



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

## FACULTAD DE CIENCIAS

Respuesta poblacional de *Coryphantha  
werdermannii* a diferentes intensidades de  
disturbio antropogénico en Cuatro Ciénegas,  
Coahuila.

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

**DELFIN MILTON MONTAÑANA PALACIOS**

DIRECTOR DE TESIS:

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

2009



FACULTAD DE  
CIENCIAS  
UNAM



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## Índice

<b>Resumen</b>		3
<b>1. Introducción</b>		4
	<b>1.1 Rareza y Endemismo</b>	6
	<b>1.2 Disturbio y Perturbación</b>	8
	<b>1.3 Atributos Poblacionales</b>	11
	<b>1.3.1 Densidad Poblacional</b>	11
	<b>1.3.2 Estructura de Tamaños</b>	12
	<b>1.3.3 Fecundidad y Establecimiento</b>	14
	<b>1.4 <i>Coryphantha werdermannii</i> como caso de estudio</b>	15
<b>2. Objetivos</b>		17
	<b>2.1 Objetivo General</b>	17
	<b>2.2 Objetivos Particulares</b>	17
<b>3. Método</b>		18
	<b>3.1 Descripción de la Especie</b>	18
	<b>3.2 Zona de Estudio</b>	28
	<b>3.3 Muestreo</b>	20
	<b>3.3.1 Indicadores de Disturbio Antropogénico Crónico</b>	20
	<b>3.3.2 Atributos Poblacionales</b>	22
	<b>3.4 Análisis Estadístico</b>	23
	<b>3.4.1 Nodricismo</b>	23
	<b>3.4.2 Atributos Poblacionales e Intensidad de Disturbio Antropogénico Crónico</b>	23
<b>4. Resultados</b>		25
	<b>4.1 Distribución</b>	25
	<b>4.2 Índice de Disturbio</b>	26
	<b>4.3 Atributos Poblacionales: Densidad Poblacional, Fecundidad y Estructura de Tamaños</b>	27
	<b>4.4 Nodricismo</b>	29
	<b>4.5 Atributos Poblacionales e Intensidad de Disturbio Antropogénico Crónico</b>	29

<b>5. Discusión</b>		32
<b>6. Conclusiones</b>		36
<b>7. Referencias</b>		37
<b>8. Apéndices</b>		44
	<b>8.1 Apéndice I</b>	44
	<b>8.2 Apéndice II</b>	47
	<b>8.3 Apéndice III</b>	49

## Resumen

Debido a las características de sus ciclos de vida, se cree que las cactáceas presentan una alta vulnerabilidad al disturbio antropogénico crónico y quizá sean uno de los grupos vegetales más amenazados. Evaluamos cómo afecta el disturbio antropogénico crónico a *Coryphantha werdermannii*, cactácea endémica de Cuatro Ciénegas, Coahuila. Se evaluó la fecundidad, densidad y estructura de tamaños y las asociaciones con nodrizas de los individuos de diez poblaciones, así como la intensidad del disturbio antropogénico crónico que experimentan. Se observó que la especie presenta una preferencia significativa por establecerse sin asociación a nodrizas bióticas o abióticas y que esto no presenta cambios ante el aumento en la intensidad del disturbio antropogénico crónico. Se observó que las poblaciones mayormente expuestas a ganadería tenían mayor proporción de individuos pequeños, probablemente por la susceptibilidad de los individuos más grandes a ésta. La densidad poblacional fue significativamente mayor en sitios con actividades humanas más intensas, y la fecundidad se redujo en presencia de actividades humanas y ganaderas. Podemos concluir entonces, que *Coryphantha werdermannii* es una especie vulnerable al disturbio antropogénico crónico de baja intensidad.

## 1. Introducción

La diversidad de especies no se distribuye de manera uniforme en el planeta Tierra sino que está concentrada principalmente en las zonas tropicales, las cuales están ampliamente representadas en México (Challenger, 1998). México es uno de los doce países megadiversos del planeta y se calcula que su territorio alberga un décimo de la diversidad global de especies (Semarnat, 2005), muchas de las cuales son endémicas. Un peculiar conjunto de condiciones geográficas como la latitud, la vecindad entre las regiones neártica y neotropical y una complicada historia geológica provocan en el territorio mexicano una amplia gama de ambientes que permiten que habite una extensa variedad de formas de vida, biomas y tipos de vegetación con niveles de diversidad y endemismos sumamente altos. En particular, los elementos endémicos de la flora mexicana son de suma importancia por su aporte a la biodiversidad global y a los problemas de conservación que representan (Challenger, 1998).

Sin embargo, México ha visto un creciente deterioro de su biodiversidad debido, principalmente, a la pérdida de cubierta vegetal. El cambio de uso de suelo forestal (con cubierta vegetal natural) a antrópico (de uso agrícola, pecuario o urbano) ha aumentado en los últimos 10 años. Actualmente el uso humano del territorio ocupa cerca de una tercera parte de la superficie nacional con una tasa de crecimiento de  $1,700 \text{ km}^2 \text{ año}^{-1}$  (Semarnat, 2003<sup>a</sup>). En aras del desarrollo material de nuestra sociedad se han causado graves problemas ambientales a nivel nacional como erosión del suelo, deforestación, pérdida de hábitats naturales y extinción de especies (Challenger, 1998). El agotamiento por sobreexplotación y la degradación de los recursos naturales es producto de un acelerado crecimiento poblacional, aumentos en los niveles de pobreza y los actuales incrementos en la industrialización y demanda de servicios (Ropá *et al.*, 1987).

Estas condiciones, junto con políticas gubernamentales inapropiadas, han devenido en un creciente impacto antropogénico sobre las zonas naturales y, como resultado, cerca del 40% de la cubierta vegetal remanente del territorio nacional es de tipo secundaria, es decir, está perturbada por actividades humanas (Semarnat, 2003<sup>b</sup>). La realidad nos indica que el porvenir ambiental nacional no es muy prometedor. En tanto sigamos confinando a las entidades bióticas y a sus especies a áreas de distribución cada vez más limitadas y fragmentadas, estaremos llevando a los ecosistemas hasta el límite de su capacidad de sustento autónomo y por lo tanto, poniendo en riesgo las especies que de éstos dependen, incluida la nuestra (Challenger, 1998).

Uno de los aportes más grandes a la diversidad florística nacional es la contenida en sus zonas áridas, las cuales ocupan la mitad de su territorio y poseen la más alta proporción de géneros endémicos comparadas con los ambientes tropicales (Challenger, 1998), destacando también por la amplia variedad y riqueza en formas biológicas (Rzedowski, 1991).

Aunque los matorrales constituyen la vegetación característica de las zonas desérticas, de su extensión original sólo queda el 55%, que representa el 30% del territorio nacional (Semarnat, 2003<sup>a</sup>). En general son ecosistemas con baja productividad y complejos procesos ecológicos que los hace inherentemente frágiles ante la perturbación antropogénica en gran escala (Flores-Villela y Gerez, 1994; Challenger, 1998; Martorell *et al.*, 2005). La tasa de degradación de estos ambientes tuvo un incremento significativo durante la última década, ya que en el año 1991 era de 50,000 ha año<sup>-1</sup> y pasó a 300,000 ha año<sup>-1</sup> en 2001 (Semarnat, 2003<sup>a</sup>) por lo que probablemente sea el ecosistema mexicano en mayor peligro de desaparecer (Challenger, 1998).

Uno de los principales procesos de destrucción de los matorrales es por su transformación en pastizales (Semarnat, 2003<sup>a</sup>; Challenger, 1998). La ganadería es el factor más importante de cambio de uso de suelo a nivel nacional y de modificación de la vegetación primaria, mientras que las actividades agrícolas afectan principalmente a la vegetación secundaria. Si se considera que la gran mayoría de los matorrales están sometidos a uso principalmente ganadero y en la gran parte de los municipios donde hay este tipo de vegetación, el número de cabezas de ganado sobrepasa la capacidad de carga del ecosistema, se estima que el 70% de los matorrales del país están sobreexplotados y en consecuencia, en proceso de degradación (Semarnat, 2003<sup>a</sup>).

Por su alta diversidad uno de los grupos vegetales más importantes en los matorrales xerófilos es el de la familia Cactaceae (Arias, 1993). México es el lugar donde se dieron intensos procesos de radiación secundaria y de especiación de dicha familia, siendo un centro de distribución y diversidad en el mundo (Challenger, 1998; Arias *et al.* 2005). La preservación de las cactáceas en México es de suma importancia ya que es uno de los grupos más amenazados del reino vegetal (Hernández y Godínez, 1994), además de que en el territorio nacional se alberga el 45% de la diversidad total de las cerca de 1500 especies que conforman el grupo (Glass, 1998). Dicho porcentaje representa 669 especies de cactáceas, de las cuales 518 (más del 80%) son endémicas (Guzmán *et al.*, 2003) y 285 especies del total están en riesgo de extinción según la Norma Oficial Mexicana, NOM-059-SEMARNAT-2001 (Arias *et al.* 2005; Semarnat, 2005).

Entre los géneros de cactus que están presentes en México y que resaltan por el número de especies endémicas cabe mencionar *Mammillaria* con 150 especies de las 160, *Opuntia* con 61 especies de 97, *Coryphantha* con 34 especies de 39, *Echinocereus* con 29 especies de 48 y *Ferocactus* con 19 especies de 24 (Hernández y Godínez, 1994; Guzmán *et al.*, 2003).

La mayoría de las cactáceas habitan en lugares de clima árido o semiárido, están adaptadas a vivir en condiciones estresantes de recursos como el agua y nutrientes (Bravo-Hollis, 1978). En general poseen distribuciones geográficas restringidas y bajas densidades

poblacionales (Hernández y Godínez, 1994) además de presentar bajas tasas de reclutamiento y de crecimiento, altas tasas de mortalidad en los individuos más jóvenes y ciclos de vida largos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Esparza-Olguín *et al.*, 2005). Muchas especies de cactáceas están sometidas a saqueo y extracción ilegal, comercio de ejemplares silvestres, cambio de uso de suelo a terrenos agrícolas y ganaderos y al incremento en la actividad humana (Hernández y Godínez, 1994; Martorell y Peters, 2005). Por ello, gran cantidad de especies de cactáceas se encuentran bajo algún tipo de protección como la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2001) que provee de protección a especies de flora y fauna mexicanas (Semarnat, 2002), en alguno de los apéndices de la Convención Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestres (CITES), cuando el comercio representa un riesgo adicional y en el Libro Rojo de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).

