

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

“Estudio demográfico de tres poblaciones de
Coryphantha werdermannii (Cactaceae) en
condiciones contrastantes de disturbio.”

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

ROSA MARICEL PORTILLA ALONSO



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.

1. Datos del alumno
Portilla
Alonso
Rosa Maricel
56 84 40 72
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
402088527
2. Datos del tutor
Dr
Carlos
Martorell
Delgado
3. Datos del sinodal 1
Dr
Héctor Manuel
Hernández
Macías
4. Datos del sinodal 2
M en C
Fernando
Vite
González
5. Datos del sinodal 3
Dra
María Teresa
Valverde
Valdés
6. Datos del sinodal 4
Dra
María del Carmen
Mandujano
Sánchez
7. Datos del trabajo escrito
“Estudio demográfico de tres poblaciones de *Coryphantha werdermannii*
(Cactaceae) en condiciones contrastantes de disturbio”.
60 Pp
2007

A mis Padres
A mis Abuelos

Agradecimientos

A mi asesor Dr. Carlos Martorell, por tu apoyo, por tu paciencia, por guiarme y enseñarme siempre cosas nuevas. Por siempre preocuparte por que día a día creciera como bióloga.

A mis sinodales, la Dra. Teresa Valverde, la Dra. María del Carmen Mandujano, el M. en C. Fernando Vite y el Dr. Héctor Hernández por su apoyo y críticas para hacer un mejor trabajo.

A la Dra. María del Carmen Mandujano por su apoyo para el financiamiento de este trabajo, así como por la beca que me otorgó.

Agradezco a Héctor Hernández y a Carlos Gómez por proporcionarme datos sobre la especie de estudio.

A todos los maestros que me dieron clases, por compartir su conocimiento con nosotros y por transmitirnos la importancia de ser buenos profesionistas como lo son ustedes. En particular quiero agradecer por esto a Carlos Martorell, Jorge Meave, Teresa Valverde, Meli Mandujano, Alejandra Vázquez-Lobo, María Cristina Revilla y Miguel Ángel Palomino.

Agradezco enormemente el apoyo administrativo y en los estudios de germinación a la M. en C. Mariana Rojas Aréchiga.

Agradezco al Instituto de Ecología de la UNAM por facilitarme el uso del invernadero.

A mis Padres, por su ejemplo y apoyo incondicional en las decisiones que he tomado a lo largo de mi vida, por el sacrificio que hicieron para que fuera una mujer libre, independiente... Bióloga como ustedes a fin de cuentas. Los adoro y estoy orgullosa de ustedes.

A mis *Abos*, por darme la oportunidad de estudiar, por llenarme de amor, por compartir las experiencias de su vida como un ejemplo de amor, fortaleza, sabiduría y lucha constante, por enseñarme que en esta vida *cada quien es el arquitecto de su propio destino*. ¡Los voy a admirar siempre!

A los Tíos, Rubén y Nuri por apoyarme, por su cariño, sus consejos. Por ser a fin de cuentas mis abuelos.

A ti florecita Rosa que ya no estás y como te extraño. *La abuela Güicha*

Chunga, chungu, a los Reyes de Timbuctú, *Mis Bisas...*

A todos los tíos y primos (de los dos lados), por su amor, comprensión y ejemplo. Los quiero muchísimo.

A ti Diego, por tu amor, por apoyarme, por estar conmigo en los momentos más importantes de mi carrera, de la vida. Por ayudarme como nadie para hacer este trabajo. Por tu paciencia y comprensión. Por todo amor.

A mis grandes y extraordinarios amigos, por estar conmigo en las buenas y en las malas, ¡por aguantarme! Por compartir nuestras vidas. Por ayudarme directa o indirectamente con este trabajo. Bianca, Tania Pau, Tona, Tania Feld, Fero, Ale Martínez, Ale V, Picach, Zote, a todos, GRACIAS.

A Karla por ayudarme a separar y contar semillas.

A Delfín, Ale Mena y Ciltlali por acompañarme y trabajar conmigo en el paraíso de Cuatro Ciénegas, por compartir ese recuerdo siempre.

A Horacio de la Cueva (*To*) por tu ayuda para resolver los problemas existenciales de este trabajo y muchos otros. Gracias.

A todos los que no están aquí mencionados y no por eso menos importantes.

A la gente de Cuatro Ciénegas,

La familia Arocha, por abrirnos su casa

Al Hotel Marielena por su apoyo.

A Jesús y Antonio (*Largo y Ancho*) por su compañía...

A Promotur por su apoyo al permitirnos acampar gratuitamente en la Poza de La Becerra.

Este trabajo fue financiado por el proyecto SEMARNAT-2002-01-C01-00350 “*Evaluación poblacional, estudio del hábitat, la comunidad y el grado de perturbación y riesgo de las especies de Cactaceae del Apéndice I del CITES*”, otorgado por el Fondo Sectorial Semarnat-Conacyt a cargo de la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez. El mismo proyecto otorgó una beca a la autora.

“Por mi raza hablará el espíritu”

Índice

Resumen	3
Abstract	4
1. Introducción	5
1.1 Disturbio en poblaciones naturales	5
1.2 Demografía	7
1.3 Las Cactáceas	10
2. Objetivos	14
3. Métodos	15
3.1 Especie de estudio	15
3.2 Sitios de estudio	15
3.3 Método de campo	17
3.4 Prueba de germinación	20
3.5 Análisis demográfico	22
3.5.1 Categorización	22
3.5.2 Cálculo de las entradas de la matriz de transición	23
3.5.3 Fecundidad	23
3.5.4 Crecimiento y Permanencia	24
3.6 Análisis de perturbación	26
3.6.1 Análisis prospectivo	26
3.6.2 Análisis retrospectivo	27
4. Resultados	28
4.1 Estructura poblacional	28
4.2 Producción de semillas y porcentajes de germinación	28
4.3 Fecundidad	29
4.4 Supervivencia	31
4.5 Crecimiento	31
4.6 Tasas vitales y matriz de transición	33
4.7 Análisis demográfico	33

4.7.1 Tasas de crecimiento poblacional	33
4.7.2 Elasticidad	34
4.8 Análisis retrospectivo	36
4.8.1 Contribuciones de cada proceso demográfico	36
4.8.2 Contribuciones por categoría de tamaño	37
5. Discusión	39
5.1 Estructura de tamaños, germinación y establecimiento	39
5.2 Fecundidad, supervivencia y crecimiento	40
5.3 Análisis demográfico	41
5.3.1 Tasas de crecimiento poblacional	41
5.3.2 Análisis de elasticidad	42
5.3.3 Análisis retrospectivo (ERTV)	44
5.4 Comparación de los análisis de perturbación	47
6. Conclusiones	48
7. Referencias	49
Anexo 1	54
Anexo 2	56
Anexo 3	57

Resumen

Las cactáceas son una familia de vasta importancia en México debido a la gran cantidad de endemismos que presentan. Se ha propuesto que esta familia es muy vulnerable en presencia de disturbio antropogénico, dado a que presentan tasas de crecimiento bajas y ciclos de vida largos. El disturbio antropogénico es novedoso en el tiempo evolutivo, por lo que ha sido un factor que provoca una disminución de hábitats apropiados, así como el decaimiento de las tasas de crecimiento poblacional de varias especies.

Una manera de estudiar cómo afecta el disturbio a las poblaciones de cactus es midiendo sus consecuencias demográficas, ya que el disturbio afecta a la supervivencia de los individuos, así como a las tasas de natalidad y mortalidad. En este trabajo se estudiaron tres poblaciones de *Coryphantha werdermannii* que difieren entre sí por el grado de disturbio que presentan, con el objeto de hacer una evaluación sobre cómo el disturbio antropogénico crónico ha afectado su dinámica poblacional. Esta cactácea se encuentra en el Apéndice I de CITES y en la NOM-ECOL-2001 catalogada como en peligro de extinción.

Se calcularon las tasas de crecimiento poblacional (λ) para los tres sitios para evaluar el estatus real de esta especie. Se realizaron los análisis de perturbación, prospectivo y retrospectivo para determinar qué procesos demográficos y categorías de tamaños son más importantes en términos de su impacto en λ y cómo contribuyen a modificarla en función de la intensidad del disturbio.

Las tasas de crecimiento poblacional difirieron entre sitios y se observó que su valor disminuye conforme aumenta la intensidad de disturbio. Los resultados del análisis prospectivo mostraron que *Coryphantha werdermannii* se comporta como tolerante al estrés y en el sitio más perturbado esta condición es más marcada pues las elasticidades que impactaron de mayor forma a λ en los tres sitios de estudio fueron las de la permanencia y las de las categorías de mayor tamaño. Los análisis retrospectivos mostraron que, dependiendo de la intensidad del disturbio antropogénico, distintos procesos demográficos son los responsables de las diferencias en λ . En el sitio con disturbio intermedio fueron la permanencia y la fecundidad los procesos demográficos que redujeron el crecimiento de la población, probablemente porque el ganado pisa y muerde el ápice de la planta donde ocurre la reproducción. En el sitio que presentó el mayor grado de disturbio las contribuciones más negativas fueron las del crecimiento, quizá como resultado de la degradación ambiental.

Es necesario tomar en cuenta en este caso los resultados del análisis retrospectivo para proponer estrategias de conservación ya que mientras el prospectivo indica que hay que cuidar a la permanencia de las categorías de mayor tamaño, los ERTV apuntan a que, dependiendo del sitio hay que atender a diferentes procesos. Observamos que λ se reduce

con el disturbio, pero la intensidad del disturbio que presentaron los tres sitios de estudio en realidad fue relativamente baja. Esto sugiere que *Coryphantha werdermannii* es vulnerable al disturbio antropogénico crónico y, si este aumentara, estaría en riesgo crítico de extinguirse.

Abstract

Cactaceae are an important plant family in Mexico because of its large number of endemic species. It has been proposed that cacti are very vulnerable to anthropogenic disturbance because of their low growth-rates and long life-cycles. Anthropogenic disturbance is an evolutionary novelty, so it has been found to be a factor reducing the availability of suitable habitats and causing a decline in the population growth rates of some species.

A way to assess how disturbance affects cactus populations is by measuring its demographic consequences since it affects individual plant survival, and birth and death rates. In this work I studied three *Coryphantha werdermannii* populations that differed among them in terms of the intensity of disturbance they experience in order to assess how chronic anthropogenic disturbance affects their population dynamics. This cactus is listed in CITES appendix I and is considered endangered by Mexican laws.

Population growth rates (λ) for each site were estimated in order to assess the status of this species. Prospective and retrospective perturbation analyses were conducted to determine which demographic processes and size categories had a larger impact on λ , and how they contributed to differences in λ as a result of disturbance intensity.

Population growth rates differed across sites, and it was observed that their values diminished as disturbance increased. Prospective analysis' results showed that the greater elasticities corresponded to stasis and to large individuals. Thus, *Coryphantha werdermannii* behaves as a stress-tolerant species, especially in the most disturbed site. Retrospective analyses demonstrated that, depending on the intensity of anthropogenic disturbance, different demographic processes were responsible for the observed differences in λ . In the site with an intermediate disturbance, fecundity and stasis were the processes causing a decline in population growth rate, probably because livestock tramples and eats the plant apices where reproduction takes place. In the most disturbed site, the more negative contributions were those of plant growth, maybe as a result of land degradation.

While the prospective analysis' results indicate that the survival and stasis of large plants are to be protected in order to preserve the species, it is necessary to consider the retrospective analysis as it shows that different demographic processes are affected in different sites. We observed that disturbance reduced λ , but the disturbance intensities that we observed in the three sites are relatively low. This suggests that *Coryphantha werdermannii* is highly vulnerable to chronic anthropogenic disturbance. If the latter is to become more intense, this cactus would become critically endangered.

1. Introducción

1.1 El disturbio en poblaciones naturales

Para poder definir el disturbio hay que distinguir sus causas y efectos, así como el nivel de organización biológica en el que se quiera investigar. El análisis del disturbio en diferentes niveles de organización es vital para poder comprenderlo como un fenómeno natural o producido por el hombre (Pickett *et al.*, 1989; Vega y Peters, 2003). Varios autores han definido al disturbio en términos del sistema en el que llevan a cabo su investigación, por lo que en realidad no hay una definición única para este concepto. Grime (1979) define al disturbio como un proceso de remoción o daño de biomasa vegetal. En forma similar, Sousa (1984) lo define como un evento discreto y puntual de mortalidad, desplazamiento o daño de individuos que crea una oportunidad para el establecimiento de otros. Pickett y White (1985) señalan que el disturbio es un evento discreto en el tiempo que modifica la estructura de una población, una comunidad o un ecosistema, cambiando la disponibilidad de recursos, el sustrato o el ambiente físico. En este sentido, el disturbio cambia el estado de las variables estructurales y físicas de un sistema ecológico a la vez que influye en sus funciones y procesos (White y Jentsch, 2001).

La definición de disturbio como un evento relativamente discreto sugiere que dichos eventos son breves y repentinos en relación, por ejemplo, con la longevidad de los individuos, la tasa de crecimiento de la población, o la sucesión de la comunidad bajo estudio. Así, el disturbio presenta varios atributos importantes: la frecuencia (que es la cantidad de veces con que ocurre en un periodo determinado), la duración y la intensidad (determinada por la fuerza del evento), el tamaño del área perturbada, o el porcentaje del área total afectada (Pickett y White, 1985; White y Jentsch, 2001). Estos atributos definen el régimen de disturbio al que está sujeto un determinado sistema.

En la naturaleza existen disturbios naturales de varios tipos como incendios, huracanes, tornados, derrumbes, inundaciones o ramoneo por animales silvestres (White y Jentsch, 2001). Sin embargo, también las actividades humanas han generado cambios drásticos en todos los ecosistemas, incluyendo modificaciones en el régimen natural de disturbio de los mismos (White y Jentsch, 2001). El impacto humano se reconoce en las áreas urbanas, en los campos agrícolas y en algunos ecosistemas sensibles como son los bosques templados y las selvas, entre otros (Vega y Peters, 2003). En los ambientes áridos

y semiáridos, las condiciones de sequía pueden verse incrementadas debido a las actividades humanas como el pastoreo y la agricultura, lo que provoca que los suelos se compacten y disminuya drásticamente la disponibilidad de agua y otros recursos necesarios para las plantas nativas (Martorell y Peters, 2005). A la degradación del medio, el aumento de la aridez y la erosión causados por las actividades humanas y por diversos cambios en el clima en zonas secas se les conoce como desertificación, y constituyen uno de los problemas ambientales más relevantes en el mundo moderno (CCD, 1995). La desertificación provoca una disminución en la cobertura vegetal que a su vez disminuye la capacidad de los suelos productivos para sostener a la vegetación (CCD, 1995).

Las formas en las que el hombre afecta a los ecosistemas se han clasificado en dos tipos: el disturbio crónico y el disturbio agudo (Singh, 1998). Una de las formas más ilustrativas de disturbio agudo es la tala completa de la vegetación de algunas zonas. Este tipo de disturbio tiene poca frecuencia pero una gran intensidad. A pesar del cambio drástico que esto implica, a menudo el ecosistema es capaz de recuperarse por sí solo (Singh, 1998; Vega y Peters, 2003). En contraste, el disturbio crónico se caracteriza por tener una alta frecuencia pero baja intensidad; un ejemplo es la extracción moderada pero constante de biomasa de un ecosistema (Singh, 1998). El grave problema que tiene el disturbio crónico es que, a diferencia del agudo y el natural, puede impedir que el sistema se regenere ya que la actividad humana que lo provoca es continua. Esto es especialmente grave en sistemas que se recuperan muy lentamente, como es el caso de los ecosistemas áridos o los alpinos. El disturbio antropogénico crónico caracteriza a varias regiones de los países en vías de desarrollo (Singh, 1998). En México la ganadería extensivas y la extracción de recursos naturales son dos factores importantes de disturbio antropogénico crónico (Challenger, 1998; Valverde *et al.*, 2004; Martorell y Peters, 2005; Ureta, 2006; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

El disturbio antropogénico crónico, al ser continuo en el tiempo, hace necesaria una definición que no considere que éste sea discreto y puntual en el tiempo. En este trabajo definiré al disturbio, en general, como el cambio en la estructura mínima de un objeto — para este estudio, una población— causado por un factor externo al sistema de interés (Pickett y White, 1985), en este caso las actividades antrópicas. La diferencia entre esta

definición y las anteriores es básicamente que su caracterización no depende de la escala temporal.

