutchings, M.J., John, E.A. y Stewart, A.J.A.
- Wilson, S.D. 1999. Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. En: The ecological consequences of environmental heterogeneity. The 40th symposium of the British Ecological Society held at the University of Sussex. Eds. Hutchings, M.J., John, E.A. y Stewart, A.J.A.

Apéndice: Matrices de transición anuales para ambas especies

Mammillaria hernandezii

Nacusenye excluido (sitio más conservado, dentro de la cerca): no se muestran las entradas con ceros.

2001-2002	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						1.257	0.880	
s4						2.485	13.489	1.775
s5							4.712	3.142
1	0.018	0.017	0.013			0.032	0.107	0.155
2				0.167		0.080		
3					0.500	0.400	0.119	
4						0.320	0.644	0.600
5							0.085	0.400
2002-2003	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3								
s4						2.253	2.651	0.066
s5							4.158	3.234
1	0.040	0.044	0.045	0.400	0.125		0.060	0.416
2					0.625	0.591	0.013	
3						0.318	0.418	
4						0.091	0.506	0.529
5							0.013	0.412
2003-2004	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						15.037	2.819	
s4						23.620	44.710	5.061
s5						2.480	22.322	22.322
1	0.006	0.006	0.006	0.389		0.030	0.107	0.314
2				0.111	0.686	0.154		
3					0.286	0.667	0.311	0.053
4						0.154	0.589	0.474
5							0.067	0.474
2004-2005	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						2.306	2.450	
s4						0.820	3.154	1.072
s5							1.309	9.163
1	0.005	0.005	0.005	0.400		0.005	0.007	
2				0.160	0.477	0.073	0.012	0.072
3					0.455	0.440	0.157	
4						0.468	0.602	0.125
5							0.205	0.875

Nacusenye expuesto ((sitio más conservado, fuera de la cerca) : no se muestran las entradas con ceros.

2001-2002	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						1.091	1.200	
s4						1.496	9.350	1.870
s5							20.944	60.214
1	0.001	0.001	0.001	0.111		0.002	0.007	0.052
2				0.222	0.167	0.083		
3					0.833	0.417	0.114	
4						0.458	0.714	0.258
5							0.143	0.742

2002-2003								
s3								
s4						0.795	1.216	0.421
s5							1.590	38.148
1	0.011	0.013	0.013				0.011	
2					0.750	0.346		0.397
3					0.125	0.615	0.304	
4						0.038	0.464	0.036
5							0.161	0.857
2003-2004								
s3						10.363	1.364	
s4						4.028	8.391	0.671
s5						2.805	25.245	89.760
1	0.002	0.002	0.002	0.231		0.011	0.013	0.113
2					0.667	0.063		
3					0.333	0.792	0.308	0.024
4						0.104	0.641	0.214
5							0.051	0.762
2004-2005								
s3						1.021	0.976	0.089
s4						5.672	9.163	3.491
s5						1.818	3.636	56.360
1	0.002	0.002	0.002	0.333		0.002	0.019	0.079
2				0.111	0.412	0.169		
3					0.471	0.390	0.310	0.028
4						0.373	0.500	0.056
5						0.034	0.190	0.861

La Biznaga excluido (sitio más perturbado, dentro de la cerca) : no se muestran las entradas con ceros.

	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
2001-2002								
s3						1.731	2.380	
s4						0.833	18.326	12.495
s5							4.443	28.877
1	0.043	0.041	0.037	0.235		0.090	0.344	0.907
2				0.412	0.333	0.045		
3					0.667	0.364	0.025	
4						0.500	0.550	0.133
5							0.375	0.867
2002-2003								
s3						1.105	3.400	0.170
s4						1.228	12.284	23.339
s5							0.063	0.921
1	0.068	0.070	0.072	0.526	0.027			
2				0.175	0.757	0.036		
3					0.108	0.786	0.180	
4						0.179	0.721	0.318
5							0.098	0.682
2003-2004								
s3						19.742	78.969	10.769
s4							28.776	61.664
s5							0.150	0.328
1	0.008	0.008	0.008	0.417	0.176			
2				0.083	0.618	0.238		
3						0.476	0.232	0.032
4						0.286	0.714	0.323
5							0.036	0.613

2004-2005

s3								
s4						0.919	2.672	1.169
s5								
1	0.056	0.056	0.056	0.250			0.051	
2				0.292	0.630	0.105		
3					0.196	0.368	0.193	
4					0.022	0.474	0.561	0.190
5						0.053	0.246	0.810

La Biznaga expuesto (sitio más perturbado, fuera de la cerca) : no se muestran las entradas con ceros.