## **2. Rareza y Endemismo**

La rareza es una condición presente en gran parte de las especies de cactáceas de México. La rareza es un fenómeno en el tiempo y en el espacio. Como fenómeno en el tiempo, hay especies que se han convertido en raras en los lugares donde habitan y especies raras que se han vuelto comunes dentro de su hábitat (Harper, 1981). Como fenómeno en el espacio, la rareza está relacionada con los lugares donde una especie no puede habitar y que depende del tamaño de los parches habitables, el número de individuos, la capacidad de carga de los parches habitables, la habilidad de dispersión de la especie y de la interacción con depredadores y patógenos (Harper, 1981).

El término rareza también se aplica a una especie que, debido a cierta combinación de factores biológicos y ambientales, presenta una abundancia reducida (rareza demográfica), o un área de distribución limitada (rareza biogeográfica), o habita en un ambiente que presenta condiciones específicas poco comunes (rareza de hábitat) (Gaston, 1994; Rabinowitz, 1981; Kruckeberg y Rabinowitz, 1985). Generalmente una especie rara puede presentarse de una de las siguientes tres maneras:

- A) de amplia distribución geográfica, pero nunca abundante
- B) de limitada distribución geográfica, pero abundante
- C) de limitada distribución geográfica y poco abundante (Fiedler, 2001).

Existen dos principales razones por las cuales una especie es rara: primero, por que la abundancia y distribución de una especie están limitadas por variables ambientales (bióticas y/o abióticas) y, segundo, por que las poblaciones de especies raras están influidas por distintos factores determinísticos y estocásticos, principalmente de tipo demográfico y ambiental



(Esparza-Olguín, 2004; Lande, 1993). Las poblaciones de especies raras presentan dinámicas particulares en aspectos como la capacidad de dispersión de propágulos, la respuesta ecofisiológica respecto al lugar donde habitan, una dinámica poblacional estocástica y el tipo de interacciones abióticas que mantienen (Levin *et al.*, 1996; Esparza-Olguín, 2004). Lo más probable es que la rareza resulte de una combinación de éstos (Esparza-Olguín, 2004).

Por lo general, las especies raras ocupan áreas de pequeña superficie, por lo cual son más susceptibles a cambios en el entorno que otras especies y dependen de la permanencia de condiciones muy específicas en el hábitat para su supervivencia (Levin *et al.*, 1996). Las especies raras que mantienen bajas densidades poblacionales pueden ser más sensibles tanto a procesos estocásticos demográficos, que producen declinación poblacional, así como a procesos ambientales que convierten al entorno en desfavorable, pudiendo esto generar la extinción de la especie (Levin *et al.*, 1996). Por lo tanto, son las especies raras las que tienen mayor riesgo de extinguirse ante un eventual cambio, degradación o pérdida del hábitat puesto que dependen enteramente de éste y de sus características (Krukkeberg y Rabinowitz, 1985).

Frecuentemente se asocian los conceptos de rareza y endemismo. Sin embargo, una especie es endémica a determinada área si la especie sólo existe en dicha área, no importando cuan grande o pequeña ésta sea (Anderson, 1994), por lo que sólo aquellas especies endémicas a un área pequeña son también raras. El endemismo es una respuesta a la combinación de factores ecológicos característicos de los sitios donde se encuentra la especie o a barreras geográficas que limitan su distribución, tales como factores climáticos y edáficos o el nivel de variación y duración en las condiciones específicas del lugar. La variación genética total de la población interacciona con los factores y características del hábitat determinando el nivel de especialización de la especie con el hábitat y por consiguiente, el nivel de endemismo de ésta (Krukkeberg y Rabinowitz, 1985).

Es importante que las especies que ya han sido reportadas como endémicas de México y/o raras sean prioritarias en la protección de la biodiversidad, ya que la responsabilidad de su subsistencia solamente le compete a nuestra nación. Para ello es preciso que la preservación de los recursos naturales lleve consigo no sólo el mantenimiento del ambiente, sino también la persistencia de las especies que los componen.

## **1.2 Disturbio y Perturbación**

Durante el siglo XX, muchos estudios se enfocaron en entender la dinámica de las comunidades y poblaciones vegetales (White y Jentsch, 2001). Dos aspectos han destacado en estas entidades; primero, todas funcionan de manera dinámica gracias a las relaciones que existen entre sus componentes internos y su interacción con el exterior, y segundo, todas son espacial y

temporalmente heterogéneas (Sousa, 1984). Por consiguiente, la dinámica de una población y sus atributos están influidos por factores externos, tales como gradientes del ambiente físico como la altitud, humedad, composición del suelo y las relaciones establecidas por la interacción con otros organismos, como la competencia, el mutualismo y la depredación (Begon *et al.*, 2006).

Algunos de estos factores, sean bióticos o abióticos, no se presentan de manera estática sino que fluctúan a lo largo el tiempo como resultado, entre otras cosas, de los disturbios que ocurren en todos los ecosistemas y que a su vez modifican los procesos inherentes a las entidades bióticas (White y Jentsch, 2001).

Es difícil encontrar una definición de disturbio que describa con la suficiente precisión sus características. La mayoría de las definiciones resultan muy generales y ambiguas por la gran cantidad de fenómenos a los que se les conoce como disturbio y por la enorme cantidad de circunstancias propias a cada uno de los eventos de disturbio (Rykiel, 1985). También hay definiciones muy relativas o muy específicas a cada sistema de estudio (White y Jentsch, 2001).

Los aspectos mencionados en las definiciones varían de un autor a otro considerando los distintos factores y características de un evento de disturbio. Las características que se denotan con mayor frecuencia pueden ser eventos irregulares, poco comunes y que de manera abrupta desplazan a las comunidades de las condiciones estables de equilibrio (Pickett y White, 1985).

También se ha visto que un evento de disturbio se caracteriza por un cambio en los recursos del lugar afectado y que a su vez modifica las poblaciones que lo habitan, lo que genera nuevas oportunidades de establecimiento de nuevos individuos, aunado a la mortandad, desplazamiento o daño de los individuos afectados por el evento de disturbio (Sousa, 1984; Bazzaz, 1983). Esto produce un cambio en la estructura de entidades bióticas como ecosistemas, comunidades y poblaciones, así como en las condiciones habituales de un ambiente físico (Pickett y White, 1985). En base a esto se ha propuesto que un disturbio es un factor externo al sistema o nivel de interés y que modifica su estructura mínima (Pickett *et al.*, 1989).

Es importante notar que el cambio causado por cualquier disturbio puede variar en magnitud de despreciable a extremo, dependiendo de la intensidad con la que se presente el agente de disturbio, así como de la vulnerabilidad de los organismos (Sousa, 1984). Sin embargo, el disturbio constituye un factor importante como fuente de heterogeneidad espacio-temporal de la disponibilidad de recursos y como agente de selección en las historias de vida (Sousa, 1984).

En general se ha encontrado que existen dos tipos de disturbio. El primer tipo es el de origen natural y consiste en la acción de las fluctuaciones ambientales como huracanes, incendios, sequías, inundaciones y plagas que modifican las distintas entidades bióticas y que se

pueden considerar esporádicas o externas a la propia entidad. En general las especies están adaptadas a cierto régimen de disturbio natural que tiene un patrón espacio-temporal cíclico, en el que se establecen parámetros como la frecuencia, intervalo de retorno, área e intensidad (Pickett y White, 1985).

Con éste régimen se produce el desplazamiento de individuos, por daño o muerte, permitiendo que otros organismos ocupen los espacios o recursos que son liberados. Esto ha representado un factor de selección sobre entidades bióticas, debido que durante un disturbio se modifican patrones espaciales y temporales de composición de especies, la estructura, la dinámica y funcionamiento de ecosistemas (Pickett y White, 1985), comunidades (Sousa, 1984) y poblaciones (Löfgren *et al.*, 2000).

El segundo tipo de disturbio, en el cual nos centraremos en este estudio, es el de origen antropogénico, el cual por lo general no se asemeja al régimen natural de disturbio y es reciente en el tiempo evolutivo, por lo que los organismos no están adaptados a éste, y que constituye una importante presión que actúa sobre los individuos, poblaciones y comunidades (Singh, 1998).

Las actividades humanas están directamente relacionadas con el entorno natural, en especial en las zonas rurales, donde las actividades productivas como la agricultura, la ganadería o la extracción de recursos representan la principal forma de disturbio en las áreas naturales de la nación (Semarnat, 2003<sup>a</sup>).

Dentro del disturbio antropogénico se distinguen dos tipos: el disturbio agudo, caracterizado por la modificación radical del paisaje (típica de los sistemas productivos tecnificados), y el disturbio crónico, en el cual, la cubierta vegetal se altera mínimamente por la extracción de pequeñas cantidades de recursos haciendo que el impacto en el corto plazo sea mínimo por periodos muy largos de tiempo y que es característico de sistemas productivos tradicionales (Martorell y Peters, 2005; Semarnat, 2003<sup>a</sup>; Barral y Hernández, 2001; Singh, 1998).

Algunas consecuencias ambientales del disturbio antropogénico agudo son evidentes de inmediato, generando ambientes con suelos desnudos, ciclos ecosistémicos alterados, erosión y contaminación. Los efectos crónicos son a menudo imperceptibles ya que durante largos periodos el ecosistema no muestra signos de degradación incluso, si se incrementa ligeramente la intensidad del uso, los efectos ambientales son mínimos. Sin embargo, su impacto es acumulativo y puede ocasionar que el ecosistema llegue a una situación límite de sostenimiento autónomo generando en éste un proceso de degradación ambiental. Esto ocurre si el sistema es presionado el tiempo suficiente o si se incrementa, a veces mínimamente, la intensidad con la que se usan los recursos naturales. Una vez rebasado este punto, se desencadena un ciclo

acelerado de deterioro ambiental cuyos efectos pueden ser aún más difíciles de revertir que los causados por el disturbio agudo (Singh, 1998; Pickett y White, 1985).