Los diferentes regímenes de disturbio han moldeado muchas de las características de historia de vida de las especies (Sousa, 1984). En algunos casos, el disturbio incluso promueve la liberación de recursos que pueden ser aprovechados por algunos organismos. Grime (1974) propuso tres estrategias que las plantas pueden seguir dependiendo del estrés (que se refiere a un factor que provoca una disminución en la productividad y crecimiento de la vegetación) y del disturbio. Las estrategias *C* son plantas competitivas que se desarrollan en ambientes en los que hay poco estrés y poco disturbio y suelen tener altas tasas de crecimiento. Las estrategias *R* son plantas ruderales, es decir, aquellas que se desarrollan en ambientes que presentan bajos niveles de estrés pero altos de disturbio y son exitosas en cuanto a la reproducción. Por último, las estrategias *S* son plantas tolerantes al estrés que se desarrollan en ambientes con bajos niveles de disturbio pero con mucho estrés. Estas presentan bajas tasas de crecimiento, normalmente son de vida larga, tienen tallos verdes, y su persistencia como especie depende de la capacidad que tengan sus individuos para sobrevivir por largos periodos de tiempo. Ya que es posible observar que una especie muestre cualquier estrategia intermedia entre estos tres extremos, es posible representar la historia de vida dentro del esquema de Grime haciendo una gráfica triangular en la que los vértices correspondan a las especies competitivas, las tolerantes al estrés y las ruderales.

Mientras que las plantas se han adaptado de distintas formas al disturbio natural, el disturbio antropogénico es novedoso en el tiempo evolutivo, por lo que ha sido un factor que ha llevado a la disminución y pérdida de hábitats naturales, así como al decaimiento de las tasas de crecimiento poblacional de un gran número de especies (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). El impacto que tiene el disturbio en las poblaciones se puede estudiar a través de sus consecuencias demográficas, ya que afecta a la supervivencia, crecimiento y reproducción de los individuos (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

1.2 Demografía

La demografía es el estudio de cómo las tasas vitales que se manifiestan en la escala del individuo —tales como el crecimiento, la reproducción, la muerte y la migración— inciden

en los procesos poblacionales (Boyce *et al.*, 2002). En fechas recientes se han usado los modelos matriciales para incorporar dichas tasas al estudio de la biología de poblaciones desde el punto de vista ecológico, evolutivo y de conservación (Caswell, 2001; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). La evaluación de la tasa de crecimiento poblacional, λ , nos permite tener una aproximación del estatus de una población. Una población que se encuentra decreciendo puede encontrarse en peligro de extinción, mientras que una población que crece o está estable tiene la capacidad de persistir en el tiempo, y puede ser el reflejo de un hábitat favorable o una forma de manejo sustentable (Silvertown *et al.*, 1996; Godínez-Álvarez, *et al.*, 2003; Martínez-Ballesté *et al.*, 2005; Ureta, 2006; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Santini, 2007).

En particular, los modelos matriciales de proyección poblacional se usan en los estudios demográficos de plantas porque permiten incorporar la complejidad de sus ciclos de vida (Silvertown *et al.*, 1996). Estos análisis operan en tiempo discreto, proyectando el comportamiento de la población del tiempo t al $t + 1$ (Caswell, 2001), por ejemplo, de un año al siguiente. Asimismo, se usan con poblaciones estructuradas, por lo que es necesario clasificar a los organismos en categorías de edades o tamaños. A partir de esto se estiman las probabilidades de transición entre categorías y las contribuciones que hacen los adultos a las etapas tempranas a través de la fecundidad. Estos datos se incorporan en un arreglo cuadrado de números, conocido como matriz de transición poblacional, de modo que cada celda de la matriz corresponde a una tasa vital. Se supone que todos los individuos que componen una categoría (ya sea de tamaños o edades) presentan el mismo comportamiento demográfico, el cual se supone que es constante en el tiempo (Ehrlén y van Groenendael, 1998; Caswell, 2000, 2001).

Los modelos matriciales permiten hacer análisis de perturbación, los cuales han resultado ser una herramienta útil para la demografía. Estos análisis evalúan a lo que sucede con la tasa de crecimiento poblacional ante cambios en ciertas entradas de la matriz de transición, y exploran cómo la tasa de crecimiento poblacional cambia en consecuencia (Caswell, 2000). Existen dos tipos de análisis demográficos de perturbación: el prospectivo y el retrospectivo. El análisis prospectivo nos da proyecciones a futuro, explorando cómo se modificaría λ en función de cada una de las tasas vitales (Caswell, 2000, 2001) y anticipando los resultados de las perturbaciones antes de que éstas ocurran. Estos análisis

pueden llegar a mostrar los efectos de cambios que no pueden ocurrir biológicamente en tasas vitales (Caswell, 2000).

El análisis prospectivo generalmente se expresa como matrices de sensibilidad y de elasticidad. Las primeras reflejan un cambio en la tasa de crecimiento poblacional que resultaría de un cambio infinitesimal absoluto en una entrada de la matriz (Ehrlén y van Groenendael, 1998; Caswell, 2001). Las matrices de elasticidad evalúan el efecto proporcional sobre la tasa de crecimiento poblacional al hacer cambios proporcionales en las entradas de la matriz. La elasticidad estima la aportación relativa de cada entrada de la matriz a la tasa de crecimiento poblacional. Las matrices de elasticidad son las más frecuentemente usadas para hacer evaluaciones y planes de conservación de las especies (de Kroon *et al.*, 1986; Silvertown *et al.*, 1996; Caswell, 2001).

Una aplicación de los métodos prospectivos fue propuesta por Silvertown *et al.* (1992), quienes desarrollaron un método para traducir demográficamente las estrategias de historia de vida *C-S-R* de Grime a través de la suma de las elasticidades de cada proceso demográfico (crecimiento, fecundidad y permanencia). De acuerdo con dichos autores, las especies con elevadas elasticidades en las entradas de la matriz correspondientes al crecimiento se deberían asemejar a la competidoras, *C*. Las especies con mayores aportes de las tasas de permanencia o estasis corresponderían a aquellas con atributos propios de las especies tolerantes al estrés, *S*. Finalmente, las ruderales, *R*, tendrían mayores elasticidades en las entradas de la fecundidad debido a su alta capacidad de reproducción. Dado a que la elasticidad tiene la propiedad de sumar 1 (de Kroon *et al.* 1986), es posible representarlas en una gráfica de tres vértices llamada triángulo demográfico, que sería análoga al triángulo de historias de vida de Grime (1974).

El análisis retrospectivo (Experimentos de Respuesta de Tablas de Vida, o ERTV) es un análisis de perturbación directa. Va hacia atrás en el tiempo, enfocándose en la variación que ha existido en los valores de las tasas vitales y analiza cómo es ésta afecta al valor observado de λ (Caswell, 2000). Este análisis considera que el efecto sobre λ de cualquier cambio en las tasas vitales no sólo depende de su magnitud sino también de la sensibilidad de λ a la tasa vital en cuestión (Fréville y Silvertown, 2005). Con este análisis podemos estimar cómo es que diferentes condiciones ambientales —como el disturbio

antropogénico, el estrés, o la variabilidad climática— afectan al crecimiento poblacional a través de los cambios que ejercen en las tasas vitales individuales (Caswell, 2001).

Con los ERTV podemos comparar sitios que presentan diferentes estados de degradación (Ehrlén y van Groenendael, 1998; Ureta, 2006; Mandujano *et al.*, 2007; Martorell, 2007). Este análisis se considera poderoso ya que permite hacer una comparación entre distintas poblaciones, identificando las variaciones observadas en las tasas vitales que son responsables de las variaciones en λ .

Existe una gran controversia acerca de cuál de estos dos análisis es el más adecuado para hacer planes de manejo y conservación de especies. La mayoría de los autores prefieren utilizar el método prospectivo, ya que éste permite identificar las tasas vitales (fecundidad, permanencia y crecimiento) que presentan un valor alto en la sensibilidad o elasticidad, lo que indica que cambios en esas entradas producirán grandes incrementos en la tasa de crecimiento poblacional (Caswell, 2000). Por otro lado hay autores que recientemente han utilizado el método retrospectivo ya que permite evaluar cómo es que diferentes formas de manejo inducen cambios en λ (Ehrlén *et al.*, 2005; Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Martínez-Ballesté *et al.*, 2005; Martorell, 2007). Para este trabajo se decidió realizar ambos análisis para evaluar cómo varía la demografía de la cactácea *Coryphantha werdermannii* en diferentes condiciones de disturbio.

1.3 Las Cactáceas

Las cactáceas comprenden unas 2000 especies y en su mayoría se distribuyen en lugares de clima árido o semiárido, aunque también podemos encontrarlas como epífitas en ambientes húmedos. Están adaptadas a vivir en condiciones estresantes dado que en estos sitios hay poca disponibilidad de agua y de otros recursos (Bravo-Hollis, 1978). En México podemos encontrar una gran cantidad de especies de esta familia, ya que las condiciones geográficas y climáticas de nuestro territorio generan ambientes ideales para su establecimiento. En México existen alrededor de 850 especies, de las cuales entre el 73 y el 84 % son endémicas de nuestro país (Bravo-Hollis, 1978; Hernández y Godínez, 1994; Guzmán *et al.*, 2003).

En general, el comportamiento demográfico de las cactáceas es semejante entre ellas. La mayoría presenta tasas de crecimiento cercanas al equilibrio ($\lambda \approx 1$), siendo

generalmente la permanencia la tasa vital que tiene un mayor impacto sobre dicho parámetro (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Si se emplea el triángulo demográfico de Silvertown *et al.* (1992), se puede apreciar que la mayoría de las especies de cactáceas se encuentran en el extremo inferior derecho, en donde la permanencia tiene mayores valores que el crecimiento y la reproducción. Esto significa que su comportamiento es semejante al de otras plantas perennes longevas, o bien es compatible con aquellas que presentan historias de vida características de especies tolerantes al estrés. Esto pudiera deberse a la baja disponibilidad de agua en el suelo en los ambientes que habitan, ante la cual la respuesta de las plantas es crecer lentamente (Grime, 1979; Silvertown *et al.*, 1992; Rosas-Barrera y Mandujano, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Por otro lado, la germinación y establecimiento de las semillas ocurren con una baja frecuencia, ya que coinciden con infrecuentes pulsos de lluvia abundante. Esto acota la incorporación de nuevos individuos a las poblaciones (Mandujano *et al.*, 2001; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Valverde *et al.*, 2004; Santini, 2007).

El saqueo y la extracción ilegal, el comercio con ejemplares silvestres, el cambio de uso de suelo de áreas de vegetación natural a terrenos agrícolas y ganaderos, y el incremento de las actividades humanas, han llevado a varias cactáceas a ser catalogadas como amenazadas o en peligro de extinción (Hernández y Godínez, 1994; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). Este nivel de amenaza tiene que ver con que la mayoría de las cactáceas presentan ciclos de vida largos, tasas de crecimiento lentas, tasas de mortalidad altas en los individuos más jóvenes, así como áreas de distribución geográfica restringidas (Hernández y Godínez, 1994; Álvarez *et al.*, 2004; Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). Varias especies se encuentran confinadas a un tipo exclusivo de hábitat y en varios estudios se ha visto que son muy vulnerables al disturbio (Hernández y Godínez, 1994; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003, Ureta 2006). Como resultado, varias especies de cactáceas se incluyen en la Norma Oficial Mexicana (Nom-059-Ecol-2001) que brinda protección a especies de fauna y flora mexicanas (Semarnat 2001), en los apéndices de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) en las que el comercio representa un riesgo adicional, y en el Libro Rojo de la Unión Internacional para la Naturaleza (UICN).

Entre las cactáceas frecuentemente se presenta un fenómeno llamado nodricismo ya que algunas especies se asocian con arbustos y otras plantas durante las etapas tempranas de vida, así como con las rocas (*i.e.*, nodricismo abiótico; Nobel *et al.*, 1992). Ambas formas de nodricismo (biótico y abiótico) protegen a los cactus de la radiación lumínica y por lo tanto, de la reducción de la humedad edáfica, a la vez que los proveen de un microambiente favorable para su establecimiento. También es posible que los protejan de depredadores (Flores y Jurado, 2003). Algunas cactáceas necesitan de algún tipo de nodriza como arbustos e incluso otros cactus (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.*, 1998), aunque se ha reportado que las plántulas de algunas especies pueden crecer en zonas descubiertas como es el caso de *Mammillaria magnimamma* (Valverde *et al.*, 1999). Éste último caso parece ser común en las especies globosas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Varias especies de cactus se ven afectadas negativamente ante la presencia de disturbio antropogénico. La perturbación producida por las actividades humanas o naturales en general afecta directamente el reclutamiento de nuevas plantas, así como a la supervivencia en las etapas tempranas del desarrollo. Además, el disturbio podría tener como consecuencia una disminución en la fecundidad y la supervivencia de los adultos, afectando indirectamente al reclutamiento (Álvarez *et al.*, 2004). *Mammillaria magnimamma* presenta tasas de crecimiento poblacional mayores en sitios conservados que en los perturbados (*i.e.*, quemados) como resultado de las diferencias en la fecundidad y el establecimiento de las plantas en las etapas tempranas del desarrollo (Valverde *et al.*, 2004). Aparentemente, el disturbio humano impide el reclutamiento de *Opuntia macrocentra* (Mandujano *et al.*, 2007). En el caso de *Mammillaria dixanthocentron*, el disturbio por ganado tiene un impacto negativo en el crecimiento poblacional al eliminar a los individuos adultos (Ureta, 2006).

Existen también cactáceas que se ven beneficiadas por el disturbio. *Mammillaria pectinifera*, por ejemplo, se beneficia de la presencia de ganado incrementando su densidad en sitios con intensidades intermedias de disturbio (Martorell y Peters, 2005). En algunas de las especies que toleran bien el disturbio se observan altas contribuciones a λ dadas por el crecimiento y la fecundidad, mientras que las de la permanencia disminuyen, aumentando de esta manera la densidad poblacional en los sitios perturbados (Ureta, 2006). Cuando esto sucede podemos decir que estas especies tienen rasgos de ruderales ya que

aprovechan la presencia del disturbio, quizá porque éste puede eliminar a plantas competidoras (Ureta, 2006; Santini, 2007). Otros estudios no han detectado ningún efecto del disturbio sobre las poblaciones, como en el caso de *Echinocactus platyacanthus*, en el que se ha visto que la población es capaz de persistir siempre y cuando los adultos de la población no se vean dañados, aun cuando la vegetación de su alrededor se vea afectada por el disturbio (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

Entre los numerosos géneros que componen a la familia Cactaceae, el género *Coryphantha* ha sido poco estudiado. La mayoría de las especies que pertenecen a este género crecen en México, en los estados del centro y el norte de la República (Bravo-Hollis, 1978; Hernández y Godínez, 1994). La única especie de *Coryphantha* que se encuentra dentro del apéndice I de CITES es *Coryphantha werdermannii* debido a que se comercia con sus semillas así como con ejemplares de campo (Catus Heaven Online Store s/f; Cactus Specialites s/f; Les Jardins du Désert s/f). También se encuentra catalogada en peligro de extinción (Nom-059-Ecol-2001). Con esta especie se realizó el presente estudio. *Coryphantha werdermannii* es endémica de la región de Cuatro Ciénegas, Coahuila, y en realidad no se conoce mucho de su biología. Hasta la fecha no existe ningún estudio publicado sobre la ecología de esta especie por lo que es un misterio cuál fue la información utilizada para ponerla en dicho estatus.

El propósito de esta tesis fue evaluar cómo se ven afectadas tres poblaciones de *C. werdermannii* en presencia de disturbio antropogénico crónico a partir de un estudio demográfico. Se hizo una comparación entre los dos análisis de perturbación: el prospectivo y el retrospectivo. Partiendo de los resultados de éstos se determinó qué procesos demográficos que se ven afectados por el disturbio, así como las categorías de tamaño que contribuyen más a las tasas de crecimiento poblacional y sus diferencias.

Hasta la fecha se han publicado pocos estudios que tomen en cuenta la relación de la demografía y la presencia del disturbio humano en cactáceas. Es importante considerar esto ya que el hombre se encuentra presente en todos los ecosistemas y los modifica constantemente, afectando así a varias especies. Realizar trabajos sobre la demografía de especies nativas de México y la dinámica poblacional, tomando en cuenta al disturbio antropogénico, nos permitirá mejorar las estrategias de conservación para su protección.

2. Objetivos

Objetivo General

Evaluar el efecto del disturbio antropogénico crónico en la dinámica poblacional de *Coryphantha werdermannii*.

Objetivos Particulares

- Evaluar cómo afecta el disturbio a los diferentes procesos demográficos.
- Estimar el crecimiento poblacional bajo distintas intensidades de disturbio.
- Evaluar cómo ha afectado la variación de las tasas vitales (fecundidad, crecimiento y permanencia) a la tasa de crecimiento poblacional.
- Comparar los métodos de perturbación prospectivos y retrospectivos para definir a las tasas vitales que son relevantes para la conservación de *C. werdermannii*.