2001-2002

	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						6.347	7.140	
s4						8.568	85.680	19.992
s5							13.847	58.851
1	0.006	0.005	0.005	0.333		0.045	0.158	0.194
2				0.167	0.278			
3					0.5	0.444	0.075	
4						0.500	0.750	0.182
5							0.175	0.773

2002-2003

s3						2.240	7.280	4.2
s4							2.457	16.583
s5								
1	0.052	0.052	0.049	0	0.083		0.151	0.327
2				0.071	0.667	0.208		
3					0.083	0.500	0.157	
4						0.250	0.510	0.129
5							0.294	0.871

2003-2004

s3						10.762	4.967	
s4						10.985	54.923	5.492
s5							39.349	104.932
1	0.001	0.001	0.001	0.345	0.053	0.010	0.023	0.041
2				0.069	0.421	0.087		
3					0.474	0.565	0.154	
4						0.261	0.769	0.267
5							0.077	0.711

2004-2005

s3								
s4						2.856	17.707	7.426
s5							3.264	34.816
1	0.005	0.005	0.005	0.143			0.033	0.062
2				0.429	0.500			
3					0.429	0.333	0.100	
4						0.600	0.620	0.086
5						0.033	0.260	0.914

Mammillaria dixanthocentron

La Cucharilla excluido (sitio más conservado, dentro de la cerca): no se muestran las entradas con ceros

	1	2	3	4	5
2001-2002					
1		0.053			0.400
2		0.421	0.065		
3	0.167	0.421	0.516		
4			0.290	0.826	0.043
5				0.130	0.913
2002-2003					
1	0.316	0.056		0.092	0.522
2	0.158	0.611	0.133		
3	0.053	0.167	0.567	0.069	
4			0.133	0.690	0.154
5				0.103	0.846
2003-2004					
1	0.565			0.023	0.294
2	0.087	0.571	0.043		
3		0.190	0.696		
4			0.130	0.857	
5				0.107	1
2004-2005					
1	0.357			0.016	0.129
2	0.286	0.625			
3		0.313	0.762		
4			0.238	0.630	
5				0.333	1

La Cucharilla expuesto (sitio más conservado, fuera de la cerca): no se muestran las entradas con ceros

2001-202	1	2	3	4	5
1					0.353
2	0.500	0.429	0.032		
3		0.500	0.710		
4			0.161	0.957	0.033
5				0.043	0.967
2002-2003	1	2	3	4	5
1					0.188
2	0.625	0.500			
3			0.655	0.179	
4			0.069	0.714	
5				0.071	0.933
2003-2004	1	2	3	4	5
1	0.400	0.071			0.222
2	0.200	0.571	0.148		
3		0.071	0.556	0.043	
4			0.148	0.696	
5				0.174	0.788
2004-2005	1	2	3	4	5
1	0.333				0.235
2	0.333	0.533	0.056		
3		0.333	0.389		
4			0.389	0.750	
5				0.150	0.968

La Pedrera excluido (sitio más perturbado, dentro de la cerca): no se muestran las entradas con ceros

2001-2002	1	2	3	4	5
1	0.500				0.368
2		0.357	0.045		
3		0.571	0.591		
4		0.071	0.318	0.600	0.086
5				0.400	0.914
2002-2003	1	2	3	4	5
1	0.100				0.429
2	0.600	0.375	0.048		
3	0.100	0.250	0.714	0.103	
4			0.190	0.655	0.114
5				0.069	0.841
2003-2004	1	2	3	4	5
1	0.556	0.167			0.500
2		0.583	0.174		
3		0.167	0.609		
4			0.087	0.643	0.051
5				0.143	0.769

2004-2005					
1	0.476			0.010	0.367
2	0.143	0.316	0.091		
3	0.048	0.421	0.682		
4	0.048		0.182	0.735	0.043
5				0.206	0.957

La Pedrera expuesto (sitio más perturbado, fuera de la cerca): no se muestran las entradas con ceros

2001-2002					
1		0.071			0.098
2	1	0.643			
3		0.071	0.767	0.040	
4			0.167	0.740	0.095
5				0.160	0.857
2002-2003					
1					0.225
2	0.600	0.600			
3		0.200	0.680	0.044	
4			0.200	0.644	0.150
5				0.156	0.650
2003-2004					
1	0.143				0.182
2	0.048	0.688	0.031		
3	0.048	0.063	0.781	0.1	
4			0.094	0.725	0.061
5				0.075	0.758
2004-2005					
1	0.133				0.148
2	0.600	0.286	0.034		
3	0.067	0.357	0.517		
4			0.345	0.897	0.037
5				0.077	0.926

Apéndice: Matrices de transición anuales para ambas especies

Mammillaria hernandezii

Nacusenye excluido (sitio más conservado, dentro de la cerca): no se muestran las entradas con ceros.