El problema con el disturbio antropogénico crónico, es que el medio natural no encuentra tiempo en el cual recuperarse adecuadamente debido que la acción antropogénica no cesa, y después de un tiempo puede causar cambios adversos en el ambiente, en especial cuando la tasa de remoción de biomasa supera la capacidad de recuperación del sistema (Singh, 1998). Es claro que la comprensión de la influencia e impacto del disturbio antropogénico crónico sobre individuos, poblaciones y comunidades bióticas es fundamental para entender los patrones y procesos ecológicos en las áreas silvestres afectadas.

En contraste con las definiciones de disturbio que anteriormente se discutieron, a manera de resumen y para concretar la concepción de disturbio que utilizamos en el presente trabajo, un disturbio antropogénico crónico es un factor antrópico que no se presenta de manera discreta y puntual en el tiempo, sino más bien de manera constante y que produce cambio en la estructura mínima de ecosistemas, comunidades, poblaciones e individuos.

Los términos de disturbio y perturbación han sido separados conceptualmente de dos maneras: la primera define a la perturbación como un agente nuevo y externo generalmente de origen antropogénico, que afecta la estabilidad de un sistema y que se diferencia del disturbio en que el origen de éste es un factor natural que se encuentra dentro del régimen al cual los organismos se encuentran adaptados (Pickett y White, 1985); la segunda forma en que se separan estos conceptos y que emplearemos en el presente estudio, es la siguiente, donde un disturbio es: *una causa, que puede ser una fuerza física, un agente o un proceso de origen biótico o abiótico, que tiene como efecto una perturbación en un componente ecológico o en un sistema, y que es relativo a un estado específico y a un sistema que es definido por características específicas al mismo* (Rykiel, 1985), de manera que la perturbación es la alteración en un ecosistema, comunidad, población o individuo debida a un disturbio determinado (Rykiel, 1985). En consecuencia la perturbación de una zona natural será observada después de ocurrido el factor de disturbio que la haya impactado (Pickett *et al.*, 1989).

La perturbación de las entidades bióticas puede modificar distintos parámetros ecológicos según la escala a la que se observe. En un ecosistema, el disturbio puede modificar la dinámica y funcionamiento de tasas de flujo de energía y reciclaje de nutrientes, interacciones entre especies y los procesos sucesionales (Pickett *et al.*, 1989). En una comunidad, el efecto se aprecia en los patrones espaciales y temporales de composición de especies como su presencia o ausencia, abundancia absoluta y relativa, así como la riqueza de las comunidades vegetales y de estructura tanto vertical como horizontal, de distribución, tasa de generación de biomasa, diversidad y redes tróficas (Sousa, 1984; Pickett *et al.*, 1989). En una población puede

modificar su estructura de tamaños, la densidad, la distribución de los individuos y su fecundidad, así como el reclutamiento de nuevos individuos (Bazzaz, 1983; Sousa, 1984; Löfgren *et al.*, 2000).

### **1.3 Atributos Poblacionales**

Toda población biológica tiene ciertas características específicas que le son inherentes y que dependen del grupo de individuos que la conforman y de sus características. De tal manera, son propiedades emergentes de la población, y se les denomina atributos poblacionales. Algunos ejemplos son: arreglo espacial o distribución de los individuos, estructura genética y de edades, tasa de natalidad y densidad poblacional (Crawley, 1997; Barbour *et al.*, 1999).

Esta serie de atributos no son estáticos sino que fluctúan en el tiempo, dependiendo de las interacciones tanto entre los individuos que conforman la población como de factores bióticos y abióticos externos (Crawley, 1997). La variación de los atributos de una población es resultado de la respuesta de los individuos al cambio en las condiciones del hábitat, ya sea por la variación temporal intrínseca del entorno o producto de la acción del disturbio antropogénico, y se caracteriza por modificaciones en la supervivencia, crecimiento y reproducción de los individuos. Los atributos de una población, vistos tanto a través del tiempo como sujetos a distintas condiciones, pueden indicar patrones de respuesta a nivel demográfico y pueden ser de gran utilidad para establecer el curso de la dinámica poblacional de una especie en particular, así como la persistencia de ésta.

#### **1.3.1 Densidad Poblacional**

La densidad poblacional, es decir, el número de individuos por unidad de superficie es un indicador de la salud poblacional (Barbour *et al.*, 1999; Clark, 1991; Boughey, 1968) y es el resultado de las tasas de reclutamiento y de supervivencia (natalidad y mortalidad) que son afectadas por factores bióticos y abióticos (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Gunton y Kunin, 2007).

Típicamente, en poblaciones con altas densidades la probabilidad de muerte es alta y la reproducción es baja debido a la competencia. Sin embargo, lo mismo puede suceder en poblaciones con muy bajas densidades debido a la baja probabilidad de que los individuos reproductivos puedan interactuar (Lande, 1993). Esto es un factor determinante en la persistencia de poblaciones de especies raras y endémicas con bajas densidades poblacionales. Sin embargo, una población con baja densidad puede no contar con el número de individuos suficientes para su persistencia ante un eventual cambio en las condiciones del ambiente producto de factores naturales o como efecto de eventos de disturbio. Distintos procesos que suceden en poblaciones de bajas densidades como factores genéticos (pérdida de variabilidad genética, depresión endogámica y deriva génica) y la estocasticidad demográfica (Picó y

Quintana–Ascencio, 2005; Morgan, 1999), pueden tener un efecto sinérgico con la variabilidad ambiental produciendo un vórtice de extinción (Caswell, 2001; Lande, 1993; Primack y Ros, 2002).

Es claro que la densidad poblacional puede jugar un papel importante en la dinámica de las poblaciones, en especial de las que de manera natural tienen bajas densidades y que son especies raras y de carácter endémico a alguna región. La comparación o relación entre la densidad poblacional y la intensidad de disturbio antropogénico crónico a la que dichas poblaciones pueden estar expuestas puede brindar información sobre la vulnerabilidad de las especies al develar patrones de respuesta de sus poblaciones al disturbio antropogénico: Una menor densidad de individuos en los sitios más perturbados sugeriría un impacto negativo del disturbio sobre la especie. Por el contrario, aquellas especies que se ven beneficiadas por el disturbio presentarían incrementos en la densidad de sus poblaciones conforme aumenta la intensidad de las actividades del hombre. En consecuencia, el estudio de dichas variaciones en la densidad a lo largo de gradientes de disturbio puede ser un indicador de cómo la dinámica, y por tanto, la salud poblacional son alteradas o influidas por las actividades humanas (Martorell y Peters, 2005; Martorell y Peters, en prensa).

### **1.3.2 Estructura de Tamaños**

En la ecología es común el uso de la estructura de tamaños como indicador de la salud poblacional (Condit *et al.*, 1998). La estructura de tamaños es la distribución de frecuencias de los tamaños de los individuos de la población. Las interpretaciones que pueden darse de la estructura de tamaños de determinada población vegetal varían de una población a otra, ya que la dinámica poblacional de la cual depende es específica para cada población. Así, en lo general, si en una población hay una alta proporción de individuos jóvenes, puede ser tomada como indicador de que la población tiene una alta tasa de crecimiento (Condit *et al.*, 1998) Sin embargo, en determinados casos, una elevada abundancia de individuos jóvenes también puede ser interpretada como una advertencia de que la población está declinando debido a la ausencia de individuos reproductivos que contribuyan al reclutamiento de nuevos individuos para la población (Condit *et al.*, 1998). Lo cierto es que la estructura de tamaños de una población afecta o tiene influencia sobre su dinámica (Silvertown y Lovett, 1993) y refleja tanto las oportunidades pasadas de reclutamiento como el riesgo de muerte a los cuales los individuos han sido expuestos (Crawley, 1997), así como las tasas de crecimiento de los individuos. Éstas a su vez dependen de la fisiología y de las oportunidades de captar recursos, para así poder crecer. La estructura de tamaños de una población refleja la composición de edades, la presencia de unos pocos parches habitables o, lo más probable, una combinación de estas dos posibilidades (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla (1995)

registraron que, en lo general, se pueden distinguir cuatro tipos de estructuras de tamaños en poblaciones vegetales.

Tipo I: Se caracteriza por una baja frecuencia de los individuos de tallas grandes, por lo que hay una alta frecuencia de individuos pequeños y puede deberse a: que la población esté en crecimiento, que haya abundancia de micrositios favorables para el nacimiento y desarrollo inicial, que la tasa de mortalidad disminuya con la edad o que sea constante en todo el ciclo de vida y/o que predominen los sitios desfavorables para el crecimiento (Fig. 1, A).

Tipo II: En la cual hay mayor frecuencia de individuos grandes que de pequeños. Esto puede ser resultado de que no hubo reclutamiento de nuevos individuos recientemente, o que hay fuertes limitantes ambientales para el establecimiento como una baja frecuencia de micrositios habitables, y/o una baja supervivencia de individuos de edades tempranas. Si la población fuese coetánea puede atribuirse a que los individuos crecen a ritmos similares o que hay situaciones ambientales y/o eventos reproductivos que favorecen el reclutamiento de manera pulsada o intermitente (Fig. 1, B).

Tipo III: Donde hay mayor frecuencia de individuos de tallas pequeñas y grandes que de intermedias. Esto que puede atribuirse a que haya dos pulsos de establecimiento o uno de situación ambiental desfavorable, o a que la transición de una categoría a otra ocurre sólo bajo situaciones ambientales infrecuentes, o a la tasa de mortalidad mayor en tallas intermedias, la cual representaría un tamaño crítico en el ciclo de vida de la planta (Fig. 1, C).

Tipo IV: En la cual se observa una mayor frecuencia de individuos de tallas intermedias. Que puede deberse a que existan limitantes ambientales para el establecimiento y/o que haya altas tasas de mortalidad en individuos de tallas mayores (Fig. 1, D).