3. Métodos

3.1 Especie de estudio

Coryphantha werdermannii Böedeker es una planta de tallo simple que rara vez forma agrupaciones. Tiene un tallo globoso ovoide de hasta 8 cm de altura y 6 cm de diámetro, es de color verde grisáceo claro (Lámina 1). El ápice es algo lanoso y cubierto por las espinas centrales, las cuales son cuatro y se desarrollan sólo cuando la planta ha alcanzado su edad reproductiva (Lámina 1). Las espinas radiales son pectinadas. Las flores son hermafroditas y miden de 5 a 6 cm de diámetro; la época de floración se presenta en los meses de junio y julio. Presentan hasta cuatro frutos claviformes de color verde por evento reproductivo. Sus semillas son reniformes, de color castaño claro y miden 1.5 mm de longitud (Lámina 2; Bravo-Hollis, 1991).

3.2 Sitios de estudio

El estudio se realizó en tres localidades del municipio de Cuatro Ciénegas de Carranza, Coahuila. Para elegirlos se buscaron zonas con diferente grado de disturbio (alto, medio y bajo) tomando en cuenta la presencia de actividades agrícolas, ganaderas o mineras, caminos de autos o de ganado, así como su distancia a poblaciones humanas.

C. werdermannii se presenta en “bajadas” de la sierra, es decir a declives correspondientes a abanicos aluviales, así como en mesetas bajas. La vegetación predominante en los tres sitios de estudio es matorral micrófilo, el cual se caracteriza por un estrato con arbustos no mayores a 4 m de altura. La vegetación está compuesta por gobernadora (*Larrea tridentata*), lechuguilla (*Agave lechuguilla*), *Yucca* sp., candelilla (*Euphorbia antisyphilitica*), así como diversas cactáceas, entre las que encontramos varias especies de *Mammillaria*, *Opuntia* spp., *Ariocarpus fissuratus*, *Grusonia bradtiana*, *Epithelantha micromeris*, *Echinocactus horizonthalonius*, así como *Coryphantha*, particularmente *Coryphantha werdermannii* (Obs. pers., Bravo-Hollis, 1978; Rzedowski, 1978; Lüthy, 2001).

El clima en el poblado de Cuatro Ciénegas es de tipo BWhx'(w)e, es decir, cálido seco con lluvias tanto en verano como invierno con oscilación de temperatura mayor a 14 °C. La temperatura media anual es de 18 a 22 °C y la precipitación media anual es de 246.2

mm (Servicio Meteorológico Nacional, s/f). La altitud en las tres localidades estudiadas *C. werdermannii* va desde los 1000 m s.n.m. hasta 1175 m s.n.m.

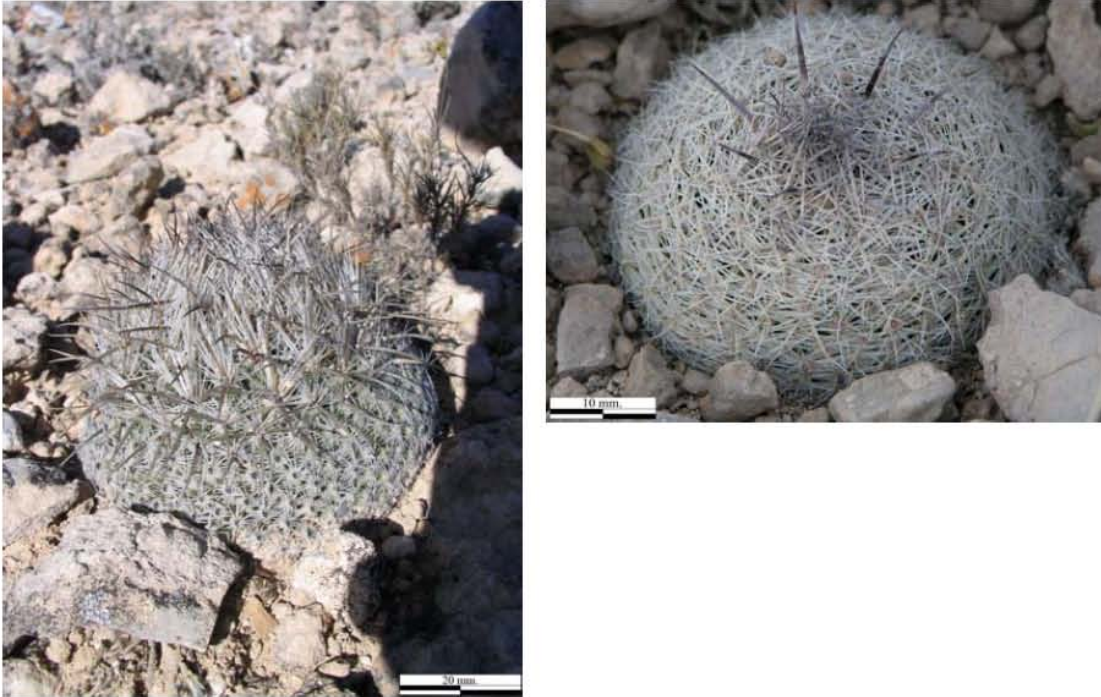


Lámina 1. Plantas adultas de *Coryphantha werdermannii*. La fotografía de la derecha muestra una planta que apenas ha iniciado la producción de espinas centrales que indica el inicio de la etapa reproductiva (Fotografías de Diego Rábago y Delfín Montañana).



Lámina 2. Semillas de *Coryphantha werdermannii*.

Sitio 1: Esta localidad se encuentra aproximadamente a 10 km de la población de Cuatro Ciénegas. Las plantas de *C. werdermannii* encontradas en este lugar presentaron un diámetro grande y su densidad poblacional fue baja; no se encontraron plantas representantes de los tamaños más pequeños. Este sitio presentó el menor grado de disturbio que fue de 11.6 según las mediciones de Montañana (en preparación); la escala para medir el disturbio va desde cero, en la que el sitio que presenta este valor se considera prístino, mientras que el mayor grado es de 100, donde se representa un sitio totalmente destruido (Martorell y Peters, 2005; Anexo 1). Este sitio presenta poca vegetación en la cual sobresalen gobernadoras, lechuguillas, yucas, así como una gran variedad de cactáceas. La población de *C. werdermannii* se encuentra situada en una pendiente moderada en la que hay zonas pedregosas. (Lámina 3).

Sitio 2: Esta localidad se encuentra a 100 km del poblado de Cuatro Ciénegas. Presentó un grado de disturbio intermedio de 16.6. La cobertura vegetal es la más densa de los tres sitios estudiados. Observamos varios caminos de autos así como presencia de ganado cercano a las zonas en donde se encontró la mayor densidad poblacional. En esta localidad los lugareños alimentan al ganado con cactáceas, en su mayoría nopales. Hay también una mina de estroncio abandonada cercana al sitio (Lámina 4).

Sitio 3: Ésta se encuentra a 50 km del poblado de Cuatro Ciénegas y presentó el mayor grado de disturbio, el cual fue de 22.8. Se encontraron caminos de ganado, una cerca de púas y suelo erosionado, lo cual indica la presencia de actividades humanas en la localidad, particularmente ganaderas. *Coryphantha werdermannii* se desarrolla en un claro en el cual la vegetación ha sido removida casi en su totalidad. Alrededor hay yucas, agaves, palo adán (*Fouquieria diguetii*) y algunas especies de cactáceas. El sustrato dominante de este sitio es rocoso. En esta localidad se encontró la mayor densidad poblacional de *C. werdermannii* y se encontraron plantas representantes de todas las categorías de tamaños (Lámina 5).

3.3 Método de campo

El estudio se realizó de enero del 2005 a enero del 2006. En cada localidad se buscaron las zonas con la mayor densidad poblacional de *C. werdermannii* y se colocaron transectos permanentes dentro de los que se ubicó a los individuos muestreados. El muestreo para cada localidad se realizó tomando los diámetros de los individuos de todos los tamaños. En



Lámina 3. Sitio 1. Presenta el menor grado de disturbio. Podemos observar un paisaje con un sustrato rocoso dominado por cactáceas y pequeños arbustos (Fotografía de Delfín Montañana).



Lámina 4. Sitio 2. Presenta un grado intermedio de disturbio y tiene la mayor cobertura vegetal de los tres sitios de estudio (Fotografía de Delfín Montañana).



Lámina 5. Vistas del sitio 3, que presenta el mayor grado de disturbio. En la vista superior la zona en la que se realizó el estudio corresponde al parche que no presenta vegetación. (Fotografía de Carlos Martorell). En la imagen inferior se muestra un acercamiento de esta área en la que se aprecia un sustrato rocoso y arbustos pequeños.

cada individuo se registró la presencia de espinas centrales que posteriormente se usaron para hacer la categorización de los individuos, ya que éstas indican que las plantas ya son reproductivas. También se contó el número de flores y frutos que presentó cada planta en enero y junio del 2005 y en enero del 2006. Cada planta se marcó individualmente con claves hechas con chaquiras de cinco colores distintos (Lámina 6). El método que se siguió para hacer estas claves es simple. En primer lugar se eligió un sistema de cinco dígitos (*i.e.*, del 0 al 4), y se asignó a cada número un color distinto. Así, con las cuatro chaquiras se generaron 5^4 (= 625) combinaciones únicas con la que se identificó a cada individuo en el presente estudio.

Debido a la baja densidad de plantas pequeñas, se decidió tomar en cuenta a todas las que fuera posible encontrar tanto dentro como fuera de los transectos. Se hizo un mapa de los sitios haciendo referencia a la localización de las plantas individuales.

La cantidad de transectos permanentes varió entre localidades, ya que la densidad poblacional de los sitios fue muy variable. El número de individuos muestreados por localidad fue diferente ya que, al igual que los transectos, dependió de la distribución de las plantas así como de la densidad poblacional. El total de individuos marcados en cada sitio fue de 87 para la localidad 1, 101 para la localidad 2 y 124 para la localidad 3. Se colectaron frutos en las tres localidades para extraer semillas con las cuales se obtuvieron datos de la fecundidad. El número de frutos colectados fue de 13 para las dos primeras localidades y de 6 para la tercera. También se contó el número de semillas de cada fruto, el cual se comparó entre sitios mediante un ANOVA de una vía.

Debido a la baja abundancia de las plantas de las categorías más pequeñas en el campo, se tomó la decisión de sembrar semillas *in situ* que nos permitieron observar el comportamiento de las plantas en las etapas más tempranas de su desarrollo.

3.4 Prueba de germinación

Se separaron 120 semillas de cada localidad para saber si presentaban latencia, y conocer la viabilidad de las semillas en cada sitio. Éstas se sometieron a un proceso de desinfección con cloro al 5 % durante 3 minutos. Posteriormente se enjuagaron con agua y se sembraron en cajas de Petri con un sustrato de algodón y papel filtro, se regaron cada 3 días para conservar la humedad. Se utilizaron 18 cajas, 6 para cada localidad con 20 semillas cada



Lámina 6. Plantas juveniles de *Coryphantha werdermannii* marcadas en el campo. Sus diámetros son de aproximadamente 15 mm.



Lámina 7. Plántula de seis meses de edad de *Coryphantha werdermannii* germinada en campo (Fotografía: Carlos Martorell).

una y se colocaron en una cámara de germinación con un fotoperiodo de 12 horas luz y 12 horas de oscuridad. La temperatura osciló diariamente de los 18 a los 32 °C, con la temperatura baja coincidiendo con las horas de oscuridad. Las semillas se mantuvieron en estas condiciones aproximadamente durante un mes, en el cual se registró cada dos días la germinación de las semillas a partir de la emergencia de la radícula. Posteriormente se hizo una prueba de Kruskal-Wallis para evaluar si existe alguna diferencia en el porcentaje germinación de las semillas de cada sitio.

3.5 Análisis demográfico

3.5.1 Categorización

Con base en el diámetro de las plantas medidas en el campo, así como en la presencia de espinas centrales que determinan el inicio de la edad reproductiva, se definieron seis categorías de tamaño (Tabla 1). Para ello, en primer lugar se identificó en los datos de campo los diámetros máximos y mínimos que presentaron las plantas en las tres localidades. Posteriormente se localizaron los diámetros en los que se observó que las plantas comienzan a producir espinas centrales. Ya que encontramos que los diámetros en los que se observaron espinas centrales variaron mucho, se separaron las plantas mayores de 25 mm sin espinas centrales (> 25SE, Tabla 1) y las plantas menores de 45 mm que presentaron espinas centrales (< 45CE, Tabla 1) en dos categorías distintas. Las plantas mayores a 45 mm quedaron en una última categoría (Tabla 1).

Tabla 1. Categorización y marca de clase para cada categoría. SE, sin espinas centrales. CE con espinas centrales.

Categoría	Tamaño (mm)	Marca de clase (mm)
1	< 5 SE	3
2	5 – 10 SE	7.5
3	10 – 25 SE	17.5
4	> 25 SE	31
5	< 45 CE	41
6	> 45 CE	59

3.5.2 Cálculo de las entradas de la matriz de transición.

Como ya se mencionó, la densidad poblacional de *Coryphantha werdermannii* fue muy baja en los tres sitios de estudio y las categorías de tamaños pequeños prácticamente no estaban representadas, lo que para hacer demografía es fundamental. Para estimar los valores de las categorías de las que no se pudieron obtener datos se realizaron tres regresiones diferentes para estimar el crecimiento, la fecundidad y la supervivencia. Con éstas se estimaron los valores correspondientes a cada categoría de tamaño, usando la marca de clase correspondiente. Para obtener la marca de clase de la última categoría se usó como límite superior la planta más grande registrada, y se empleó un diámetro de 37 mm como límite entre las categorías 4 y 5 para calcular las marcas de clase correspondientes.

A partir de los resultados de las regresiones de fecundidad, permanencia y crecimiento se construyó una matriz de transición (Fig. 1) que sólo incluye transiciones asociadas a estos tres procesos demográficos. En las siguientes secciones se explica cómo se obtuvieron las entradas de la matriz correspondientes estas tasas vitales.

$$A = \begin{bmatrix} P_{11} & 0 & 0 & 0 & F_{15} & F_{16} \\ C_{21} & P_{22} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & C_{32} & P_{33} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & C_{43} & P_{44} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & C_{54} & P_{55} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & C_{65} & P_{66} \end{bmatrix}$$

Fig. 1. Matriz de transición. En la diagonal principal representa la permanencia ($P_{i=j}$), en la subdiagonal se encuentra representado el crecimiento ($C_{i>j}$) y en el primer renglón se encuentran los valores que corresponden a la fecundidad (F_{ij}). Esta matriz es de 6×6 ya que tenemos seis categorías indicadas por los subíndices.

3.5.3 Fecundidad

Al no contar con datos de plántulas ni germinación de semillas en los sitios de estudio, se realizó una siembra de mil semillas, para lo cual se utilizaron semillas obtenidas de frutos colectados en la localidad correspondiente. Las semillas se pusieron en tres diferentes condiciones: junto a rocas, debajo de arbustos y en zonas totalmente descubiertas. La razón

para escoger estas condiciones es que en el campo se observó que esta especie puede crecer junto a rocas (nodricismo abiótico), bajo a otras plantas (nodricismo biótico) y también en zonas desprotegidas. La siembra se realizó en el mes de junio del 2005, coincidiendo con la máxima precipitación. Los datos de germinación y supervivencia de las plántulas se tomaron una sola vez en enero del 2006.

Se calculó la fecundidad partiendo de la siguiente ecuación:

$$F_{ij} = M_j S G \quad (1)$$

en la que M_j es el número promedio de frutos producidos al año por una planta de la categoría j , S es el número promedio de semillas por fruto y G es la probabilidad que tiene una semilla para germinar y sobrevivir hasta enero del 2006.

Para el cálculo de M_j se hizo una regresión log-lineal del número de frutos producidos por planta al año contra el diámetro de la planta en GLIM 4.0. Se hicieron tres visitas a lo largo de un año (en enero y junio del 2005 y en enero del 2006) para estimar el número de frutos que produce cada planta, así como la cantidad de flores. Sin embargo, no se pudo observar cuántas de las flores producidas en junio del 2005 dieron origen a frutos. Para estimar este dato se supuso arbitrariamente que el total de las flores se convierten en fruto, de modo que todas las flores y botones que se encontraban presentes en cada individuo de *C. werdermannii* en junio del 2005 fueron polinizadas y lograron producir frutos.

Para el cálculo de S se contó el número de semillas de cada fruto colectado. G se obtuvo a partir de la siembra de mil semillas en cada sitio realizada en el campo en junio del 2005 y la toma de datos se realizó en enero del 2006. Al multiplicar $M_x S$ obtenemos el número de semillas producidas por una planta al año y si lo multiplicamos por G el resultado nos dará el número de semillas producidas por cada planta que logran germinar y sobrevivir (establecerse) hasta los primeros 6 meses después de la germinación.

3.5.4. Crecimiento y Permanencia

Para poder obtener los valores de las entradas de la matriz correspondientes al crecimiento ($C_{i>j}$) y a la permanencia ($P_{i=j}$) se utilizaron las siguientes ecuaciones (Caswell, 1996,2001):

$$P_{i=j} = \sigma_j(1 - \gamma_j) \quad (2)$$

$$C_{i>j} = \sigma_j \gamma_j \quad (3)$$

$$P_{k=k} = \sigma_k \quad (4)$$

Donde σ_j es la probabilidad de supervivencia de un individuo de la categoría j y γ_j es la probabilidad de crecer del estado j al $j + 1$ dado que la planta sobrevive. $P_{k=k}$, es la permanencia de la última categoría, k , y ésta es igual a la probabilidad de supervivencia ya que no crece.