2001-2002	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						1.257	0.880	
s4						2.485	13.489	1.775
s5							4.712	3.142
1	0.018	0.017	0.013			0.032	0.107	0.155
2				0.167		0.080		
3					0.500	0.400	0.119	
4						0.320	0.644	0.600
5							0.085	0.400
2002-2003	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3								
s4						2.253	2.651	0.066
s5							4.158	3.234
1	0.040	0.044	0.045	0.400	0.125		0.060	0.416
2					0.625	0.591	0.013	
3						0.318	0.418	
4						0.091	0.506	0.529
5							0.013	0.412
2003-2004	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						15.037	2.819	
s4						23.620	44.710	5.061
s5						2.480	22.322	22.322
1	0.006	0.006	0.006	0.389		0.030	0.107	0.314
2				0.111	0.686	0.154		
3					0.286	0.667	0.311	0.053
4						0.154	0.589	0.474
5							0.067	0.474
2004-2005	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						2.306	2.450	
s4						0.820	3.154	1.072
s5							1.309	9.163
1	0.005	0.005	0.005	0.400		0.005	0.007	
2				0.160	0.477	0.073	0.012	0.072
3					0.455	0.440	0.157	
4						0.468	0.602	0.125
5							0.205	0.875

Nacusenye expuesto ((sitio más conservado, fuera de la cerca) : no se muestran las entradas con ceros.

2001-2002	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						1.091	1.200	
s4						1.496	9.350	1.870
s5							20.944	60.214
1	0.001	0.001	0.001	0.111		0.002	0.007	0.052
2				0.222	0.167	0.083		
3					0.833	0.417	0.114	
4						0.458	0.714	0.258
5							0.143	0.742

2002-2003								
s3								
s4						0.795	1.216	0.421
s5							1.590	38.148
1	0.011	0.013	0.013				0.011	
2					0.750	0.346		0.397
3					0.125	0.615	0.304	
4						0.038	0.464	0.036
5							0.161	0.857
2003-2004								
s3						10.363	1.364	
s4						4.028	8.391	0.671
s5						2.805	25.245	89.760
1	0.002	0.002	0.002	0.231		0.011	0.013	0.113
2					0.667	0.063		
3					0.333	0.792	0.308	0.024
4						0.104	0.641	0.214
5							0.051	0.762
2004-2005								
s3						1.021	0.976	0.089
s4						5.672	9.163	3.491
s5						1.818	3.636	56.360
1	0.002	0.002	0.002	0.333		0.002	0.019	0.079
2				0.111	0.412	0.169		
3					0.471	0.390	0.310	0.028
4						0.373	0.500	0.056
5						0.034	0.190	0.861

La Biznaga excluido (sitio más perturbado, dentro de la cerca) : no se muestran las entradas con ceros.

	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
2001-2002								
s3						1.731	2.380	
s4						0.833	18.326	12.495
s5							4.443	28.877
1	0.043	0.041	0.037	0.235		0.090	0.344	0.907
2				0.412	0.333	0.045		
3					0.667	0.364	0.025	
4						0.500	0.550	0.133
5							0.375	0.867
2002-2003								
s3						1.105	3.400	0.170
s4						1.228	12.284	23.339
s5							0.063	0.921
1	0.068	0.070	0.072	0.526	0.027			
2				0.175	0.757	0.036		
3					0.108	0.786	0.180	
4						0.179	0.721	0.318
5							0.098	0.682
2003-2004								
s3						19.742	78.969	10.769
s4							28.776	61.664
s5							0.150	0.328
1	0.008	0.008	0.008	0.417	0.176			
2				0.083	0.618	0.238		
3						0.476	0.232	0.032
4						0.286	0.714	0.323
5							0.036	0.613

2004-2005

s3								
s4						0.919	2.672	1.169
s5								
1	0.056	0.056	0.056	0.250			0.051	
2				0.292	0.630	0.105		
3					0.196	0.368	0.193	
4					0.022	0.474	0.561	0.190
5						0.053	0.246	0.810

La Biznaga expuesto (sitio más perturbado, fuera de la cerca) : no se muestran las entradas con ceros.