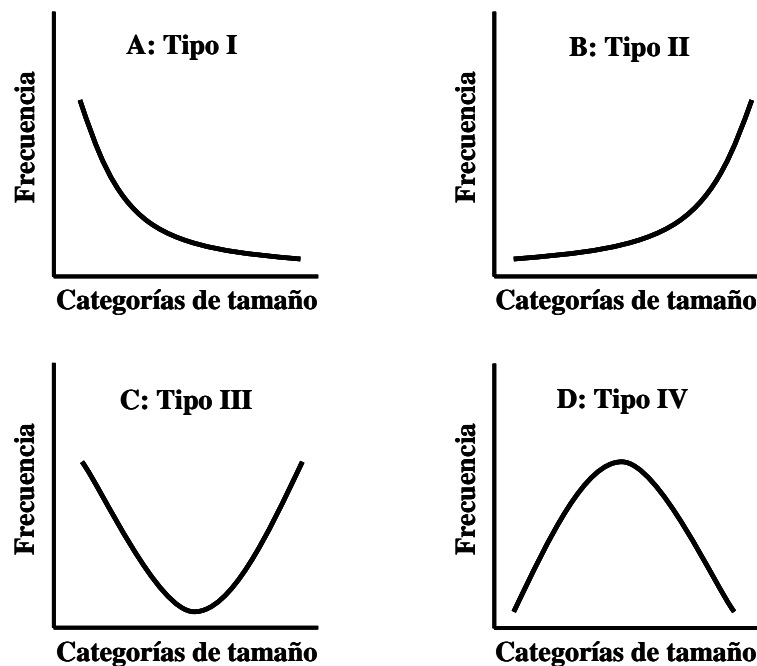


Figura 1: Tipos de estructuras de tamaños de poblaciones vegetales según Martínez-Ramos y Álvarez -Buylla (1995).

Considerando estos casos se puede inferir que la estructura de tamaños de una población expresa dos aspectos: primero, la sensibilidad de las plantas a cambios en factores ambientales que resulten críticos para el reclutamiento, la supervivencia y la reproducción de los individuos, y segundo, la intensidad y frecuencia con que varían estos factores a través del tiempo y el espacio (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Por ello, el análisis de impacto o perturbación que puede tener el disturbio antropogénico crónico sobre la estructura de tamaños de las poblaciones, puede contribuir al entendimiento de la dinámica y persistencia de las poblaciones en el tiempo estando éstas sujetas a la acción de elementos externos al sistema natural.

### **1.3.3 Fecundidad y Establecimiento.**

La fecundidad es el aporte reproductivo de los individuos adultos de una población y puede entenderse como la capacidad reproductiva de la misma (Gurevitch *et al.*, 2002; Crawley, 1997). Ésta nos dice cuántos individuos potencialmente podrían incorporarse a la población en las próximas generaciones, de lo cual dependerá su persistencia. Esto puede afectar el éxito de la población o su capacidad de resistencia ante cambios desfavorables en el ambiente (Clark y Yuan, 1995), por lo que la fecundidad tiene una importante influencia en la dinámica de las poblaciones.

El conocimiento de la actividad reproductiva y de su respuesta al disturbio antropogénico crónico por parte de las poblaciones de especies endémicas es importante, debido a que de ésta dependerá la continuidad y persistencia de las poblaciones, y nos permite tener mayor información para una mejor toma de decisiones en torno a la conservación de la especie.

En zonas áridas, la etapa de establecimiento de plantas sucede generalmente bajo condiciones impredecibles de precipitación y en suelos con altas temperaturas y de bajo contenido de agua, por lo que constituye un evento raro. Esto es debido a que en las condiciones de los ambientes áridos, la germinación de semillas y la supervivencia y el establecimiento de plántulas tienen una muy baja probabilidad de suceder (Flores y Jurado, 2003; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; De Villiers *et al.*, 2001; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

El nodricismo es un fenómeno descrito principalmente en zonas áridas y constituye la asociación de facilitación característica de algunas plantas, en la cual germinan de manera preferente debajo de alguna otra planta ya establecida (nodricismo biótico; Mandujano *et al.* 2002; Tewksbury y Lloyd. 2001) o bajo una roca grande, (nodricismo abiótico; Drezner, 2006; Cody, 1993; Peters *et al.*, 2008).

Dentro de los distintos beneficios que recibe una planta que tiene la protección de una nodriza, ya sea ésta biótica o abiótica, están: un menor intervalo de variación en la temperatura (menor calentamiento en el día y menor riesgo de congelamiento en la noche), menor



temperatura del suelo y del aire, menor radiación solar (por la sombra producida por la nodriza), mayor humedad (disminución en la evaporación), mayor cantidad de nutrientes en el suelo, menor compactación y erosión del suelo, protección de la herbivoría y pisoteo por parte de animales (Flores y Jurado, 2003; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Withgott, 2000; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

Las probabilidades de supervivencia y crecimiento aumentan de manera considerable si una semilla o plántula se encuentra bajo el refugio de una planta o roca que sirve de nodriza y que a través del microclima generado en su base facilita la persistencia de la plántula (Drezner, 2006; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Peters *et al.*, 2008).

El conocimiento de la dinámica de establecimiento de las plantas de ambientes áridos es importante para el entendimiento de la dinámica poblacional, así como de su estructura y distribución (Valiente-Banuet *et al.*, 1991). En el caso de especies endémicas y raras, como de las especies comunes, es importante conocer si mantienen algún tipo de asociación con plantas o rocas que permitan o faciliten la germinación o el establecimiento de nuevos individuos, su supervivencia y crecimiento y si dicho proceso interviene en la dinámica poblacional en cuanto al reclutamiento de los individuos.

En zonas que están sometidas a disturbio antropogénico crónico la perturbación puede afectar de manera indirecta a ciertas especies que dependen de algún tipo de asociación con otras plantas o rocas que sean directamente afectadas por el disturbio, como por el ramoneo de ganado o la extracción de leña por parte de los habitantes de la zona en el caso de las plantas y la remoción de rocas para su uso en la construcción o por la formación de caminos usados por ganado o humanos.

#### **1.4 *Coryphantha werdermannii* como caso de estudio.**

*Coryphantha werdermannii*, la cactácea en la cual se centra el presente estudio, es una especie rara y endémica del municipio de Cuatro Ciénegas de Carranza, en el estado de Coahuila en el norte de México. Es una planta que tiene valor ornamental y sus poblaciones se han reducido por colecta directa o por destrucción de su hábitat a causa del disturbio antropogénico (Robbins, 2003). Actualmente está en el Apéndice I de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, por sus siglas en inglés) y se encuentra bajo la categoría de “en peligro de extinción” dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2001.

Las zonas donde se distribuyen las poblaciones de *C. werdermannii* están sometidas a actividades humanas y ganaderas, por lo que es importante saber con qué intensidad se está presentando el disturbio antropogénico, si éste afecta y en qué modo interviene sobre la

dinámica poblacional de *C. werdermannii*, con el fin de conocer cuál será el futuro de la especie y evaluar los criterios de clasificación de las categorías de protección a las cuales está sujeta.

En el presente trabajo se busca establecer cómo afectan distintas intensidades de disturbio crónico a poblaciones de *C. werdermannii*. Fue necesario saber la intensidad del disturbio antropogénico crónico donde se encuentran dichas poblaciones para conocer de manera puntual la intensidad de actividad de origen antropogénico y el nivel de alteración del entorno, por lo que se utilizó el índice de medición de disturbio antropogénico crónico ideado por Martorell y Peters (2005) y modificado por los autores (Martorell y Peters, en prensa). Actualmente no existen registros del área ni del tipo de distribución geográfica de las poblaciones de *Coryphantha werdermannii*, por lo que se estimará la distribución de ésta con el método de propinuidad media (Rapaport, 1975)

Es importante resaltar que no sólo es primordial estudiar las características de los eventos de disturbio, sino también la manera en que estos procesos generan cambios en la biota y cómo ésta logra responder y persistir en el tiempo. Son justo los atributos de los sistemas biológicos los que pueden ayudar a detectar dichas modificaciones y pueden ser de gran utilidad para estimar la magnitud del impacto en las poblaciones, así como para ver los procesos y los patrones que éstas están siguiendo. Por lo cual, para la evaluación de la perturbación en la dinámica poblacional de *C. werdermannii* se registraron atributos tales como la densidad de individuos, la estructura de tamaños y fecundidad de cada una de las poblaciones como indicadores del estado de éstas. Con el fin de comparar dichos atributos poblacionales con las distintas intensidades de disturbio antropogénico crónico a las cuales se encuentran expuestas, para ver si existe algún patrón de respuesta y así establecer cómo y en qué grado son afectadas.

En un contexto general es fundamental la elaboración de proyectos de investigación enfocados a la conservación de la biodiversidad del país, debido a que ésta es la única respuesta posible para evitar y detener la continua degradación del ambiente, ya que, mediante el desarrollo de información y estrategias podremos contener y buscar remediar el daño que ya se ha hecho al entorno natural en pro de mantener toda la diversidad biológica y cultural del país. Por lo cual, la presente tesis busca aportar en la obtención y generación de información pertinente para una mejor toma de decisiones respecto a los bienes naturales de la nación.

## 2. Objetivos

### 2.1 Objetivos Generales

- Evaluar diferentes factores que determinan el grado de vulnerabilidad y el efecto del disturbio antropogénico crónico en *Coryphantha werdermannii*.

### 2.2 Objetivos Particulares

1. Estimar el área de distribución geográfica de *Coryphantha werdermannii*.
2. Determinar la intensidad y calidad del disturbio antropogénico crónico en que se encuentran las poblaciones de *Coryphantha werdermannii*.
3. Evaluar si la densidad, fecundidad y estructura de tamaños de las poblaciones de *Coryphantha werdermannii* varían con el disturbio antropogénico crónico.
4. Determinar si *Coryphantha werdermannii* habita de manera preferente bajo algún tipo de nodriza y si dicho patrón se ve afectado por el disturbio antropogénico crónico
5. Proporcionar elementos para mantener o redeterminar el estatus de la especie *Coryphantha werdermannii* en el Apéndice I de CITES y en la categoría de “en peligro de extinción” NOM-059-SEMARNAT-2001.

### 3. Método

#### 3.1 Descripción de la Especie.

*Coryphantha werdermannii* (Bödeker) es una cactácea de tallo simple y aspecto globoso ovoide hasta de 8 cm de altura y 6 cm de diámetro. Su tallo presenta de 13 y 21 series de tubérculos, los cuales se distancian por alrededor de 1 a 2 cm. Presenta areolas en cada tubérculo donde tiene de 12 a 16 espinas radiales pectinadas y 4 espinas centrales que aparecen a partir de estadios medios del ciclo de vida. Éstas sólo se desarrollan en la parte superior de la planta formando una gruesa capa que cubre el ápice en el cual presenta una densa lana. Sus frutos de 3.5 a 5 cm de longitud son globoso-alargados y contienen alrededor de 630 semillas reniformes de 0.5 a 1 mm de longitud con testa lustrosa color marrón claro (Bravo-Hollis, 1991; Portilla- Alonso, 2007). Tanto su tallo como los frutos son un recurso apreciado para la fauna del lugar que actúa a manera de dispersores.