La supervivencia de los individuos muestreados se registró en el campo y se sometió a una regresión binaria del diámetro contra las muertes registradas a lo largo del año de estudio en GLIM 4.0 para estimar σ . Para el caso de los individuos pequeños (categorías 1 y 2) de los sitios 1 y 2 se incorporaron a la regresión los datos de mortalidad obtenidos a partir de experimentos de invernadero en condiciones de poca humedad realizados por Martínez (2007).

La probabilidad de crecer del estado j al $j + 1$ se obtuvo a partir de la ecuación $\frac{1}{\tau}$, donde τ es la duración media de una planta en una categoría, es decir, el tiempo que tarda una planta que se encuentra en el inicio de una categoría en pasar a la siguiente (Caswell, 2001). Para obtener el valor de τ se tomaron los diámetros en que inicia y termina la categoría j y el crecimiento anual observado en el campo, para el cual se realizó una regresión normal del diámetro de la planta contra el crecimiento de cada individuo en el año de estudio en GLIM 4.0. El tiempo que se tarda una planta en pasar de una categoría a otra se calculó estimando el crecimiento anual para una planta que se encuentra en el inicio de su categoría. Sumando el diámetro inicial y el crecimiento, se obtuvo el diámetro de la planta en el siguiente año, y se calculó el crecimiento anual para el nuevo tamaño. Esto se repitió tantas veces como fuera necesario hasta que el diámetro fuese mayor o igual al diámetro en el que inicia la siguiente categoría. En este momento se consideró que la planta cambió de categoría, y el tiempo (número de repeticiones) requerido para lograrlo fue el valor de τ .

Para obtener la probabilidad de permanencia en la misma categoría, se restó a 1 la probabilidad de crecer de una categoría a la siguiente (ec. 2). A esto se le multiplicó la probabilidad de supervivencia, ya que para que una planta persista es necesario por un lado, que no crezca y por otro, que permanezca viva. La permanencia de los individuos de la

última categoría es igual a su probabilidad de supervivencia (ec. 4). Ya que no es posible que sus individuos transiten a una categoría superior, su permanencia depende sólo de que las plantas se encuentren vivas. Para obtener la probabilidad de crecimiento de cada categoría es necesario que la planta esté viva y que pase de una categoría a otra. Por tanto, se multiplicó la probabilidad de supervivencia por la probabilidad de crecer de una categoría a la siguiente (ec. 3).

3.6 Análisis de perturbación

Para llevar a cabo este trabajo se realizaron dos tipos de análisis de perturbación, el análisis prospectivo y el análisis retrospectivo, cada uno con diferentes fines, por lo que es necesario interpretarlos de distintas formas y bajo diferentes contextos (Caswell, 2000). Existe una gran controversia sobre cuál de los dos es el mejor análisis para hacer propuestas de manejo y conservación de especies (Silvertown *et al.*, 1996; Ehrlén y van Groenendael, 1998; Caswell, 2000; Martorell 2007). Lo que se pretende en este trabajo es complementar los resultados de ambos análisis. Por un lado el prospectivo, a través de las matrices de elasticidad, proyecta cuánto cambiaría la tasa de crecimiento poblacional si se modificara alguna entrada de la matriz. Por el contrario, el análisis retrospectivo se enfoca en la variación de λ como función de la variación observada de las tasas vitales entre sitios (Caswell, 1996, 2000).

Al unir los resultados de los dos análisis se tendrá una idea mucho más clara de las condiciones en las que se encuentra esta especie y, por tanto, se podrá evaluar si se encuentra en peligro de extinción; asimismo, se podrá conocer cuáles tasas vitales son responsables de la reducción en la tasas de crecimiento poblacional como resultado del disturbio, y proponer un método de manejo para incrementar efectivamente las tasas de crecimiento.

3.6.1 Análisis Prospectivo

Para este análisis se utilizaron las matrices de elasticidad para proyectar cómo cambiaría el valor de λ al hacer pequeños cambios en las tasas vitales (Anexo 2). A partir de dichas matrices se midió el efecto en λ de cambios proporcionales en las entradas de la matriz de transición. Las entradas de la matriz de elasticidad poseen la propiedad de sumar uno, por lo que podemos sumar las elasticidades correspondientes a las categorías y a los procesos

demográficos para estimar su impacto en λ (de Kroon *et al.*, 1986; Messerton-Gibbons, 1993; Silvertown *et al.*, 1993). Para representar los resultados de éste análisis se elaboró un triángulo demográfico (Silvertown *et al.*, 1992) en el que se grafican los valores de elasticidad por proceso demográfico (*i.e.*, la supervivencia, la fecundidad y el crecimiento) para evaluar su contribución a la dinámica poblacional.

3.6.2 Análisis retrospectivo

Por medio del análisis retrospectivo se vio cómo es que la variación observada en las tasas vitales entre sitios ha modificado la tasa de crecimiento poblacional (λ). Esto se llevó a cabo a través de la construcción las matrices de contribución, que indican cuál o cuáles tasas vitales contribuyeron positiva o negativamente a la variación observada en λ . Los ERTV son una forma de realizar este análisis y sirven para cuantificar el efecto que tienen distintos factores ambientales sobre la población, midiendo un conjunto de tasas vitales en condiciones específicas (en este caso, distintos grados de disturbio; Caswell, 1996). Las matrices de contribución que se obtienen como resultado del ERTV derivan de la variación que se observa en las entradas de la matriz multiplicada por la sensibilidad de dichas entradas, obtenida mediante el método prospectivo (Caswell, 1996, 2000, 2001).

El método que se usó para realizar el análisis fue el siguiente: en primer lugar se obtuvieron matrices de transición y las tasas de crecimiento poblacional de cada sitio. Posteriormente se calculó la matriz promedio a partir de las matrices de transición. A continuación se obtuvieron nuevas matrices A_x , promediando la matriz promedio con las matrices originales. Las A_x se iteraron para obtener sus sensibilidades. El siguiente paso fue obtener las matrices de diferencia, restando a las matrices originales a la matriz promedio. Finalmente, para obtener las matrices de contribución, se multiplicó cada entrada de cada matriz de diferencia por cada entrada de la matriz de sensibilidad correspondiente para los tres sitios (Anexo 2). Para verificar que el análisis se hizo correctamente, se sumaron las entradas de las matrices de contribución (por separado) y se obtuvo la λ de la matriz promedio. La suma de de estos dos últimos valores debe ser casi igual a la λ correspondiente a cada sitio. Para representar los resultados de este análisis se sumaron los valores de las entradas de las matrices de contribución por proceso demográfico (crecimiento, permanencia y fecundidad), y por categoría (Martínez-Ballesté *et al.*, 2005).

4. Resultados

4.1 Estructura poblacional

En los sitios que presentaron las menores intensidades de disturbio (1 y 2) no se encontraron individuos de las categorías de menor tamaño, mientras que en el sitio que presentó disturbio alto sí hay plantas pequeñas (Fig. 2). En los tres sitios se puede observar una mayor frecuencia de individuos de mayor tamaño (Categoría 6), así como en las categorías 3 y 4 (Fig. 2). La densidad poblacional difiere evidentemente entre sitios, aunque no se pudo comparar estadísticamente ya que en el campo se dio prioridad a buscar plántulas y no se marcaron todas las plantas adultas encontradas. La menor densidad se observó en el sitio 1 y la mayor en el 3.

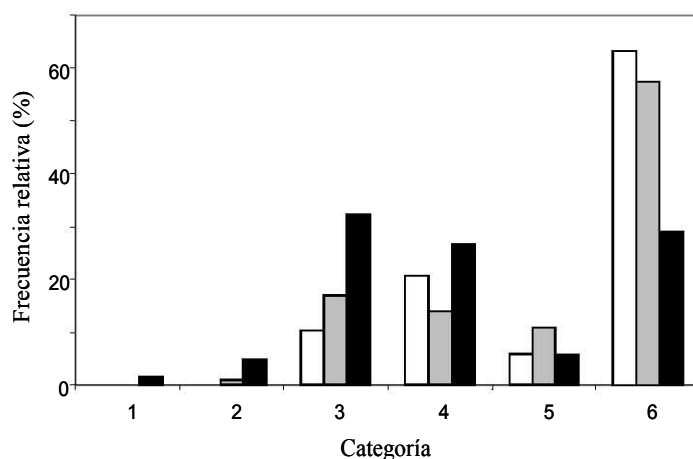


Fig. 2. Estructura de tamaños de las poblaciones de *C. werdermannii* en los tres sitios estudiados. Sitio1, $n = 87$, sitio 2, $n = 101$ sitio 3, $n = 124$. La reproducción empieza en la categoría 5. Las barras de color blanco corresponden al sitio 1, las grises al sitio 2 y las negras al sitio 3.

4.2 Producción de semillas y porcentajes de germinación

En las distintas localidades no se encontraron diferencias significativas en la cantidad de semillas por fruto ($F = 0.408$, $P = 0.623$), que en promedio fue de 630.33 semillas. Sin embargo, sí se encontraron diferencias entre los porcentajes de germinación en laboratorio en diferentes sitios ($\chi^2 = 6.59$ $P = 0.037$). La germinación de las semillas provenientes del sitio menos perturbado fue menor que la de los otros dos, y en las del sitio más perturbado hubo un 100 % de germinación (Fig. 3).

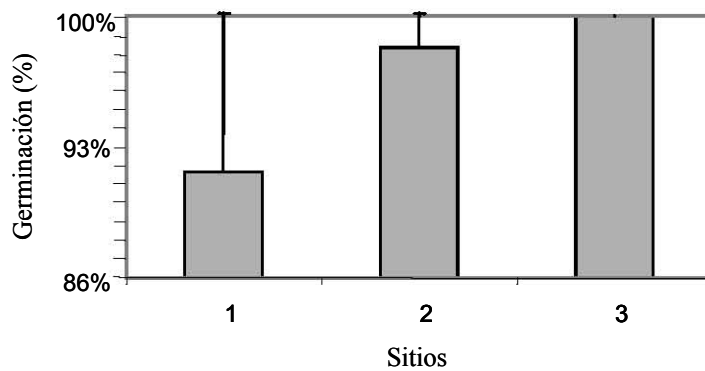


Fig. 3. Porcentaje de germinación de las semillas de cada sitio. Las barras de error corresponden al error estándar.

4.3 Fecundidad

La reproducción se observó en individuos de un tamaño mínimo de alrededor de 37 mm de diámetro (Fig. 4), y la producción de frutos aumentó conforme aumentó el diámetro de los individuos. Las plantas de diámetros mayores produjeron un mayor número de frutos y al llegar a unos 60 mm aproximadamente, la producción de frutos permaneció relativamente constante conforme aumentó el diámetro de los individuos. La producción anual de frutos por individuo dependió del sitio (Tabla 2, Fig. 4); y aquí hay un dato interesante, en los sitios 1 y 3 (con menor y mayor grado de disturbio, respectivamente) los individuos produjeron un mayor número de frutos en el año de estudio. En el sitio 2, que presenta un grado de disturbio intermedio, los individuos produjeron un menor número de frutos en el año.

Tabla 2. Resultados de la regresión log-lineal del número de frutos producidos por plantas de diferente tamaño. d es el diámetro de la planta $R^2 = 0.5836$.

<i>Fuente</i>	χ^2	g.l.	P
<i>d</i>	77.78	1	<0.0001
<i>d</i> ²	39.91	1	<0.0001
sitio	11.71	2	0.0029
total	632.86		

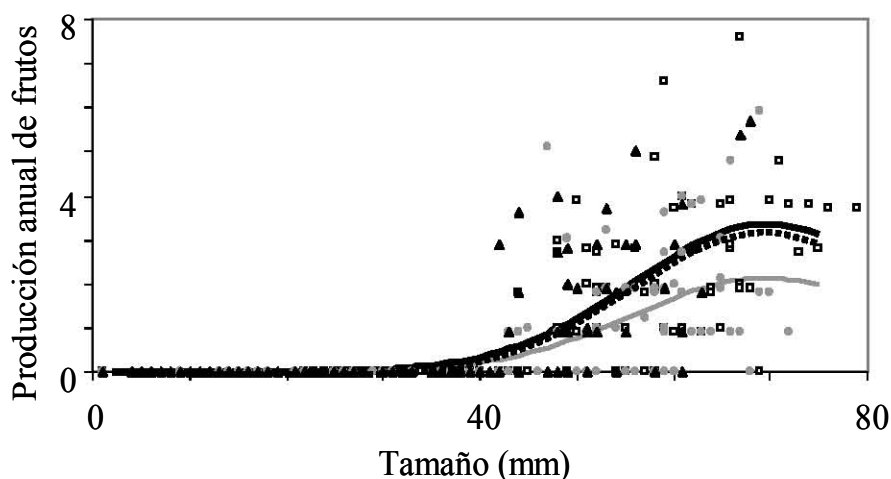


Fig 4. Número total de frutos producidos en el año de estudio en los tres sitios.

Sitio 1: $\cdots \square \cdots$, Sitio 2: $\text{---} \bullet \text{---}$, Sitio 3: $\text{---} \blacktriangle \text{---}$.

A partir de las ecuaciones obtenidas de esta regresión se calculó la producción anual de frutos de los individuos de cada categoría y en cada sitio (Tabla 3). Sólo las dos últimas categorías de tamaño produjeron frutos y los valores más altos los observamos en la categoría de > 45 mm.

Tabla 3. Producción anual de frutos por individuo para cada categoría.

Tamaño (mm)	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3
< 5	0	0	0
5 - 10	0	0	0
10 - 25	0	0	0
> 25 SE	0	0	0
< 45 CE	0.372	0.249	0.393
> 45	2.362	1.586	2.501

De las 1000 semillas sembradas en el campo en junio del 2005 se observaron sólo dos semillas germinadas y vivas en enero de 2006 en los sitios 2 y 3 (Lámina 7), mientras que en el sitio 1 no se encontró ninguna semilla germinada viva. Ya que era necesario contar con un valor de fecundidad para el sitio 1 (pues esto reflejaría mejor la realidad que suponer que no hay entrada de individuos nuevos a la población), se plantearon dos escenarios. El escenario A, en el que a las tres localidades se les asignó la misma probabilidad de germinar y vivir, la cual fue de 4 semillas encontradas germinadas y vivas de un total de 3000 semillas sembradas en las tres localidades ($G = 0.0013$). En el escenario B se manejó la probabilidad observada de germinación y supervivencia para los sitios 2 y 3,

que fue de 2 semillas germinadas y vivas de un total de 1000 semillas sembradas en cada sitio ($G = 0.0020$) y para la localidad 1 se utilizó un valor arbitrario muy bajo, suponiendo que sólo una semilla germinara de un total de diez mil semillas ($G = 0.0001$).

Los resultados anteriores se multiplicaron por el número total de semillas por fruto, que no difirió entre sitios (630.333) y por el número de frutos producido anualmente por una planta de cada categoría al año para obtener los valores correspondientes a la entrada de la fecundidad de las matrices de transición.

Tabla 4. Resultados de la regresión logística binaria de la supervivencia de los individuos de C. werdermannii según su tamaño. d es el diámetro de la planta. $R^2=0.4349$

Fuente	χ^2	<i>g.l.</i>	P
d	36.64	1	<0.0001
d^2	16.61	1	<0.0001
sitio $\times d^2$	9.43	2	0.0089
total	231.00		

4.4 Supervivencia

La supervivencia de los individuos dependió del diámetro. Las plantas más grandes presentaron una supervivencia reducida, con excepción de las del sitio con menor grado de disturbio (Tabla 4, Fig. 5), en donde sólo se registró una planta muerta a lo largo del año de estudio. Las plantas que presentaron los menores diámetros también tuvieron una supervivencia reducida en todos los sitios (Fig. 5).

4.5 Crecimiento

Para obtener el crecimiento anual de los individuos de cada categoría, se realizó una regresión normal. Como resultado, vemos que el crecimiento de los individuos dependió del sitio (Tabla 5). Las plantas del sitio más perturbado presentaron un crecimiento anual menor que el de las plantas de los otros dos sitios. También se observó que el crecimiento fue mayor en las plantas de diámetros intermedios y que éste se vio favorecido en los sitios con grados de disturbio medio y bajo (Fig. 6, Tabla 5).