2001-2002

	s3	s4	s5	1	2	3	4	5
s3						6.347	7.140	
s4						8.568	85.680	19.992
s5							13.847	58.851
1	0.006	0.005	0.005	0.333		0.045	0.158	0.194
2				0.167	0.278			
3					0.5	0.444	0.075	
4						0.500	0.750	0.182
5							0.175	0.773

2002-2003

s3						2.240	7.280	4.2
s4							2.457	16.583
s5							0.151	0.327
1	0.052	0.052	0.049	0	0.083			
2				0.071	0.667	0.208		
3					0.083	0.500	0.157	
4						0.250	0.510	0.129
5							0.294	0.871

2003-2004

s3						10.762	4.967	
s4						10.985	54.923	5.492
s5							39.349	104.932
1	0.001	0.001	0.001	0.345	0.053	0.010	0.023	0.041
2				0.069	0.421	0.087		
3					0.474	0.565	0.154	
4						0.261	0.769	0.267
5							0.077	0.711

2004-2005

s3						2.856	17.707	7.426
s4							3.264	34.816
s5							0.033	0.062
1	0.005	0.005	0.005	0.143				
2				0.429	0.500			
3					0.429	0.333	0.100	
4						0.600	0.620	0.086
5						0.033	0.260	0.914

Mammillaria dixanthocentron

La Cucharilla excluido (sitio más conservado, dentro de la cerca): no se muestran las entradas con ceros

	1	2	3	4	5
2001-2002					
1		0.053			0.400
2		0.421	0.065		
3	0.167	0.421	0.516		
4			0.290	0.826	0.043
5				0.130	0.913
2002-2003					
1	0.316	0.056		0.092	0.522
2	0.158	0.611	0.133		
3	0.053	0.167	0.567	0.069	
4			0.133	0.690	0.154
5				0.103	0.846
2003-2004					
1	0.565			0.023	0.294
2	0.087	0.571	0.043		
3		0.190	0.696		
4			0.130	0.857	
5				0.107	1
2004-2005					
1	0.357			0.016	0.129
2	0.286	0.625			
3		0.313	0.762		
4			0.238	0.630	
5				0.333	1

La Cucharilla expuesto (sitio más conservado, fuera de la cerca): no se muestran las entradas con ceros

2001-2002	1	2	3	4	5
1					0.353
2	0.500	0.429	0.032		
3		0.500	0.710		
4			0.161	0.957	0.033
5				0.043	0.967
2002-2003	1	2	3	4	5
1					0.188
2	0.625	0.500			
3			0.655	0.179	
4			0.069	0.714	
5				0.071	0.933
2003-2004	1	2	3	4	5
1	0.400	0.071			0.222
2	0.200	0.571	0.148		
3		0.071	0.556	0.043	
4			0.148	0.696	
5				0.174	0.788
2004-2005	1	2	3	4	5
1	0.333				0.235
2	0.333	0.533	0.056		
3		0.333	0.389		
4			0.389	0.750	
5				0.150	0.968

La Pedrera excluido (sitio más perturbado, dentro de la cerca): no se muestran las entradas con ceros

2001-2002	1	2	3	4	5
1	0.500				0.368
2		0.357	0.045		
3		0.571	0.591		
4		0.071	0.318	0.600	0.086
5				0.400	0.914
2002-2003	1	2	3	4	5
1	0.100				0.429
2	0.600	0.375	0.048		
3	0.100	0.250	0.714	0.103	
4			0.190	0.655	0.114
5				0.069	0.841
2003-2004	1	2	3	4	5
1	0.556	0.167			0.500
2		0.583	0.174		
3		0.167	0.609		
4			0.087	0.643	0.051
5				0.143	0.769

2004-2005					
1	0.476			0.010	0.367
2	0.143	0.316	0.091		
3	0.048	0.421	0.682		
4	0.048		0.182	0.735	0.043
5				0.206	0.957

La Pedrera expuesto (sitio más perturbado, fuera de la cerca): no se muestran las entradas con ceros

2001-2002					
1		0.071			0.098
2	1	0.643			
3		0.071	0.767	0.040	
4			0.167	0.740	0.095
5				0.160	0.857
2002-2003					
1					0.225
2	0.600	0.600			
3		0.200	0.680	0.044	
4			0.200	0.644	0.150
5				0.156	0.650
2003-2004					
1	0.143				0.182
2	0.048	0.688	0.031		
3	0.048	0.063	0.781	0.1	
4			0.094	0.725	0.061
5				0.075	0.758
2004-2005					
1	0.133				0.148
2	0.600	0.286	0.034		
3	0.067	0.357	0.517		
4			0.345	0.897	0.037
5				0.077	0.926