Lámina 1: Ejemplar adulto de *Coryphantha werdermannii*.

La especie es endémica de México, teniendo una distribución conocida únicamente en el municipio de Cuatro Ciénegas de Carranza en el estado de Coahuila. La especie crece en tres tipos de hábitats diferentes: llanura aluvial, bajada de grava y roca caliza (Lüthy, 2001).

#### 3.2 Zona de Estudio

Las poblaciones de *C. werdermannii* se encuentran localizadas principalmente a lo largo de la sierra de La Madera que tiene una extensión de 7,860.60 km<sup>2</sup>, en el valle de Cuatro Ciénegas. Se encuentran a una altitud que varía desde los 740 m a los 1200 sobre el nivel del mar (INEGI, 2002 y 2001; INFDM, 2005).

Es una zona árida rodeada por varios sistemas montañosos. Cuenta con un clima BWhx'(w)e' (obtenido según la metodología descrita en García, 1988), es decir cálido seco con lluvias en verano con un importante componente invernal. Tiene una variación diaria de temperatura mayor a los 14 °C, la temperatura media anual es de 22 °C. La temperatura máxima normal provisional es de 28.3 °C y la mínima de 12.2 °C, y presenta una precipitación total anual promedio de 150 mm. La frecuencia de heladas es de 20 a 40 días y de granizadas es de uno a dos días por año (Fig. 2).

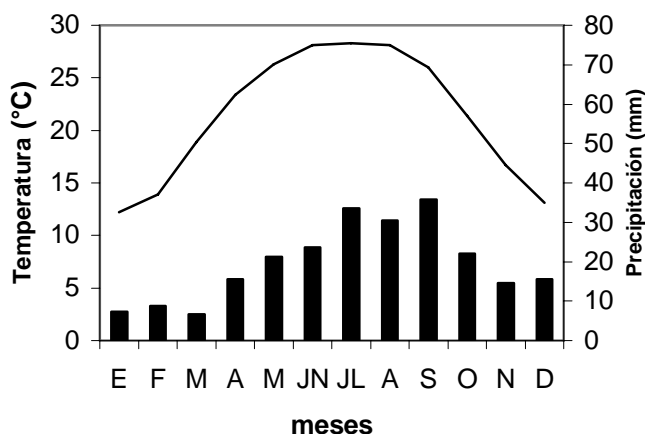


Figura 2: Climograma resultado de los promedios de la estación meteorológica ubicada en Cuatro Ciénegas, Coahuila de 1961-1990

En el lugar predominan llanos, lomeríos y mesetas que dan origen al valle de Cuatro Ciénegas. El valle se encuentra rodeado por distintas sierras, siendo la de La Madera la más alta con una altitud superior a los 2000 m s.n.m. De todo este sistema montañoso derivan manantiales de agua entre los que se encuentran la Poza de la Becerra, Poza Churince, Poza el Anteojo y el río Los Mezquites (INEGI, 2002). La vegetación predominante en la zona es matorral micrófilo, en el cual el estrato arbustivo no es mayor a los 4 m de altura. La vegetación de la zona está compuesta por gobernadora (*Larea tridentata*), *Yucca sp.*, candelilla (*Euphorbia antsyphilitica*), lechuguilla (*Agave Lechuguilla*) y diversas cactáceas de los géneros *Mammillaria*, *Coryphantha* (entre ellas *Coryphantha werdermannii*) y *Opuntia*, así como las especies *Ariocarpus fissuratus*, *Echinocactus horizonthalonius*, *Epithelantha micromeris* y *Grusonia bradtiana* (Obs. Pers., Lüthy, 2001, Rzedowski, 1978)

En lo que respecta al uso del suelo en el municipio, 10,095 hectáreas son utilizadas para la producción agrícola. De ellas, 4,039 hectáreas con posibilidad de riego y el resto son de temporal. 725,519 hectáreas son utilizadas para el desarrollo pecuario y para el forestal 50,000 hectáreas (INEGI, 2002 y 2001). Siendo las actividades pecuarias la principal fuente de disturbio en las zonas naturales del lugar (INEGI, 2002 y 2001).

### 3.3 Muestreo

Para realizar este estudio se ubicaron 10 poblaciones de *C. werdermannii* sometidas a diferentes intensidades de disturbio antropogénico crónico (Apéndice I). Para la determinación de la intensidad y calidad del disturbio antropogénico crónico se utilizó el índice desarrollado por Martorell y Peters (2005) y modificado por los autores (en prensa), el cual está basado en indicadores de actividad humana tales como agricultura y extracción de recursos, presencia de ganado y nivel de degradación del suelo (Apéndice I). Los trabajos de muestreo para elaborar esta tesis se desarrollaron en el mes de Julio de 2006.

Para delimitar cada población se formó un polígono que las abarcara. Para ello se buscó la zona con mayor densidad de individuos donde se estableció el centro del polígono. A partir del centro se dividieron los 360° de una circunferencia entre el número de observadores presentes delimitando el polígono, es decir, si eran 5, se dividió 360 entre 5, que es igual a 72°, así que cada persona caminó alejándose del centro sobre una línea separada a 72° de los otros observadores, esto con el fin de formar un polígono lo más regular posible. Los observadores caminaron hasta que vieran el último individuo de *C. werdermannii*. Se estableció caminar veinte metros más después del último individuo, buscando otros nuevos, para asegurarse que la búsqueda de individuos fuese hecha con la misma intensidad en todas las localidades. A partir de este último individuo se midió la distancia al centro del polígono.

Debido a las características del presente estudio es necesario tomar dos grupos de datos: los primeros son indicadores de disturbio crónico antropogénico y los segundos son atributos que nos permiten estimar o caracterizar la condición en que se encuentra cada población de *C. werdermannii*.

#### 3.3.1 Indicadores de Disturbio Antropogénico Crónico:

Una vez delimitada la zona de estudio se establecieron 3 puntos al azar dentro del polígono. En cada uno se tendieron dos transectos para el muestreo de los indicadores. Uno de los transectos se ubicó de manera perpendicular a la pendiente (transecto horizontal) y otro paralelo a ésta (transecto vertical). Cada transecto midió 1 × 50 m. También se establecieron 10 cuadros de 1 m<sup>2</sup> al azar a lo largo de cada transecto horizontal que son necesarios para la toma de algunos indicadores de disturbio (Fig. 3 y Apéndice I).

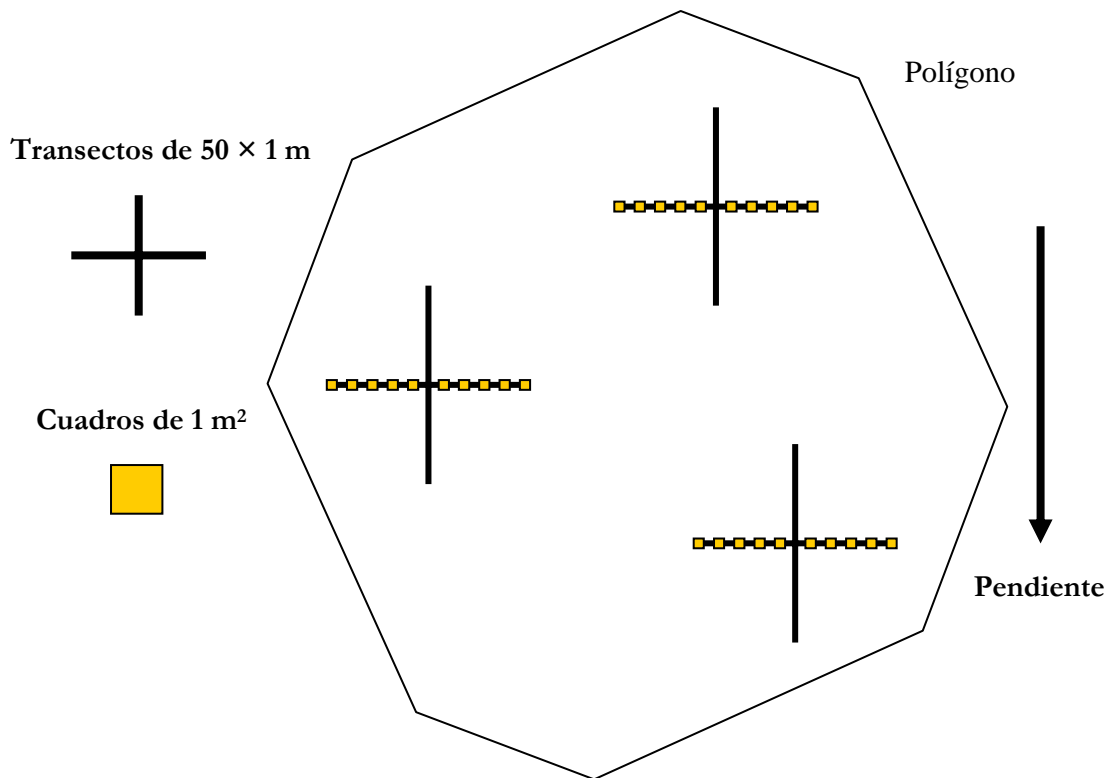


Figura 3: Diagrama de muestreo para Disturbio Antropogénico Crónico. Se muestra cómo dentro del área del polígono de manera aleatoria se ubicarán las cruces formadas por el transecto horizontal (perpendicular a la pendiente del sitio) en el cual se establecen diez cuadros de un metro cuadrado cada uno y el transecto vertical (paralelo a la pendiente).

El índice de disturbio se basa en el registro de factores externos al sistema y que funcionan como indicadores de la intensidad del disturbio antropogénico crónico. El índice de disturbio (ÍD) toma valores que van de 0 a 100, donde 0 representa una zona prístina y 100 una zona totalmente destruida. Los indicadores, según su origen pertenecen a uno de los siguientes tres agentes de disturbio: presencia de ganado, actividad humana y el nivel de degradación del suelo en la zona (Cuadro 1). En el Apéndice 1 se detalla la forma en que se evalúa cada uno de los indicadores de disturbio.