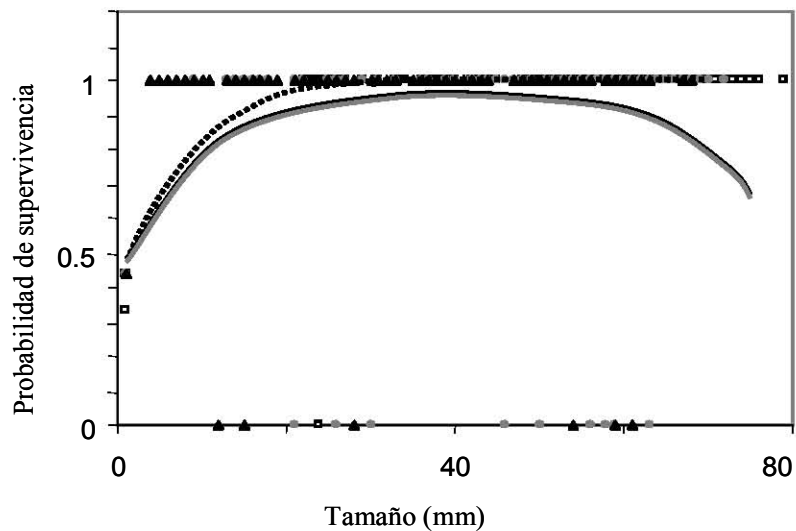


Fig. 5. Probabilidad de supervivencia en los tres sitios estudiados. Sitio 1: $\cdots \square \cdots$, Sitio 2: $\text{---} \bullet \text{---}$, Sitio 3: $\text{---} \blacktriangle \text{---}$. Las curvas de los sitios 2 y 3 se sobrelapan.

Tabla 5. Resultados de la regresión normal del crecimiento anual de cada categoría. d es el diámetro de la planta. $R^2 = 0.2380$.

Fuente	SC	gl	CM	F	P
d	12.8	1	12.82	3.562	0.0601
d^2	75.9	1	75.89	21.084	<0.0001
$Sitio$	114.6	2	57.30	15.920	<0.0001
$Sitio \times d$	29.0	2	14.48	4.022	0.0189
error	1069.0	297	3.60		
total	1403.5	303			

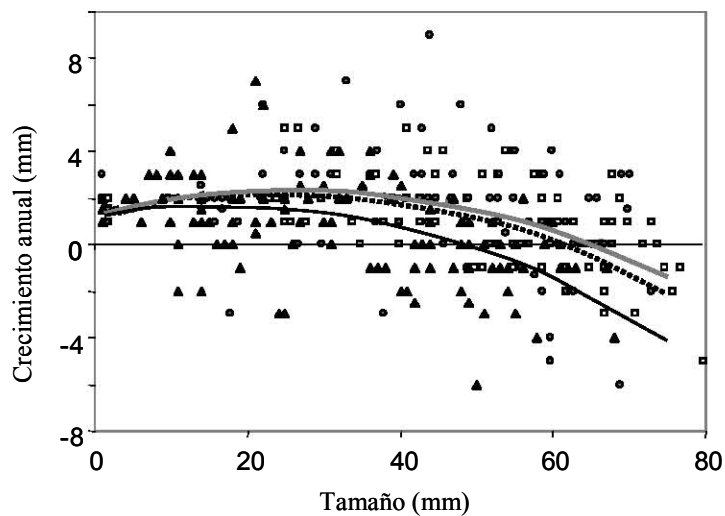


Fig. 6 Crecimiento anual observado en los tres sitios de estudio. Sitio 1: $\cdots \square \cdots$, Sitio 2: $\text{---} \bullet \text{---}$, Sitio 3: $\text{---} \blacktriangle \text{---}$.

4.6 Tasas vitales y matiz de transición

Las tasas vitales de las matrices de los tres sitios se presentan en la Tabla 6, así como los valores que corresponden al crecimiento, fecundidad (en los dos escenarios) y permanencia de cada categoría. A grandes rasgos observamos que los valores de permanencia son mayores en la última categoría en los tres sitios. En el Anexo 3 se muestran las matrices de transición correspondientes a cada sitio en los dos escenarios A y B.

Tabla 6. Tasas vitales y entradas de las matrices de transición correspondientes a los tres sitios de estudio. Se presentan las probabilidades de supervivencia (σ), la duración de cada categoría (τ), la probabilidad de crecer de una categoría a otra (γ), así como las entradas de la matriz de transición correspondientes a la permanencia ($P_{i=j}$), crecimiento ($C_{i>j}$) y fecundidad (F_{ij}) en cada sitio. La fecundidad se presenta para el escenario A (misma probabilidad de germinar en todos los sitios) y para el escenario B (distintas probabilidades de germinar).

Sitio 1									
Categoría	Tamaño (mm)	σ	τ	γ	$P_{i=j}$	$C_{i>j}$	F_{ij} escenario A	F_{ij} escenario B	
1	< 5	0.565	3	0.333	0.377	0.188	0	0	
2	5 – 10	0.729	3	0.333	0.486	0.243	0	0	
3	10 - 25	0.923	7	0.142	0.791	0.131	0	0	
4	> 25 SE	0.986	-	0.388	0.602	0.383	0	0	
5	< 45 CE	0.995	5	0.200	0.796	0.199	0.312	0.023	
6	> 45	0.999	-	-	0.999	0	1.986	0.149	
Sitio 2									
Categoría	Tamaño (mm)	σ	τ	γ	$P_{i=j}$	$C_{i>j}$	F_{ij} escenario A	F_{ij} escenario B	
1	< 5	0.562	3	0.333	0.375	0.187	0	0	
2	5 – 10	0.715	3	0.333	0.476	0.238	0	0	
3	10 - 25	0.891	7	0.142	0.763	0.127	0	0	
4	> 25 SE	0.953	-	0.214	0.749	0.204	0	0	
5	< 45 CE	0.961	5	0.200	0.769	0.192	0.210	0.315	
6	> 45	0.924	-	-	0.924	0	1.334	2.001	
Sitio 3									
Categoría	Tamaño (mm)	σ	τ	γ	$P_{i=j}$	$C_{i>j}$	F_{ij} escenario A	F_{ij} escenario B	
1	< 5	0.562	3	0.333	0.375	0.188	0	0	
2	5 – 10	0.715	4	0.25	0.536	0.178	0	0	
3	10 - 25	0.891	8	0.125	0.780	0.111	0	0	
4	> 25 SE	0.953	-	0.156	0.805	0.149	0	0	
5	< 45 CE	0.961	17	0.156	0.905	0.056	0.331	0.497	
6	> 45	0.925	-	-	0.926	0	2.103	3.155	

4.7 Análisis demográfico

4.7.1 Tasas de crecimiento poblacional

Los valores de λ obtenidos para cada sitio en el escenario A resultaron ser ligeramente menores que 1 en los sitios 2 y 3, mientras que en el sitio 1, λ fue mayor que la unidad,

presentando un crecimiento anual del 6.8 %. En el escenario B, el crecimiento anual de las poblaciones de los tres sitios fue cercano al 1 % (Tabla 7).

Tabla 7. Tasas de crecimiento poblacional de cada sitio para los escenarios A y B.

Sitio	Disturbio	λ Escenario A	λ Escenario B
1	11.6 (bajo)	1.068	1.010
2	16.4 (medio)	0.997	1.012
3	22.3 (alto)	0.997	1.009

4.7.2 Elasticidad

Las entradas de la matriz que tuvieron el mayor impacto sobre el valor de la tasa de crecimiento poblacional según sus valores de elasticidad, correspondieron a la permanencia de las plantas de más de 45 mm (categoría 6, ver Anexo 3) en los dos escenarios (A y B) y para los tres sitios, mientras que las entradas correspondientes a la fecundidad presentaron los valores más bajos. Esto se aprecia en el triángulo demográfico (Fig. 7), ya que los puntos de los tres sitios se encuentran cercanos al vértice derecho del mismo. En general la categoría 6 es la que presentó los valores de elasticidad más altos en los dos escenarios, mientras que las otras categorías presentaron valores muy bajos (Fig. 8).

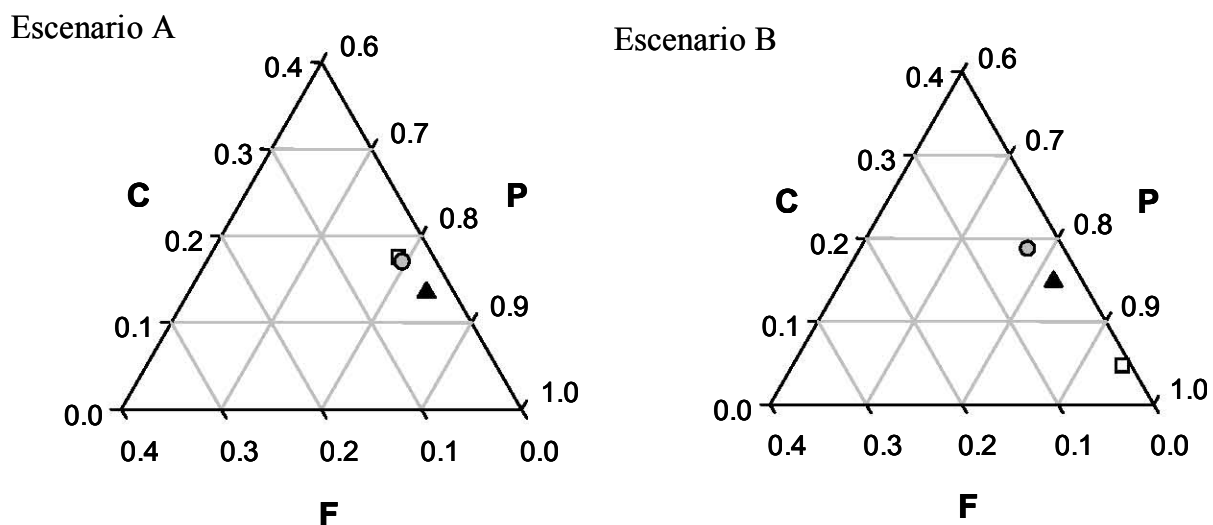


Fig. 7. Triángulo demográfico de elasticidades. □ sitio 1, ● sitio 2, ▲ sitio 3.

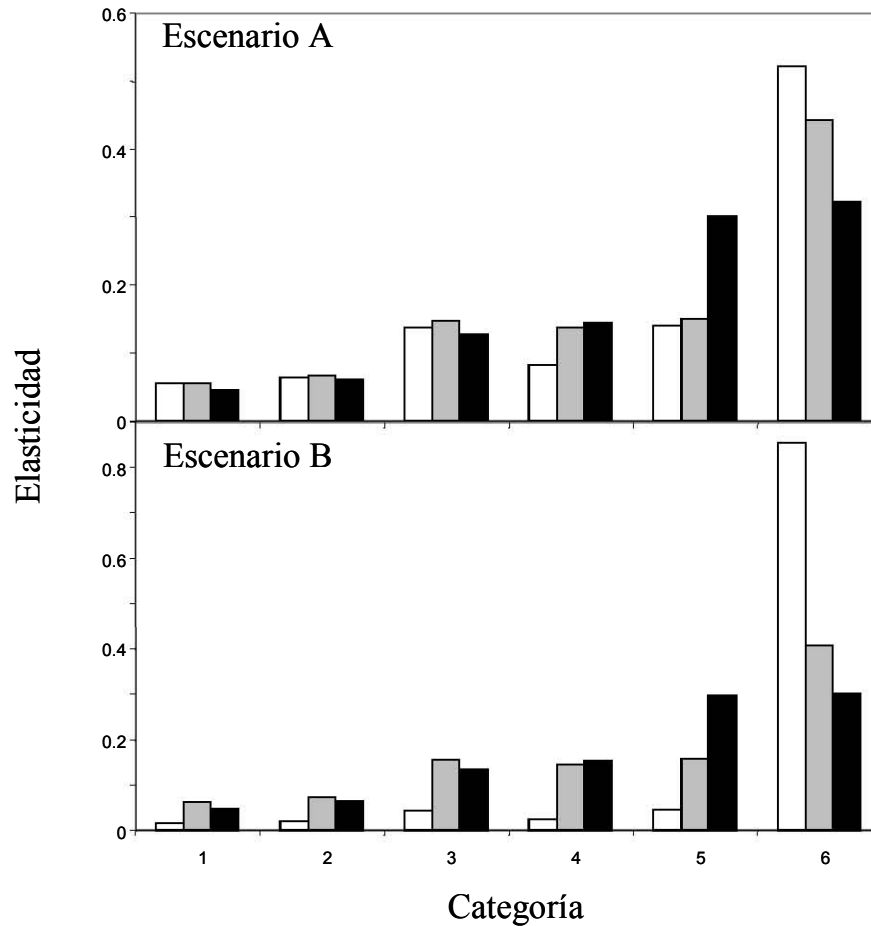


Fig. 8 Elasticidades por categoría de tamaño de los tres sitios en los escenarios A y B. las barras de color blanco corresponden al sitio 1, las de color gris al 2 y las de color negro al 3.

Analizando los patrones de elasticidad, en el escenario A se observó que las poblaciones de los sitios con grados de disturbio bajo y medio presentaron un comportamiento similar, mientras que el sitio con mayor grado de disturbio se ubicó más cerca del vértice que los otros dos (Fig. 7). En los sitios 1 y 2 el crecimiento y la fecundidad tienen un impacto mayor sobre λ en comparación con el que tienen en el sitio 3.

En el escenario B los tres sitios presentan diferentes patrones de elasticidad y por lo tanto en el triángulo se encuentran bastante separados entre sí (Fig. 7); el sitio 1 presentó el valor más alto en la permanencia ($P = 0.943$), mientras que el crecimiento y la fecundidad impactaron poco a λ ($F = 0.0094$, $C = 0.047$). En el sitio 2, el crecimiento y la fecundidad

tienen mayores valores de elasticidad que en los otros dos sitios, aunque la permanencia fue el proceso que tuvo el mayor impacto sobre λ ($P = 0.774$; Fig. 7). El sitio 3 se encuentra entre los dos sitios anteriores y se observó que la fecundidad y el crecimiento presentaron valores de elasticidad similares en los dos escenarios (A y B), al igual que la permanencia.

4.8 Análisis retrospectivo

Las matrices de contribución que se obtuvieron a partir de este análisis se encuentran en el Anexo 3. Las entradas que aportan la mayor contribución al valor observado de la tasa de crecimiento poblacional difirieron entre sitios. En primer lugar se presentan las contribuciones dadas por cada proceso demográfico (fecundidad, permanencia y crecimiento), y posteriormente por cada categoría de tamaño.

4.8.1 Contribuciones de cada proceso demográfico

Las contribuciones más importantes a la variación en λ de los distintos procesos demográficos variaron según el sitio, lo cual puede indicar que las distintas intensidades de disturbio afectan de diferente manera a esta especie.

Para los sitios que presentaron el menor y mayor grado de disturbio, las contribuciones de la fecundidad en el escenario A fueron muy pequeñas. Para el sitio con disturbio intermedio se observó que la fecundidad contribuyó a una disminución en el valor de λ con respecto al de la λ de la matriz promedio ($\lambda = 1.0228$; Fig. 9). En el escenario B, donde se supuso que la probabilidad de germinación en el sitio 1 era muy reducida, la fecundidad provocó una fuerte disminución en λ ($\lambda = 1.0220$; Fig. 9). En el sitio 2 la contribución de la fecundidad cambió de ser negativa en el escenario A, a positiva en el escenario B. La contribución de la fecundidad del sitio 3 siempre fue positiva, aunque aumentó ligeramente en el escenario B (Fig. 9).

La permanencia de los individuos en la misma categoría en los sitios 1 y 3 resultó en un aumento en λ en el escenario A, mientras que en el sitio 2 llevó a una disminución en el crecimiento poblacional. En el escenario B aumentó ligeramente la contribución positiva de la permanencia en los sitios 1 y 3, y en el sitio 2 continuó siendo negativa (Fig. 9).

Para las contribuciones del crecimiento, se observó que los sitios 1 y 2 en el escenario A presentaron una contribución positiva, aumentando el valor de λ . En el sitio 1 la contribución del crecimiento fue la mayor de los tres procesos demográficos en el

escenario A y en el sitio 2, la única positiva. En el sitio 3, por el contrario, se observó que el crecimiento redujo λ , siendo la única tasa vital que contribuyó negativamente en los dos escenarios evaluados (Fig. 9). En el escenario B la contribución aportada por el crecimiento en el sitio 1 disminuyó con respecto a la del escenario A, aunque continuó siendo positiva. Para el sitio 2 resultó ser positiva y pequeña. En cuanto al sitio 3, se mantuvo negativa (Fig. 9).