Cuadro 1: Indicadores de disturbio y el tipo de agente de disturbio al cual pertenecen.

Agente de disturbio	Indicador de disturbio
Grupo 1: PRESENCIA DE GANADO	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Frecuencia de excretas de cabra u oveja</li> <li>• Frecuencia de excretas de ganado mayor</li> <li>• Fracción de plantas ramoneadas</li> <li>• Caminos ganaderos</li> <li>• Compactación del suelo por ganado</li> </ul>
Grupo 2: ACTIVIDADES HUMANAS	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Fracción de plantas macheteadas</li> <li>• Cobertura de caminos humanos</li> <li>• Cambio de uso del suelo</li> <li>• Evidencia de incendios</li> <li>• Cercanía a poblaciones</li> <li>• Adyacencia a núcleos de actividad</li> </ul>
Grupo 3: DETERIORO DEL SUELO	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Erosión del suelo</li> <li>• Presencia de islas de suelo</li> <li>• Superficie totalmente modificada</li> </ul>

### 3.3.2 Atributos poblacionales

El segundo grupo de datos lo componen atributos poblacionales tales como la estructura de tamaños y la fecundidad y la densidad de cada población, y fueron tomados dentro del polígono establecido para cada población. Estos indicadores se usaron para evaluar si hay una perturbación en la población atribuible al disturbio antropogénico crónico.

En la medición de los atributos poblacionales, es decir, el conteo de individuos, estructuras reproductivas y en la medición del diámetro sólo se tomaron en cuenta los individuos que tuvieran una talla mínima de 1 cm, debido que los individuos de menor talla son realmente difíciles de ver, por esta razón toda la evaluación de los atributos poblacionales tiene un sesgo, ya que subestima los individuos y posiblemente los efectos sobre ellos al no contemplar la totalidad de los individuos en las poblaciones. La toma de datos se dividió en dos partes: primero para los individuos mayores a 1 cm, pero menores a 5, se realizaron transectos al azar de  $50 \times 6$  m donde se contabilizaron los individuos y estructuras reproductivas y se tomaron las mediciones de diámetro. Segundo, para los individuos mayores a 5 cm, las mediciones se hicieron de la siguiente manera: si la densidad de individuos observada era alta no requirieron más mediciones que las hechas en los transectos. El tamaño poblacional en estos casos se obtuvo extrapolando los datos de los transectos al área total del polígono mediante una regla de tres. Por el contrario, si la densidad observada era muy baja, el polígono se subdividió en áreas más pequeñas que se recorrieron cuidadosamente para poder realizar un censo lo más completo posible. En este caso, para estimar el tamaño poblacional se estimó el número total de individuos de entre 1 y 5 cm en todo el polígono a través de una regla de tres y se sumó el dato obtenido en el censo de los individuos de más de 5 cm.

Para poder conocer la estructura de tamaños, durante el conteo de individuos se les midió el diámetro en la base de la planta y la presencia de espinas centrales (las espinas centrales en el ápice de la planta se tomaron como indicador de la capacidad reproductiva de los individuos). Con la medición del tamaño de todos los individuos se obtuvo un Índice de Estructura de Tamaños para cada población. El Índice de Estructura de Tamaños puede tomar valores entre 0 y 1. Un valor de 0.5 indicaría proporciones iguales entre individuos pequeños y grandes, de tal manera que un valor mayor a 0.5 representa una mayor proporción de individuos pequeños y por el contrario, valores menores a 0.5 indican predominio de individuos grandes (ver Apéndice II).

Para estimar la fecundidad ( $F$ ) de la población se contó el número de estructuras reproductivas (flores o frutos) observadas en los individuos de la población y se dividió entre el número total de individuos reproductivos, es decir aquéllos que presentan espinas centrales. Ello nos proporciona un índice de fecundidad por población que representa el número promedio de estructuras reproductivas por individuo reproductivo.



Para saber si hay algún patrón de nodricismo en las poblaciones de *C. werdermannii* se catalogaron los individuos muestreados por el tipo de nodricismo que presentaban, siendo éste: 1) nodricismo biótico, en el caso de estar bajo otra planta que pudiera generar sombra sobre el individuo, 2) nodricismo abiótico, en el caso de que el individuo estuviera a menos de dos centímetros de una roca que tuviera como mínimo 15 cm de longitud y que estuviera fija al sustrato para asegurar que la roca pudiese haber tenido alguna función de nodriza sobre el individuo de la especie al establecerse, o 3) ningún tipo de nodricismo. Para saber la disponibilidad del tipo de nodriza presente en el ambiente, a lo largo de los transectos verticales del muestreo de disturbio se establecieron veinte puntos al azar, donde se registró qué tipo de condición de nodricismo representaría dicho punto si un individuo de *C. werdermannii* se estableciera ahí. El análisis de nodricismo sirvió para ver si hay preferencia en el establecimiento en condiciones bajo alguna nodriza y si esto se ve afectado por el disturbio antropogénico crónico.

Para estimar el área en que se distribuye *C. werdermannii* se siguió el método de propinuidad media. En este método se desarrolla un árbol de distribución, para el cual se generan circunferencias que se ubican en cada población; dichas circunferencias tienen como radio el resultado de la media aritmética de las distancias entre las poblaciones. El árbol de distribución se genera por el contorno resultante de la sobreposición de las circunferencias. Éste se basa en árboles de distribución generados a partir de circunferencias con un radio igual a la media aritmética de las distancias entre las poblaciones alrededor de éstas (Rapaport, 1975).

### **3.4 Análisis Estadístico**

#### **3.4.1 Nodricismo**

Se realizó una prueba de  $\chi^2$  de bondad de ajuste para ver si el patrón de nodricismo observado en los individuos de las poblaciones de *C. werdermannii* difería del esperado al azar. Los valores esperados del análisis se obtuvieron según la disponibilidad de los tres diferentes tipos de microambiente en las poblaciones, ya que si los organismos se distribuyeran al azar esperaríamos que se encontraran en cada tipo de microambiente en la misma proporción en la que éste está disponible. Para saber si hay alguna preferencia de nodriza biótica, abiótica o sin nodriza (cielo descubierto) se realizó una prueba de  $z$ .

#### **3.4.2 Atributos Poblacionales e Intensidad de Disturbio Antropogénico Crónico**

Para saber si hay algún patrón de respuesta en las poblaciones de *C. werdermannii* a las distintas intensidades de disturbio antropogénico crónico se realizaron distintos análisis de regresión contrastando cada uno de los atributos poblacionales y el disturbio. Los análisis se hicieron de manera que se pudiera obtener el modelo lineal más sencillo y que se ajustara más a los datos.

Así, cada uno de los atributos poblacionales fue contrastado con el índice de disturbio (ID) y el índice de disturbio al cuadrado (ID<sup>2</sup>). Posteriormente se realizaron análisis de regresión entre el atributo poblacional y los componentes del disturbio antropogénico, actividades humanas (AH), actividades ganaderas (AG) y degradación del ambiente (DA) y los componentes del disturbio al cuadrado AH<sup>2</sup>, AG<sup>2</sup>, y DA<sup>2</sup> de estos últimos, los términos cuadráticos fueron incluidos en el análisis para permitir que la relación entre el disturbio y los atributos poblacionales fuese descrita por una línea curva, ya que se ha reportado un efecto benéfico por intensidades moderadas de disturbio (Martorell y Peters, 2005) pero negativo por altas intensidades, por lo que las poblaciones de muchas cactáceas alcanzan densidades máximas en presencia de disturbio intermedio (Martorell y Peters, en prensa). Los términos no significativos fueron eliminándose del análisis hasta obtener el modelo más simple que contuviera sólo términos significativos.

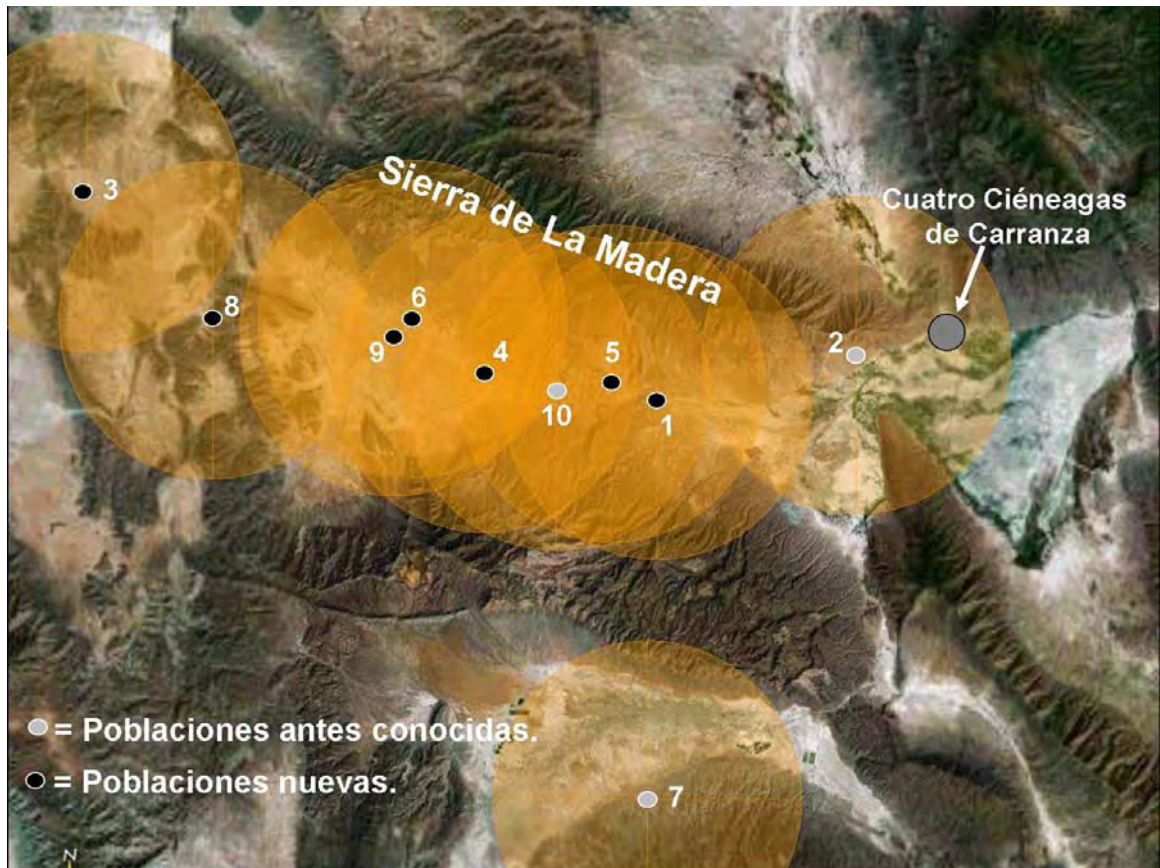
## 4. Resultados

### 4.1 Distribución

En 2005 se conocían sólo cuatro localidades con poblaciones de *C. werdermannii*. De éstas, se encontraron tres (las localidades 2, 7 y 10), y en esta tesis fueron halladas siete nuevas localidades donde crecen poblaciones de la especie (localidades 1, 3, 4, 5, 6, 8 y 9). La mayoría de las poblaciones se encuentran a lo largo de la ladera sur de la Sierra La Madera en Cuatro Ciénegas, con excepción de la localidad 7, que se ubica en la Sierra Los Alamitos al sur del valle de Cuatro Ciénegas y la localidad 8, que se encuentra en la Sierra de las Arenas al suroeste del valle (Mapa 1). En general las poblaciones de *C. werdermannii* se hayan en abanicos aluviales, en cimas de lomas y en las faldas de montañas en un intervalo de altitud de 800 a 1400 m. El análisis de propinquidad media estima que la especie se distribuye en un área de 3,562.58 km<sup>2</sup> (Mapa 2).