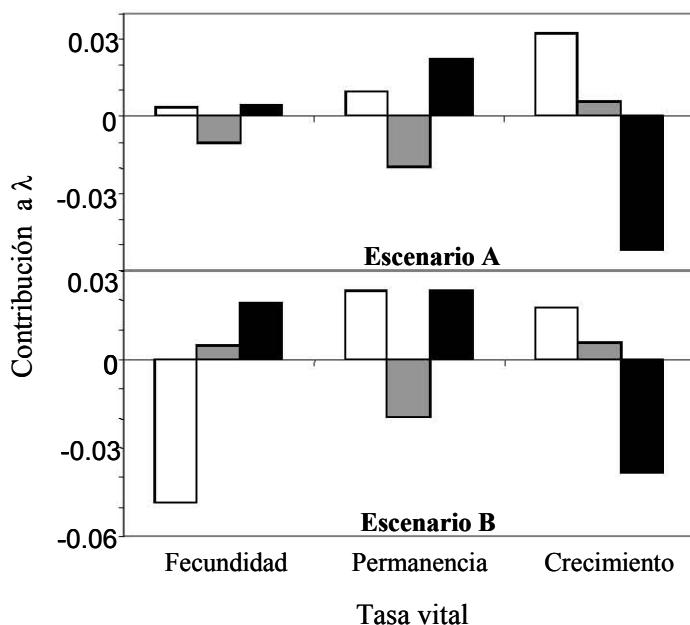


Fig. 9. Contribución de cada proceso demográfico a la variación en λ . En estas gráficas se muestran los resultados de los dos escenarios (A y B) que difieren en la probabilidad de germinación. Las barras de color blanco muestran el sitio 1, las grises al 2 y las negras al 3.

4.8.2 Contribuciones por categoría de tamaño

Las contribuciones de cada categoría a la variación de la tasa de crecimiento poblacional en relación a la λ promedio, variaron según el sitio. En el sitio 1 se observó que la mayoría de las categorías contribuyeron a un aumento en la tasa de crecimiento poblacional en los dos escenarios y las contribuciones más importantes las hizo la categoría de mayor tamaño (categoría 6; Fig. 10). Es importante resaltar que la contribución de esta categoría en el escenario A fue positiva, mientras que en el B fue muy negativa. En el sitio 2 se observaron contribuciones negativas y positivas en varias categorías de tamaño en los

dos escenarios propuestos, pero las contribuciones más importantes fueron de las categorías 4 y 6 (Fig. 10). Aquí podemos ver que se trata de la permanencia de las plantas que presentan los diámetros intermedios y mayores las que están aportando el mayor valor a λ . Finalmente en el sitio 3 se observó que todas las categorías contribuyeron a una disminución en λ en ambos escenarios, excepto la categoría 6 en el escenario B que fue la única que contribuyó significativamente a un aumento en λ (Fig. 10).

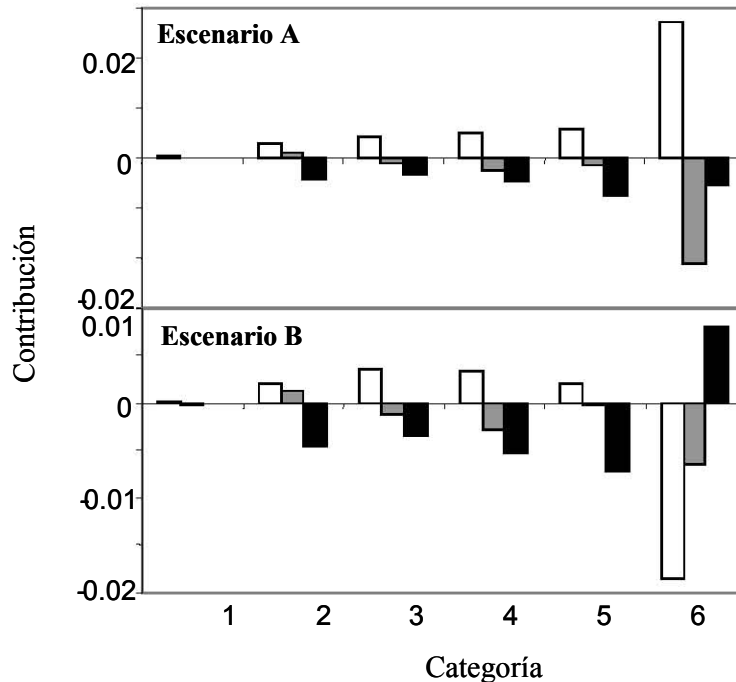


Fig. 10. Contribuciones de cada categoría a la variación en λ entre los tres sitios en los escenarios A y B. El sitio 1 está representado por las barras blancas, el sitio 2 por las grises y el sitio 3 por las negras.

En general vemos que las categorías que fueron responsables de los mayores cambios en λ en ambos escenarios fueron las de mayor tamaño. Dependiendo de la intensidad del disturbio, el comportamiento de la población difiere: en el sitio más conservado (1), todas las categorías incrementan la tasa de crecimiento poblacional, aunque al tener diferente probabilidad de germinación (escenario B), la última categoría contribuye a una reducción en λ (Fig. 10). En el sitio con disturbio intermedio la categoría 6 causa una disminución en λ en los dos escenarios. Por último, en el sitio más perturbado la categoría 6 presentó una contribución positiva en el escenario A y negativa en el B (Fig. 10).

5. Discusión

5.1 Estructura de tamaños, germinación y establecimiento

En las localidades 1 y 2 encontramos que las plantas de las categorías más pequeñas (<10 mm; Fig. 2) no se encuentran representadas, mientras que las adultas y las juveniles se encuentran con mayor frecuencia. Esto puede indicar que el reclutamiento es menor en los sitios que presentan el menor nivel de disturbio, mientras que en el sitio más perturbado el reclutamiento podría verse favorecido. En varias especies de cactáceas es posible observar que las poblaciones están compuestas en su mayoría por individuos de tallas intermedias a grandes (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Mandujano *et al.*, 2007). Puede ser que esto se deba a que las semillas en los ecosistemas áridos y semiáridos aprovechan pulsos de lluvia favorables para su germinación y establecimiento, generando eventos de reclutamientos esporádicos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). La ausencia de plántulas en los sitios 1 y 2 podría deberse a que en los años previos al presente estudio posiblemente no fueran especialmente favorables.

La ausencia de individuos pequeños también puede deberse a la baja probabilidad de establecimiento que presentan los cactus en general, provocadas en parte por las condiciones naturales de los ambientes áridos en las que las plántulas se ven gravemente afectadas por las altas temperaturas, por la elevada radiación lumínica, la depredación, la baja disponibilidad de agua (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Valverde *et al.*, 2004), y posiblemente por el disturbio humano. Éste último podría afectarlas indirectamente al remover a las nodrizas, dado a que en zonas áridas y semiáridas algunas especies de cactus presentan cierta asociación con arbustos y otras plantas durante las etapas tempranas de su vida (Mandujano *et al.*, 1998; Valverde *et al.*, 1999; Flores y Jurado, 2003). Sin embargo, en los tres sitios de estudio se observó que *C. werdermannii* no es específica a ninguna clase de nodricismo (biótico y abiótico), ya que la encontramos tanto bajo la sombra de rocas y plantas, como en zonas totalmente descubiertas. Sin embargo, la mayoría de los individuos pequeños se observaron creciendo entre guijarros. En el sitio 3 (Lámina 5) se observa que prácticamente no hay vegetación, siendo una zona pedregosa con pocos arbustos, lo que sugiere que las rocas proporcionan condiciones apropiadas para el reclutamiento, como sucede con otros cactus (Nobel *et al.*, 1992).

En los experimentos de germinación en laboratorio se observó que las semillas del sitio con menor grado de disturbio presentaron un porcentaje de germinación menor que el de los otros dos lugares (Fig. 3), y en el experimento de germinación en campo no se encontró ninguna plántula emergida y viva en esa localidad, para lo cual encontramos dos posibles razones. Por un lado, puede ser que las condiciones del sitio 1 son distintas a las de los otros sitios y no favorezcan a la germinación, pues presenta una pendiente pronunciada y las semillas podrían ser arrastradas hacia abajo por escurrimientos de agua. Por otra parte, en esta localidad se observó que al reintroducir plántulas de seis meses, algún animal pequeño escarbó en el sitio en donde se habían sembrado y se las comió. Esto indica que el establecimiento también puede verse afectado por depredadores, que pudieran tener una mayor actividad en los sitios más conservados.

En otras especies de plantas suculentas se ha observado que el disturbio perjudica al establecimiento de las plántulas (Hernández y Godínez, 1994; Valverde *et al.*, 2004; Martorell, 2007) lo cual posiblemente no sucede con la especie de estudio ya que el disturbio parece beneficiarla. Algo parecido se observó en *Mammillaria hernandezii* (Ureta, 2006), una planta que medra en sitios perturbados. En vista de que en *Coryphantha werdermannii* la fracción de semillas viables es muy alta, parece que la germinación no es lo que limita a las poblaciones sino el establecimiento y supervivencia de las plántulas. El mismo resultado se encontró en *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra, *et al.*, 2007) y en *Mammillaria crucigera* (Contreras y Valverde, 2002). Puede ser que el disturbio en las localidades estudiadas esté liberando recursos necesarios para que las plántulas puedan establecerse y de esta manera favorecer el reclutamiento (Pickett *et al.*, 1989; Martorell y Peters, 2005; Ureta, 2006).

5.2 Fecundidad, supervivencia y crecimiento.

La cantidad de flores y frutos producidos se incrementa conforme aumenta el diámetro de la planta (Fig. 4), lo cual también se ha encontrado en otras especies de cactus como *Coryphantha robbinsorum* (Schmalzel *et al.*, 1995) y *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007), entre otras. Los individuos de los sitios que tienen el menor y mayor grado de disturbio presentaron la mayor producción anual de frutos, mientras que los del sitio con disturbio intermedio presentaron una producción menor. En este sitio se

encontraron varias plantas adultas pisadas o mordidas en el ápice, que es donde se producen las flores y los frutos. En este caso el ganado afecta directamente a los individuos, ya que daña la parte reproductiva de la planta al tiempo que compromete su permanencia a largo plazo.

Los individuos pequeños tienen una baja probabilidad de supervivencia, la cual se incrementa conforme la planta crece. Este es un fenómeno típico en los cactus, ya que las plántulas son sumamente vulnerables a las condiciones estresantes del ambiente (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). En el sitio 1 pareciera que una vez que la plantas alcanzan los 25 mm aproximadamente (Fig. 5) la probabilidad de supervivencia permanece constante. Sin embargo, en los sitios 2 y 3 los individuos de las categorías de mayor tamaño tienen una probabilidad de supervivencia menor e idéntica en ambos sitios (Fig. 5). Esto probablemente se debe a que en estos lugares (2 y 3) las plantas de mayor tamaño son susceptibles de ser atacadas por herbívoros pequeños, así como por el ganado, lo cual se observó en el campo.

El crecimiento de los individuos dependió del diámetro y del sitio en el que se encuentran. En general, se observó que las plantas de talla intermedia crecieron más. En los sitios menos perturbados se registró el mayor crecimiento anual, especialmente en las plantas medianas y grandes (categorías 4 y 5). Esto sugiere que los individuos que se encuentran en un sitio expuesto, en el que prácticamente no hay vegetación y dominan las rocas, se pueden ver afectados por la falta de humedad (Nobel *et al.*, 1992), la constante radiación lumínica, y por la posible falta de nutrientes en el suelo, ya que en este sitio se encuentra bastante erosionado. El crecimiento lento puede explicar por qué las plantas que se encuentran en el sitio 3 fueron las que en campo presentaron los menores diámetros.

5.3 Análisis demográfico

5.3.1 Tasas de crecimiento poblacional

Algunos autores han reportado tasas de crecimiento poblacional de diversas cactáceas que no presentan diferencias significativas de 1, o dicho de otra forma, las poblaciones parecen encontrarse cercanas al equilibrio numérico (Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). En el escenario A las tasas de crecimiento poblacional observadas fueron mayores donde hubo un menor grado de disturbio (sitio 1),

mientras que en los sitios con disturbio intermedio y alto (2 y 3), el valor de λ fue ligeramente menor a uno. En el escenario B, las diferencias entre sitios fueron muy pequeñas y los valores de λ fueron ligeramente superiores a la unidad.

Partiendo de estos resultados, podemos sugerir que las tasas de crecimiento de las poblaciones estudiadas decrecen en presencia del disturbio antropogénico crónico. Este resultado se ha observado para otras especies de cactus, como *Mammillaria dixanthocentron* (Ureta, 2006; Santini, 2007) y *M. magnimamma* (Valverde *et al.*, 2004). Para *Echinocactus platyacanthus* no se encontró ninguna relación entre el disturbio y el valor de la tasa de crecimiento poblacional (como sucedió en el escenario B), ya que mientras los adultos no se vean afectados directamente, no hay daño a la población, excepto en un sitio en el que las actividades humanas ocurrieron desde hace años (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). En *Opuntia macrocentra*, tampoco se observa un efecto notable del disturbio en la tasa de crecimiento poblacional. Sin embargo el reclutamiento de nuevos individuos de dicha especie fue menor en las zonas con mayor grado de disturbio (Mandujano *et al.*, 2007) a diferencia de la especie estudiada en esta tesis. En el caso de *C. werdermannii* el disturbio antropogénico incide directamente sobre las plantas de mayor talla, lo que puede explicar la diferencia observada entre esta especie y *E. platyacanthus* en cuanto a su respuesta al disturbio.

La tasa de crecimiento poblacional de *C. werdermannii* se vio afectada en presencia de disturbio en intensidades relativamente bajas (sitio 1, 11.6, sitio 2, 16.6 y sitio 3, 22.8 de una escala de 100). Sería entonces de esperarse que si el disturbio aumentara en los sitios estudiados, las poblaciones de esta especie se verían amenazadas.

5.3.2 Análisis de elasticidad

En las matrices de elasticidad se observa que la fecundidad y el crecimiento de *C. werdermannii* tienen poco impacto en el valor de las tasas de crecimiento poblacional. En cambio, la permanencia de los adultos, en general es el proceso demográfico que impacta de mayor forma a λ . Varias especies de cactáceas suelen comportarse de la misma forma (Schmalzel *et al.*, 1995; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

La posición de las tres poblaciones de *C. werdermannii* en el triángulo demográfico, sugiere que esta especie muestra atributos compatibles con las especies tolerantes al estrés

(estrategas S) ya que las poblaciones se encuentran situadas en la esquina inferior derecha del triángulo. Sin embargo, este comportamiento también es típico de las especies que presentan ciclos de vida largos aunque no procedan de ambientes estresantes (Silvertown *et al.*, 1993; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Valverde *et al.*, 2004; Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Colling y Matthies, 2006; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). En cualquier caso, se trata de plantas que presentan tasas individuales de crecimiento bajas. Cuando el ambiente es adverso, como en los desiertos, debido a las condiciones estresantes del medio los individuos no pueden usar los recursos disponibles en el sistema. En consecuencia la tasa de crecimiento de las poblaciones es baja. En general se considera que el disturbio libera recursos, pero al parecer éstos no son aprovechados por *C. werdermannii*; de hecho se observa que cuando hay un mayor nivel de disturbio, la población se encuentra aún más cerca del vértice inferior derecho del triángulo (especialmente en el escenario A). Existe la posibilidad, entonces, de que el disturbio crónico tenga un efecto limitante semejante al del estrés ambiental, o que pueda incluso potenciarlo.

Aunque la fecundidad no presentó un valor alto de elasticidad (escenario A, $F=0.0355$, escenario B, $F=0.0094$), la diferencia del valor de G en los dos escenarios sí tuvo un gran impacto en la ubicación de los puntos en el triángulo. Mientras que en el triángulo demográfico del escenario A el sitio 1 se encontró por arriba del sitio más perturbado, en el escenario B esta condición cambió y se tornó en el sitio más cercano al vértice inferior derecho del triángulo (Fig. 7). Si la fecundidad realmente es menor en el sitio conservado, como sucede en el escenario B, la persistencia de la población dependería casi exclusivamente de la subsistencia de los individuos ya establecidos, ya que éstos difícilmente podrían reemplazarse.

En varias especies se ha visto que son los adultos los que pueden sobrevivir ya que son mucho más resistentes al disturbio que las plantas pequeñas, las cuales son más sensibles a las condiciones ambientales adversas (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Colling y Matthies, 2006). La permanencia de las plantas adultas de *C. werdermannii* es capaz de mantener a las poblaciones haciendo una aporte importante a λ , como lo muestra su alta elasticidad. Nuevamente, éste es un patrón típico de los cactus (Schmalzel *et al.*, 1995; Godínez-Álvarez, *et al.*, 2003; Valverde *et al.*, 2004), así como de otras especies longevas (Silvertown *et al.*, 1993; Ehrlén *et al.*, 2005; Colling y Matthies, 2006).

Según los resultados del análisis de elasticidad, los esfuerzos de conservación para *C. werdermannii* deben enfocarse a la protección de los individuos de las categorías de mayor tamaño, las cuales, a través de su permanencia, tienen un alto impacto en los tres sitios de estudio. Por ello, el análisis prospectivo indica que hay que poner especial atención a los individuos de mayor talla en lugares donde tienen lugar las actividades humanas. Sin embargo, como se ve en las figuras 5 y 6, el crecimiento y la supervivencia se ven disminuidos especialmente en las plantas adultas cuando hay disturbio antropogénico crónico. Esto puede poner en riesgo a las poblaciones, tal como lo muestra el análisis retrospectivo.

5.3.3 Análisis retrospectivo (ERTV).

Por medio de los ERTV, puede verse que en *C. werdermannii* el disturbio antropogénico, dependiendo su intensidad ha afectado a distintos procesos demográficos, así como a distintas categorías. Algo semejante ocurre en *Opuntia macrocentra* (Mandujano *et al.*, 2007), donde en diferentes zonas que difieren en la intensidad de disturbio que presentan, se encontró que diferentes procesos demográficos provocan cambios en los valores de las tasas de crecimiento. Mis escenarios A y B muestran patrones de contribución semejantes, excepto en el sitio 1. En este lugar se observó que las diferencias en la probabilidad de germinación y supervivencia de las plántulas (G) que se modelaron son las responsables del abatimiento en la tasa de crecimiento poblacional, a pesar de que la elasticidad de la fecundidad fuese pequeña. Esto resalta la importancia de la precisión en las estimaciones de fecundidad en los estudios poblacionales. Si atendemos al escenario A, se puede observar que en el sitio 1 hay contribuciones positivas de todos los procesos demográficos, lo que sugiere que se trata de una población saludable, siempre y cuando el reclutamiento de nuevos individuos no sea improbable. En *Mammillaria dixanthocentron* (Ureta, 2006) se encontró también que en los sitios más conservados las contribuciones de todos los procesos demográficos, en su mayoría, fueron positivas, aunque a diferencia de *C. werdermannii* en el sitio 1, las mayores contribuciones se observaron en la permanencia y en segundo lugar las del crecimiento.

En el sitio 2 fue la permanencia el proceso demográfico que realizó las contribuciones más importantes a λ , seguida por la fecundidad, siendo ambas negativas. Un estudio con *Opuntia macrocentra* en un sitio con una intensidad de disturbio parecido al del

sitio 2 ($D = 15.99$ y $D = 16.4$ respectivamente) también mostró contribuciones negativas de la permanencia, aunque con valores bajos de la permanencia (Mandujano *et al.*, 2007). En el sitio 2, el disturbio por ganado estaba ocurriendo durante nuestro estudio. Hubo varias plantas con el ápice mordido o pisado por el ganado, lo que afectó tanto a su supervivencia como a la producción de estructuras reproductivas. Como ya se mencionó, esto pudo afectar a la producción anual de frutos en este sitio, lo que tuvo un impacto en λ . No parece que la contribución negativa de la fecundidad al crecimiento poblacional se deba a impedimentos durante el establecimiento particulares de este sitio, ya que en el laboratorio no se observó que las semillas tuvieran alguna dificultad para germinar, ni una menor supervivencia de plántulas que la de los otros sitios en el campo. Más bien se observó que el ganado está provocando un deterioro físico directamente sobre las plantas de esta población, y por tanto, un decaimiento de su tasa de crecimiento. Esto se asemeja a lo observado en *Echinocactus plathyacanthus*, que sólo es susceptible al disturbio cuando éste daña directamente a los individuos y una de sus poblaciones puede estar en peligro como resultado de una fuerte contribución negativa de la permanencia (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

A diferencia de la localidad anterior, al parecer el disturbio en el sitio 3 ocurrió hace tiempo. Al haber sido eliminada la vegetación de esta zona, las plantas de *C. werdermannii* han estado expuestas a los efectos de un suelo erosionado, por lo que es posible que el crecimiento poblacional e individual en este sitio disminuya por falta de nutrientes y humedad en el mismo. Lo que se puede afirmar es que la ausencia de crecimiento en este sitio fue el factor responsable de que la tasa de crecimiento poblacional fuera menor que en los otros dos sitios. Esto sugiere que los efectos del disturbio antropogénico cambian en diferentes etapas del proceso de deterioro ambiental: cuando el ganado está presente, sus impactos se manifiestan a través de un daño directo sobre los cactus, pero cuando el sitio se ha deteriorado tanto que no hay vegetación que atraiga al ganado, las condiciones ambientales alteradas son las que producen el decaimiento de la población. En contraste, en *Echeveria longissima* se observó que el crecimiento contribuyó negativamente en una zona protegida del disturbio, causando un abatimiento en la tasa de crecimiento poblacional (Martorell, 2007). Este patrón inverso al observado en *Coryphantha werdermannii* puede deberse a que en el sitio de *E. longissima* protegido del disturbio hay varios arbustos que

impiden el paso de luz, y el autor señala que quizá puedan representar una competencia para dicha suculenta. En *C. werdermannii* la ausencia de cobertura vegetal puede explicar la diferencia tan marcada en el comportamiento de ambas suculentas.

En cuanto a la contribución de cada categoría, se encontró que las plantas de mayor tamaño realizan contribuciones mayores (positivas o negativas) a la tasa de crecimiento poblacional, lo que se ha observado también para *Opuntia macrocentra* (Mandujano *et al.*, 2007), *Echinocactus plathyacanthus* (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007) y en *Mammillaria dixanthocentron* (Ureta, 2006) en distintas intensidades de disturbio. En el sitio más perturbado, casi todas las categorías contribuyeron negativamente, lo cual puede deberse a que estas plantas permanecen del mismo tamaño sin crecer, mientras que en el sitio 1 todas las contribuciones son positivas (con excepción de la categoría 6, en el escenario B). Así mismo, *Mammillaria dixanthocentron* (Ureta, 2006) en el sitio más conservado presenta contribuciones positivas en todas las categorías de tamaño. Sin embargo, en otras especies como *E. longissima* y *Mammillaria hernandezii* no todas las categorías hacen contribuciones negativas en los sitios perturbados (Ureta 2006, Martorell 2007). En cuanto al sitio 2, se observó que la mayoría de las categorías contribuyeron negativamente y la categoría 6 realizó la contribución negativa más importante. Esto pudiera ser resultado de la afección del disturbio sobre los individuos que afecta directamente tanto a su permanencia como a la fecundidad.

Según los resultados del ERTV, dependiendo del sitio en el que se encuentra *C. werdermannii*, se debe de idear una estrategia distinta para su conservación. Si la fecundidad en el sitio 1 fuese muy baja, como se planteó en el escenario B, sería necesario fomentar el establecimiento de las plántulas en este sitio y proteger a las plantas grandes. En el sitio 2 es necesario proteger a las plantas adultas del ganado, ya que se las comen y en su paso por el sitio también las pisan, lo que afecta a su permanencia así como a la fecundidad. Por último, en el sitio 3 el disturbio parece facilitar el reclutamiento de nuevos individuos pero las consecuencias demográficas de su presencia llevan a la población a una tasa de crecimiento por debajo de la unidad. El análisis por proceso demográfico mostró que es necesario fomentar de alguna forma el crecimiento, quizá restaurando la zona para reestablecer condiciones más benignas para *C. werdermannii*, o simplemente excluyendo a la población del ganado y de otros animales, para de esta forma darle oportunidad de

reestablecerse por sí misma. Sin embargo, son necesarios estudios mucho más detallados para evaluar si esto realmente tendría consecuencias favorables para el cacto que nos interesa.

5.4 Comparación de los análisis de perturbación

Cuando se tienen poblaciones que difieren entre sí por el grado de disturbio que presentan y queremos compararlas, como es el caso de este trabajo, es recomendable hacer un análisis retrospectivo, ya que nos muestra los procesos que son responsables de los cambios observados en la tasa de crecimiento poblacional. Por ello los ERTV representan una herramienta poderosa para idear estrategias de conservación y restitución de los procesos naturales en las poblaciones dañadas (Ehrlén y van Groenendael, 1998; Martorell, 2007). Podemos cometer errores si no lo hacemos así ya que, como vimos, el análisis prospectivo nos dice que hay que proteger a los adultos en todos los sitios, mientras que en realidad las categorías y procesos que resultan afectados por el disturbio dependen de la intensidad del mismo. En consecuencia, las estrategias de conservación apropiadas probablemente difieran entre las poblaciones (Ehrlén *et al.*, 2005; Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Martorell, 2007).

Para este trabajo se estudiaron las tres localidades durante un año, lo que es muy poco tiempo, restando precisión a las aseveraciones presentadas sobre cómo se están comportando las poblaciones bajo distintas intensidades de disturbio humano a largo plazo. Aunado a esto, las cactáceas son plantas que presentan ciclos de vida largos, y hay procesos demográficos que pueden tardar en ocurrir varios años, tales como la reproducción y el crecimiento. Sin embargo este estudio nos permite observar que si persisten las condiciones actuales de disturbio, las poblaciones estudiadas correrían peligro de extinguirse. Recordemos que *C. werdermannii* se encuentra catalogada como en peligro de extinción (NOM-Ecol-2001), y a partir de este estudio vemos que es extremadamente vulnerable ante el disturbio antropogénico.

6. Conclusiones

1. Dependiendo de su intensidad, el disturbio antropogénico crónico afecta diferencialmente a la fecundidad, la permanencia y el crecimiento de los individuos de *Coryphantha werdermannii*, así como la forma en que estos procesos demográficos inciden sobre la tasa de crecimiento poblacional. La germinación de las semillas y quizá también el establecimiento podrían ser mejores en presencia de disturbio antropogénico crónico. La supervivencia y la fecundidad de las categorías mayores en sitios perturbados puede verse afectada por el ramoneo. Al parecer, si el disturbio es tan intenso como para producir degradación del suelo, el crecimiento es el proceso demográfico que se ve afectado negativamente.
2. El crecimiento poblacional disminuye en presencia de mayores intensidades de disturbio siempre y cuando el establecimiento no enfrente serias limitantes en los sitios con menos disturbio.
3. El triángulo demográfico muestra que *C. werdermannii* tiene atributos compatibles con los esperados para especies tolerantes al estrés, y esta característica es más marcada en el sitio más perturbado en el escenario A.
4. Los análisis de perturbación, prospectivo y retrospectivo, arrojan resultados diferentes que deben tomarse en cuenta en su conjunto al proponer estrategias de conservación o manejo. Ambos concuerdan en que los individuos más grandes deben de protegerse de manera prioritaria, pero mientras que el prospectivo enfatiza la supervivencia, el retrospectivo revela que el disturbio también tiene efectos importantes a través del crecimiento y la fecundidad.
5. *Coryphantha werdermannii* es vulnerable al disturbio antropogénico aún cuando éste se presente en bajas intensidades. Actualmente las tasas de crecimiento poblacional están muy cerca del equilibrio indicando que la especie no parece estar seriamente amenazada. Sin embargo, mis datos sugieren que, si aumentara el disturbio crónico en los sitios donde este cacto se desarrolla, las poblaciones se reducirían en tamaño incrementando el grado de amenaza que esta especie puede experimentar.

7. Referencias

- Álvarez, R., Godínez-Álvarez, H., Guzmán, U., y Dávila, P. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 75: 7–16.
- Boyce, M., Haridas, C., Lee, C. y el NCEAS Stochastic Demography Working Group. 2002. Demography in a increasingly variable world. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 141–148.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991. Las cactáceas de México. Vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Cactus Heaven Online Store s/f. <http://cactus-heaven.com/seeds.phtml?c=c>, consultado el 20/09/2007.
- Cactus Specialites s/f. <http://www.cactusspecialties.com/list.html>, consultado el 20/09/07.
- Caswell, H. 1996. Analysis of life table response experiments II. Alternative parameterizations for size- and stage-structured models. *Ecological Modelling* 8: 73–82.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology *Ecology*. 8: 619 – 627.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- CCD, 1995. Secretaría de la Convención para el Combate contra la Desertificación de las Naciones Unidas. Bonn, Alemania.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México. D.F.
- Colling, G. y Matthies, D. 2006. Effects of habitat deterioration on population dynamics and extinction risk of an endangered, long-lived perennial herb (*Scorzonera humilis*). *Journal of Ecology* 94: 959–972.

- 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
- de Kroon, H., Plaisier, P., van Groenendael, J., y Caswell, H. 1986. Elasticity : the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427–1431.
- Ehrlén, J. y van Groenendael, J. 1998. Direct perturbation analysis for better conservation. *Conservation Biology* 12: 740–744.
- Ehrlén, J., Syrjänen, K., Leimu, R., García, B. y Lehtilä, K. 2005. Land use and population growth of *Primula veris*: an experimental demographic approach. *Journal of Applied Ecology* 42: 317–326.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., Mandujano, M. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neubuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47: 299–245.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of rare columnar cactus (*Neubuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, México. *Biological Conservation* 103: 349–359.
- Flores, J. y Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14: 911–916.
- Fréville, H. y Silvertown, J. 2005. Analysis of interspecific competition in perennial plants using life table response experiments. *Plant Ecology* 176: 69–78.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., Ortega-Baes, P. 2003. Demographic trends in the cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173–203.
- Grime, J. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 27–34.
- Grime, J. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, Londres, Inglaterra.
- Guzmán, U., Arias, S., Dávila, P. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. UNAM-CONABIO. México, D.F.
- Hernández, H. y Godínez-Álvarez, H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33–52.

- Jiménez-Sierra, C., Mandujano, M. y Eguiarte, L. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, México at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* 135: 278–292.
- Les Jardins du Désert s/f. http://www.jardinsdudesert.com/fiche_plante.php?id_produit=36&page=1, consultado el 20/09/07.
- Lüthy, M. 2001. Examen de los Apéndices de la CITES en nombre del Comité de Flora: Apéndice I- Cactaceae, Informe final <http://www.cites.org/esp/com/pc/11/S-PC11-13-02Attach.pdf>, consultado el 18/06/05.
- Mandujano, M., Golubov, J., y Huenneke, L. 2007. Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology* 49: 141–153.
- Mandujano, M., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J., Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82: 344–359.
- Mandujano, M., Montaña, C., Méndez, I. y Golubov, J. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 86: 911–921.
- Martínez, A. 2007. Análisis de crecimiento temprano de tres cactáceas amenazadas (*Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha werdermannii*) bajo condiciones controladas de humedad y radiación lumínica. Tesis de licenciatura . Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México D.F.
- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C., Martínez-Ramos, M., y Caballero, J. 2005. Applying retrospective demographic models to assess sustainable use: the Maya management of Xa'an palms. *Ecology and Society* 10: artículo 17.
- Martorell, C. 2007. Detecting and managing an overgrazing-drought synergism in the threatened *Echeveria longissima* (Crassulaceae): the role of retrospective demographic analysis. *Population Ecology* 49: 115–125.
- 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.

- Messerton-Gibbons, M. 1993. Why demographic elasticities sum to one: A Postscript to De Kroon *et al. Ecology* 74: 2467–2468.
- Montañana, D. (en preparación). Respuesta de poblaciones de *Coryphantha werdermannii* a diferentes intensidades de disturbio antropogénico en Cuatro Ciénegas, Coahuila. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México D.F.
- Nobel, P., Millar, P., y Graham, E. 1992. Influence of rocks on soil temperature, soil water potential, and rooting of desert succulents. *Oecologia* 92: 90–96.
- Pickett, S. y White, P. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, EE.UU.
- Pickett, S., Kolasa, J., Armesto J., y Collins, S. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129–136.
- Pulido, M., Valverde, T., y Caballero, J. 2007. Variation in the population dynamics of the palm *Sabal yapa* in a landscape shaped by shifting cultivation in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 23: 139–149.
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yanes, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* 44: 85–104.
- Rosas-Barrera, M. y Mandujano, M. 2002. La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 47: 33–41.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D.F.
- Santini, B. 2007. Efecto de la heterogeneidad temporal y del disturbio sobre la dinámica poblacional de dos especies raras del género *Mammillaria* (Cactaceae). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México D.F.
- Schmalzel, R., Reichenbacher, F. y Runtman, S. 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* 42: 332–348.
- SEMARNAT. 2001. Norma Oficial Mexicana. Nom-059-Ecol-2001. Diario Oficial de la Federación. 6 de marzo del 2002. México D.F.
- Servicio Meteorológico Nacional s/f. <http://smn.cna.gob.mx/productos/normales/estacion/coah/NORMAL05009.TXT>, consultado el 20/08/07.

- Silvertown, J., Franco, M. y McConway, K. 1992. A demographic interpretation of Grime's triangle. *Functional Ecology* 6: 130–136.
- Silvertown, J., Franco, M. y Menges, E. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591–596.
- 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.
- Singh, S. 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation* 25:1–2.
- Sousa, W. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353–391.
- Ureta, C. 2006. Evaluación del disturbio antropogénico crónico sobre el comportamiento demográfico de dos especies de *Mammillaria* (Cactaceae). Tesis de Licenciatura . Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961–971.
- 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.
- Valverde, T., Trejo, M. y Castillo, S. 1999. Patrón de distribución y abundancia de *Mammillaria magnimamma* en la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 44: 64–74.
- Vega, E., y Peters, E. 2003. Conceptos generales sobre el disturbio y sus efectos en los ecosistemas. En: Sánchez, O., Vega, E., Peters, E. y Monroy-Vilchis, O. (eds.) *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, México, D.F.
- White, P. y Jentsch, A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399–450.