Mapa 1: Mapa donde se ubican las diez localidades de este estudio. Con puntos grises se presentan las localidades de las cuales ya se tenía conocimiento y en puntos blancos las localidades nuevas que se encontraron a lo largo del desarrollo de la presente tesis.



Mapa 2: Árbol de distribución obtenido mediante el método de propinquidad media, el radio de cada circunferencia es igual a 10 kilómetros.

#### 4.2 Índice de Disturbio

Las mediciones de los componentes del índice de disturbio mostraron variaciones entre sitios; se obtuvo un gradiente de disturbio donde el valor mínimo fue de 10.85 y el valor máximo de 22.85, que corresponden a las localidades 1 y 10 respectivamente (Fig. 4, Apéndice III, Cuadro A).

Dentro de los tres agentes de disturbio evaluados, la degradación ambiental tuvo una baja intensidad y sólo estuvo presente en tres de los 10 sitios de estudio. Los otros dos agentes de disturbio estuvieron ampliamente representados en todos los sitios (Fig. 4), por lo que podemos observar que las actividades humanas y ganaderas son en su mayoría las causantes del disturbio antropogénico crónico de los sitios donde se encuentran las poblaciones de *C. werdermannii*.

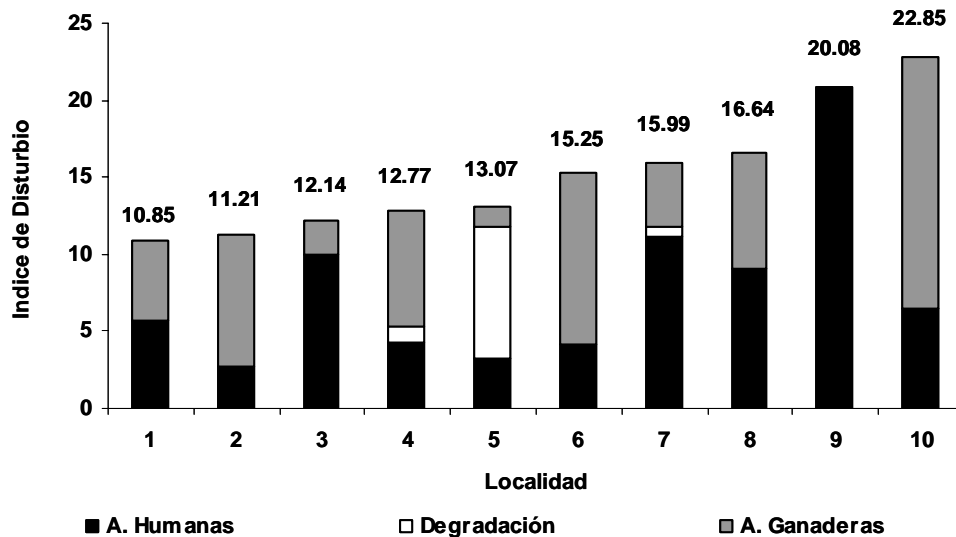


Figura 4: Gradiente de la intensidad de disturbio antropogénico crónico presente en las poblaciones de *C. werdermannii* por localidad, con los valores por agente de disturbio y su total por localidad.

### 4.3 Atributos poblacionales: Densidad Poblacional, Fecundidad y Estructura de Tamaños

Se observó que hay diferencias en la fecundidad, densidad y estructura de tamaños de las poblaciones de *C. werdermannii* (Apéndice III, Cuadro B). Las densidades de las poblaciones tuvieron una alta variación entre sitios, yendo desde 1033.5 individuos por hectárea en la localidad 10 hasta el mínimo de 6.5 ind/ha en la localidad 5. El área que ocupan las poblaciones varió mucho entre las 10 localidades, con un mínimo de 0.1 ha para la localidad 3 hasta el máximo de 9.18 ha para la 8. El índice de fecundidad también varió entre poblaciones, sólo hubo dos poblaciones donde el número de estructuras reproductivas por individuo reproductivo fue menor a uno y tres poblaciones que sobrepasaron las dos estructuras por individuo reproductivo. Las estructuras de tamaños de todas las poblaciones fueron semejantes, con predominio de los individuos de categorías medianas, hubo pocos individuos de las categorías chicas y grandes. Sólo en las localidades 3 y 10 se encontraron individuos menores a 0.2 centímetros (Fig. 5), en todas las demás localidades no hubo individuos de dicho tamaño y sólo las localidades 1, 2 y 5 presentaron individuos con tamaño mayor a 0.9 centímetros.

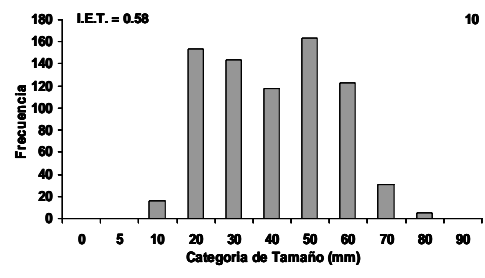
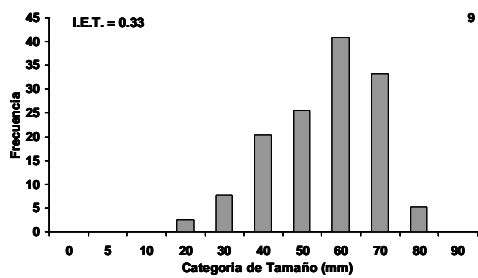
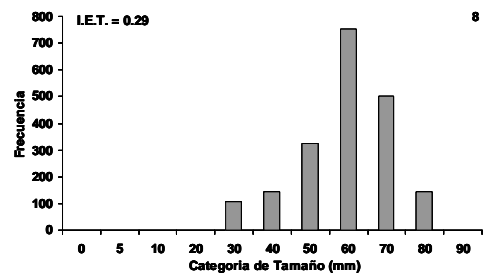
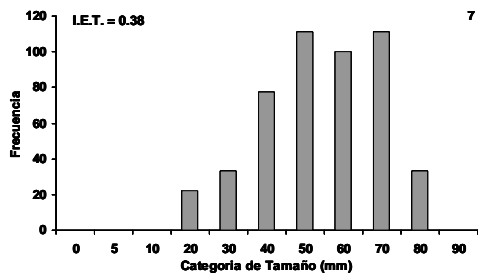
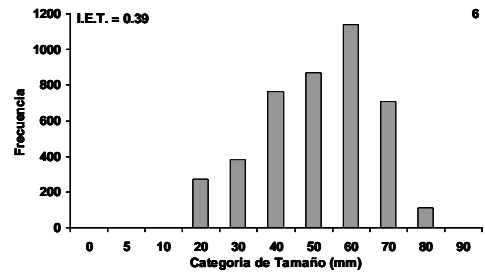
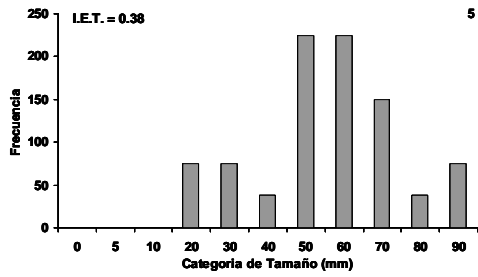
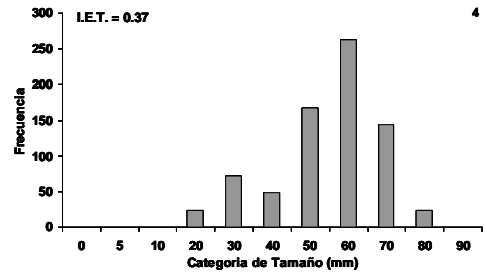
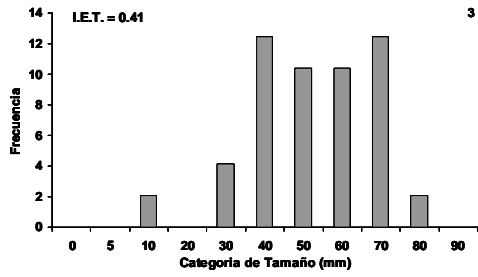
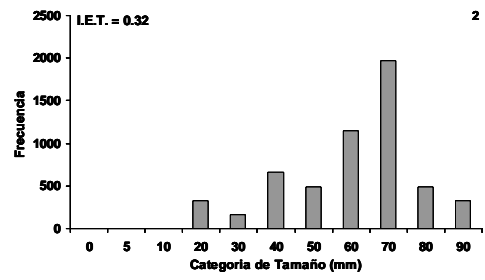
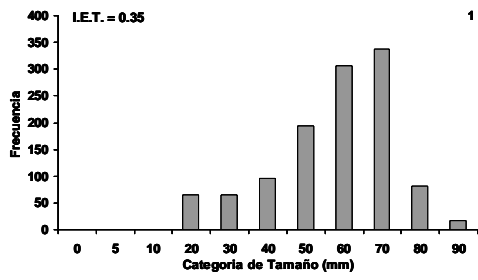


Figura. 5: Estructura de Tamaños e Índice de Estructura de Tamaños (I.E.T.) por localidad. Las localidades están numeradas de menor a mayor I. D (número en la esquina superior derecha)

El índice de estructura de tamaños fue similar en todas las poblaciones. La localidad 10 presentó un valor de 0.584 siendo éste el más alto y la localidad 8 presentó el valor más bajo de 0.291, las demás localidades oscilaron entre valores que van de 0.326 a 0.414 (Fig. 5).