Anexo 1

Índice de disturbio

Este índice fue desarrollado por Martorell y Peters (2005) y modificado posteriormente por los autores (com. pers.) para medir el disturbio antropogénico crónico sobre especies amenazadas. La fórmula que siguieron los autores para obtener el grado de disturbio en las condiciones del valle de Tehuacán es:

$$D = 0.1334 \textit{GOAT} - 0.1631 \textit{CATT} + 0.1334 \textit{BROW} + 0.0779 \textit{LTRA} - 0.1257 \textit{COMP} + 0.1931 \textit{FUEL} - 0.0231 \textit{LTRA} + 0.0758 \textit{TRAS} + 0.1389 \textit{PROX} + 0.1371 \textit{CORE} + 0.0929 \textit{LUSE} + 0.1133 \textit{EROS} + 0.1837 \textit{ISLA} + 0.1009 \textit{TOMS}$$

Donde las variables en cursivas son indicadores de tres agentes de disturbio:

Ganadería

- 1- Frecuencia de excrementos de cabras (*GOAT*) a lo largo del transecto se eligen 10 cuadros al azar de 1 m² en los cuales se revisa si hay excremento de cabras. La frecuencia se define como la fracción de cuadros en los que esté presente.
- 2- Frecuencia de excremento de ganado (*CATT*) al igual que el anterior se revisa si hay presencia de excrementos equinos y bovinos.
- 3- Ramoneo (*BROW*) se revisa a lo largo del transecto los arbustos y árboles que presentan ramas mordidas por el ganado y se obtiene el índice de ramoneo a partir del porcentaje de plantas afectadas.
- 4- Intensidad de caminos de ganado (*LTRA*) se registra el número de caminos por metro sobre el transecto hechos por el ganado.
- 5- Compactación del suelo (*COMP*) cuando el ganado camina provoca que se compacte el suelo y por tanto que disminuya la filtración de agua en el suelo. se clava en el suelo a 4 cm de profundidad un tubo de 10.4 cm de diámetro en el que se vierten 250 ml de agua y se toma el tiempo que tarda en filtrarse por completo. Este experimento se realiza en dos zonas, una en la que haya evidencia del paso del ganado y en otra en la que no se observe su paso. El grado de compactación se calcula como la razón del tiempo que tarda el agua en filtrarse en ambas zonas.

Actividades humanas

- 6- Extracción de leña (*FUEL*). A su paso por los sitios, los lugareños cortan ramas de los arbustos y árboles para usarlas como combustible. El método con el que se mide esto es el mismo que el del ramoneo, sólo que se verifican las ramas cortadas por un machete.
- 7- Densidad de caminos humanos (*TRAN*) se mide igual que la densidad de caminos de ganado pero se verifica que sean hechos por el hombre.
- 8- Superficie de caminos humanos (*TRAS*) los caminos hechos por los humanos son más anchos que los que hace el ganado. Se mide la superficie de camino a partir del método de intersección de línea (line intercept).
- 9- Proximidad de poblados (*PROX*) está definido como el inverso multiplicativo de la distancia a los poblados cercanos al sitio de estudio (*i.e.*, un poblado a 8 km tiene un valor de cercanía de 1/8).
- 10- Contigüidad a núcleos de actividad (*CORE*) un sitio en donde normalmente se llevan a cabo actividades humanas se denomina *núcleo*. Se registra la contigüidad en cada transecto con un valor de uno si un núcleo se encuentra a menos de 200 m.

- 11- Uso de suelo (*LUSE*). La fracción de terreno de uso de suelo para diferentes actividades humanas en el sitio de estudio se estima visualmente.
- 12- Evidencia de incendios (*FIRE*) los incendios comúnmente son provocados por el hombre. Para medir esta variable se toma como 1 la presencia de incendios y como 0 su ausencia.

Degradación del suelo

- 13- Erosión (*EROS*) las actividades humanas y el ganado provocan un aumento en la erosión hídrica. Se mide a partir del número de puntos elegidos al azar en los que haya evidencia de erosión por agua.
- 14- Presencia de islas de tierra (*ISLA*) cuando el sitio ha sufrido una erosión severa se forman tómulos de tierra en donde se enraizan las plantas. Se mide la presencia o ausencia (1 ó 0, respectivamente) de dichos tómulos.
- 15- Superficie totalmente modificada (*TOMS*) cuando parte del sitio ha sido totalmente alterada y no es posible medir lo anterior, se mide la cobertura del área modificada sobre el transecto por intersección de línea.

Los coeficientes de cada variable se obtuvieron mediante un análisis de componentes principales, estandarizándolos para que el índice de disturbio tome valores que van desde 0 si se trata de un lugar muy conservado o prístino, hasta 100 que indica un sitio totalmente degradado. Las intensidades de disturbio que se manejan en este trabajo fueron obtenidos por D. Montañana (en preparación), siguiendo este método.

Anexo 2

Análisis demográfico

Las matrices de proyección poblacional \mathbf{A} están compuestas por entradas que corresponden a las tasas vitales, las cuales se denominan a_{ij} . Su valor es la probabilidad de que los individuos que se encuentran en la categoría j en el tiempo t , transiten a la categoría i en el tiempo $t+1$.

El modelo matricial fundamental es: $\mathbf{n}_{(t+1)} = \mathbf{A} \times \mathbf{n}_{(t)}$; donde $\mathbf{n}_{(t)}$ es un vector que contiene el número de individuos en cada categoría de tamaños en el tiempo t . Los eigenvectores derecho (\mathbf{w}) e izquierdo (\mathbf{v}) de dicha matriz corresponden a la estructura estable de tamaños y al valor reproductivo de cada categoría, respectivamente. El eigenvalor λ de la matriz corresponde a la tasa finita de crecimiento poblacional.

Análisis de Perturbación

Sensibilidad

La sensibilidad de λ a cambios en las a_{ij} es proporcional al producto del i -ésimo elemento del vector del valor reproductivo (\mathbf{v}) y del j -ésimo elemento de la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}) (Caswell, 2001):

$$S_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle}$$

Elasticidad

La elasticidad mide la sensibilidad proporcional de λ a cambios proporcionales en las entradas de la matriz a_{ij} (de Kroon *et al.*, 1986; Eherlén y van Groenedael, 1998). La elasticidad de λ respecto de las a_{ij} puede calcularse de la siguiente forma:

$$e_{ij} = (a_{ij}/\lambda) \times (\partial \lambda / \partial a_{ij})$$

Contribuciones

Los ERTV se basan en la construcción de las matrices de contribución, las que indican cuáles tasas vitales son responsables de un aumento o una disminución en el valor de λ de cada matriz original con respecto a la λ de la matriz promedio de todas las matrices analizadas. Pulido *et al.* (2007) proponen la siguiente ecuación resumida para calcular las matrices de contribución:

$$c_{ij}^{(m)} = (a_{ij}^{(m)} - a_{ij}^{(\bullet)}) s_{ij}^{(m\bullet)}$$

en donde $c_{ij}^{(m)}$ es el valor de la contribución de la entrada de la matriz a_{ij} que corresponde en este caso al m -ésimo sitio. $a_{ij}^{(m\bullet)}$ es el elemento a_{ij} de la matriz del sitio m , y $a_{ij}^{(\bullet\bullet)}$ es el elemento correspondiente de la matriz promedio de todos los sitios ($\mathbf{A}^{(\bullet)}$). Por último $s_{ij}^{(m\bullet)}$ es la sensibilidad de $\mathbf{A}^{(m\bullet)}$ la cual se obtiene con el promedio de la matriz $\mathbf{A}^{(m)}$ del sitio m con la matriz promedio $\mathbf{A}^{(\bullet)}$. Las contribuciones tienen la propiedad de que:

$$\sum_i \sum_j c_{ij} = \lambda^{(m)} - \lambda^{(\bullet)}$$

(Caswell, 2000, 2001).

Anexo 3

Matrices de transición, sensibilidad, elasticidad y contribución de las tres poblaciones de *Coryphantha werdermannii*.

Matrices de transición

Escenario A

Sitio 1	1	2	3	4	5	6
1	0.377	0	0	0	0.313	1.987
2	0.189	0.487	0	0	0	0
3	0	0.243	0.792	0	0	0
4	0	0	0.132	0.603	0	0
5	0	0	0	0.383	0.796	0
6	0	0	0	0	0.199	0.999

Sitio 2	1	2	3	4	5	6
1	0.375	0	0	0	0.210	1.334
2	0.187	0.477	0	0	0	0
3	0	0.238	0.764	0	0	0
4	0	0	0.127	0.749	0	0
5	0	0	0	0.204	0.769	0
6	0	0	0	0	0.192	0.925

Sitio 3	1	2	3	4	5	6
1	0.375	0	0	0	0.331	2.103
2	0.187	0.536	0	0	0	0
3	0	0.178	0.780	0	0	0
4	0	0	0.111	0.805	0	0
5	0	0	0	0.149	0.905	0
6	0	0	0	0	0.057	0.926

Escenario B

Sitio 1	1	2	3	4	5	6
1	0.377	0	0	0	0.024	0.149
2	0.189	0.486	0	0	0	0
3	0	0.243	0.792	0	0	0
4	0	0	0.132	0.603	0	0
5	0	0	0	0.383	0.796	0
6	0	0	0	0	0.199	0.999

Sitio 2	1	2	3	4	5	6
1	0.375	0	0	0	0.315	2.002
2	0.188	0.477	0	0	0	0
3	0	0.238	0.764	0	0	0
4	0	0	0.127	0.749	0	0
5	0	0	0	0.204	0.769	0
6	0	0	0	0	0.192	0.925

Sitio 3	1	2	3	4	5	6
1	0.375	0	0	0	0.497	3.155
2	0.188	0.536	0	0	0	0
3	0	0.179	0.780	0	0	0
4	0	0	0.111	0.805	0	0
5	0	0	0	0.149	0.905	0
6	0	0	0	0	0.057	0.926

Matrices de sensibilidad

Escenario A

Sitio 1	1	2	3	4	5	6
1	0.055	0.018	0.016	0.004	0.006	0.018
2	0.201	0.065	0.057	0.016	0.023	0.066
3	0.481	0.156	0.137	0.039	0.055	0.159
4	1.007	0.326	0.287	0.081	0.115	0.332
5	1.222	0.396	0.349	0.099	0.140	0.403
6	1.582	0.513	0.451	0.128	0.181	0.522

Sitio 2	1	2	3	4	5	6
1	0.055	0.020	0.020	0.010	0.009	0.024
2	0.183	0.066	0.067	0.034	0.031	0.081
3	0.401	0.144	0.147	0.075	0.067	0.176
4	0.737	0.266	0.270	0.138	0.124	0.325
5	0.897	0.323	0.329	0.168	0.151	0.395
6	1.006	0.362	0.369	0.189	0.169	0.443

Sitio 3	1	2	3	4	5	6
1	0.045	0.018	0.015	0.009	0.014	0.011
2	0.148	0.060	0.049	0.029	0.046	0.036
3	0.381	0.155	0.128	0.074	0.119	0.094
4	0.745	0.303	0.249	0.144	0.233	0.184
5	0.962	0.392	0.322	0.186	0.301	0.237
6	1.306	0.532	0.437	0.253	0.409	0.322

Escenario B

Sitio 1	1	2	3	4	5	6
1	0.015	0.005	0.006	0.002	0.004	0.063
2	0.050	0.018	0.020	0.007	0.012	0.212
3	0.109	0.039	0.044	0.014	0.025	0.457
4	0.180	0.065	0.072	0.023	0.042	0.756
5	0.191	0.069	0.077	0.025	0.044	0.804
6	0.203	0.073	0.082	0.026	0.047	0.855

Sitio 2	1	2	3	4	5	6
1	0.060	0.021	0.020	0.010	0.008	0.018
2	0.205	0.072	0.069	0.033	0.028	0.061
3	0.462	0.162	0.155	0.075	0.063	0.137
4	0.903	0.316	0.303	0.146	0.123	0.268
5	1.163	0.407	0.390	0.189	0.158	0.346
6	1.374	0.481	0.461	0.223	0.187	0.408

Sitio 3	1	2	3	4	5	6
1	0.049	0.019	0.015	0.008	0.012	0.008
2	0.165	0.066	0.051	0.028	0.040	0.027
3	0.437	0.173	0.135	0.074	0.106	0.071
4	0.901	0.358	0.279	0.152	0.217	0.147
5	1.235	0.490	0.382	0.208	0.298	0.201
6	1.843	0.731	0.570	0.310	0.445	0.300

Matrices de Elasticidad

Escenario A

Sitio 1	1	2	3	4	5	6
1	0.019	0	0	0	0.002	0.034
2	0.036	0.030	0	0	0	0
3	0	0.036	0.102	0	0	0
4	0	0	0.036	0.046	0	0
5	0	0	0	0.036	0.104	0
6	0	0	0		0.034	0.488

Sitio 2	1	2	3	4	5	6
1	0.021	0	0	0	0.002	0.033
2	0.034	0.032	0	0	0	0
3	0	0.034	0.112	0	0	0
4	0	0	0.034	0.104	0	0
5	0	0	0	0.034	0.116	0
6	0	0	0	0	0.033	0.410

Sitio 3	1	2	3	4	5	6
1	0.017	0	0	0	0.005	0.023
2	0.028	0.032	0	0	0	0
3	0	0.028	0.100	0	0	0
4	0	0	0.028	0.116	0	0
5	0	0	0	0.028	0.273	0
6	0	0	0	0	0.023	0.299

Escenario B

Sitio 1	1	2	3	4	5	6
1	0.006	0	0	0	0.000	0.009
2	0.009	0	0	0	0	0
3	0	0.009	0.034	0	0	0
4	0	0	0.009	0.014	0	0
5	0	0	0	0.009	0.035	0
6	0	0	0	0	0.009	0.846

Sitio 2	1	2	3	4	5	6
1	0.022	0	0	0	0.003	0.036
2	0.038	0.034	0	0	0	0
3	0	0.038	0.117	0	0	0
4	0	0	0.038	0.108	0	0
5	0	0	0	0.038	0.120	0
6	0	0	0	0	0.036	0.373

Sitio 3	1	2	3	4	5	6
1	0.018	0	0	0	0.006	0.025
2	0.031	0.035	0	0	0	0
3	0	0.031	0.104	0	0	0
4	0	0	0.031	0.121	0	0
5	0	0	0	0.031	0.267	0
6	0	0	0	0	0.025	0.275

Matrices de contribución

Escenario A

Sitio 1	1	2	3	4	5	6	λ calculada	λ promedio
1	0.0001	0	0	0	0.00021	0.00325	1.068	1.0228
2	0.0001	-0.0009	0	0	0	0		
3	0	0.0037	0.0018	0	0	0		
4	0	0	0.0024	-0.011	0	0		
5	0	0	0	0.016	-0.0043	0		
6	0	0	0	0	0.0098	0.023		

Sitio 2	1	2	3	4	5	6	λ calculada	λ promedio
1	0	0	0	0	-0.0007	-0.009	0.997	1.0228
2	-0.0001	-0.0015	0	0	0	0		
3	0	0.0028	-0.0021	0	0	0		
4	0	0	0.00104	0.00384	0	0		
5	0	0	0	-0.0064	-0.0088	0		
6	0	0	0	0	0.00823	-0.011		

Sitio 3	1	2	3	4	5	6	λ calculada	λ promedio
1	0	0	0	0	0.00049	0.00438	0.997	1.0228
2	-0.0001	0.0024	0	0	0	0		
3	0	-0.0067	0.00019	0	0	0		
4	0	0	-0.0033	0.01113	0	0		
5	0	0	0	-0.0158	0.01796	0		
6	0	0	0	0	-0.0261	-0.0096		

Escenario B

Sitio 1	1	2	3	4	5	6	λ calculada	λ promedio
1	0.0001	0	0	0	-0.002	-0.0465	1.010	1.0220
2	0.0001	-0.0007	0	0	0	0		
3	0	0.0029	0.00161	0	0	0		
4	0	0	0.00189	-0.0092	0	0		
5	0	0	0	0.01259	-0.0037	0		
6	0	0	0	0	0.00786	0.02793		

Sitio 2	1	2	3	4	5	6	λ calculada	λ promedio
1	0	0	0	0	0.00031	0.00424	1.012	1.0220
2	-0.0001	-0.0016	0	0	0	0		
3	0	0.0029	-0.0022	0	0	0		
4	0	0	0.0011	0.00395	0	0		
5	0	0	0	-0.0067	-0.0091	0		
6	0	0	0	0	0.00863	-0.0107		

Sitio 3	1	2	3	4	5	6	λ calculada	λ promedio
1	0	0	0	0	0.00213	0.01723	1.009	1.0220
2	-0.0001	0.0025	0	0	0	0		
3	0	-0.0071	0.00019	0	0	0		
4	0	0	-0.0036	0.01151	0	0		
5	0	0	0	-0.0168	0.0182	0		
6	0	0	0	0	-0.0276	-0.0091		