#### 4.4 Nodricismo

La distribución de *C. werdermannii* difirió de la esperada al azar ( $\chi^2 = 77.073$ ,  $p < 0.0001$ ). La prueba de *Z* realizada para saber cuál es la preferencia de establecimiento resultó significativa tanto para nodricismo biótico ( $z = -6.45$ ,  $p < 0.0001$ ) como para cielo descubierto ( $z = 5.58$ ,  $p < 0.0001$ ). Como lo muestra el signo positivo en cielo descubierto y el negativo en nodricismo biótico, la preferencia es por el establecimiento sin nodriza. En cuanto al nodricismo abiótico no resultó ser significativo, por lo que las rocas no influyen sobre la distribución de *C. werdermannii*.

En el análisis de regresión entre el nodricismo biótico, abiótico o cielo descubierto (sin nodriza) y el disturbio antropogénico crónico no se obtuvieron resultados significativos para ninguna de sus combinaciones.

#### 4.5 Atributos Poblacionales e Intensidad de Disturbio Antropogénico Crónico

Tanto el índice de fecundidad como la densidad poblacional tuvieron variaciones significativas conforme aumento el disturbio, no siendo así para el índice de estructura de tamaños, el cual no presentó variaciones significativas (Cuadro 2).

Cuadro 2: Resultados de las regresiones significativas realizadas entre los atributos poblacionales y el índice de disturbio total o los componentes del disturbio. No se muestran los factores que no tuvieron efectos significativos. Las regresiones para disturbio total y para los agentes individuales de disturbio se hicieron por separado.

Atributo poblacional	Fuente	S. C.	g. l.	C. M.	F	P	R <sup>2</sup>
Fecundidad	Disturbio total	1.73	1, 8	1.730802	9.794294	<b>0.01402</b>	<b>0.5504</b>
	Ganado	1.76	2, 7	0.880834	4.458769	<b>0.05579</b>	<b>0.5602</b>
	Act. Hum.	1.76	2, 7	0.880834	4.458769	<b>0.02562</b>	<b>0.5602</b>
	Gana.×Act. Hum.	1.76	2, 7	0.880834	4.458769	<b>0.00033</b>	<b>0.5602</b>
Densidad Poblacional	Disturbio total	445728.5	1, 8	445728.5	7.082051	<b>0.02875</b>	<b>0.6852</b>
	(Ganadería) <sup>2</sup>	808647.6	1, 8	808647.6	46.01681	<b>0.00014</b>	<b>0.8518</b>
Estructura de Tamaños	(Ganadería) <sup>2</sup>	0.032	1, 8	0.032171	10.64362	<b>0.0114</b>	<b>0.5708</b>

El índice de fecundidad tuvo una disminución significativa conforme aumentaron las actividades humanas y ganaderas (Cuadro 2), de manera que las plantas que crecen en lugares perturbados por actividades humanas y ganaderas producen menos estructuras reproductivas (Fig. 7).



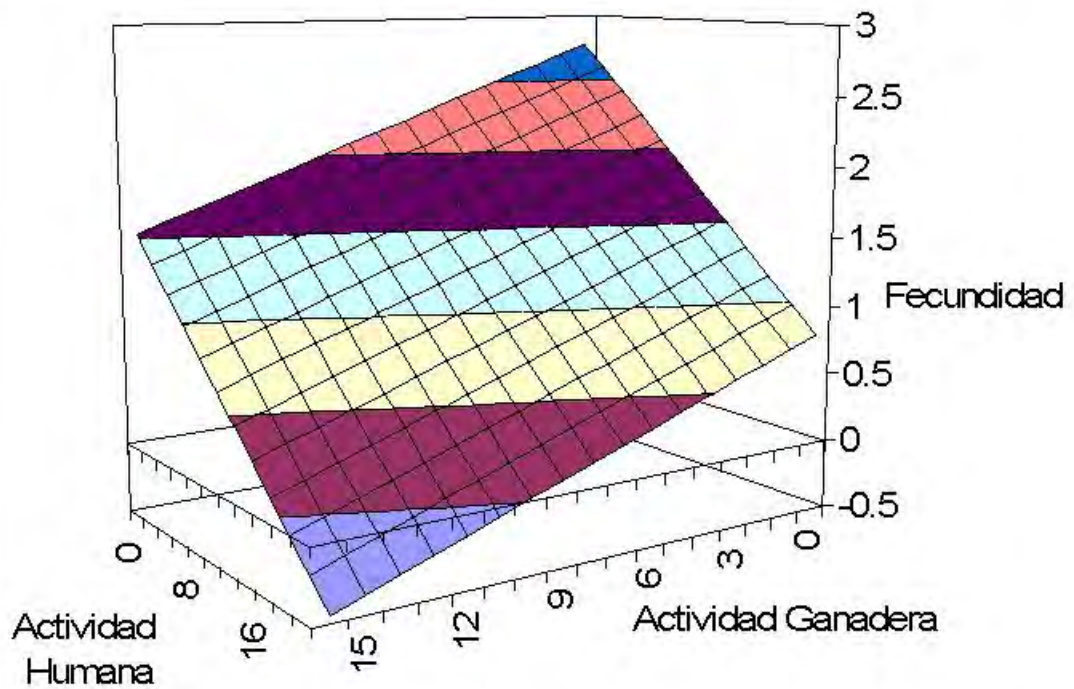


Figura 7: Regresión entre el índice de fecundidad y las actividades humanas y ganaderas.

El índice de estructura de tamaños presentó cambios significativos (Cuadro 2) conforme aumentan las actividades ganaderas (Fig. 8), ya que hay más individuos pequeños en las poblaciones conforme aumenta la actividad ganadera.

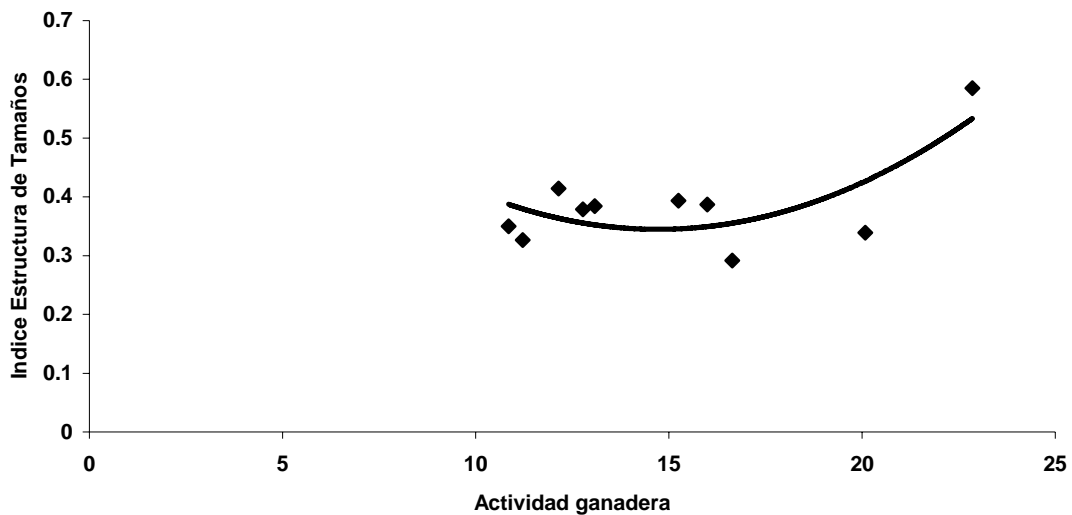


Figura 8: Regresión entre el índice de estructura de tamaños y las actividades ganaderas.



La densidad poblacional cambió significativamente con las actividades (Cuadro 2) ya que las poblaciones de *C. werdermannii* presentan una mayor densidad poblacional conforme aumentan las actividades ganaderas (Fig. 9).

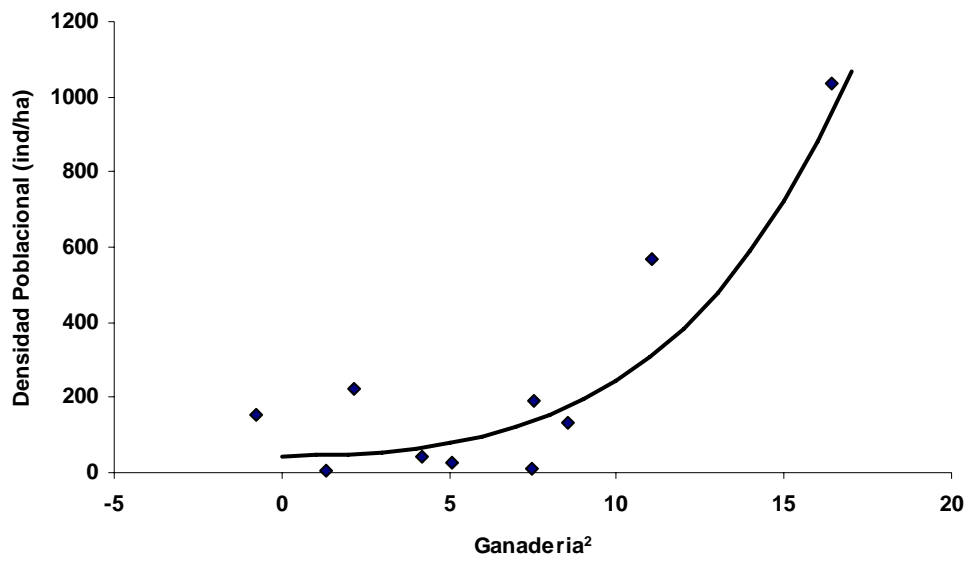


Figura 9: Regresión entre la densidad poblacional y las actividades ganaderas.

## Discusión.

Las poblaciones de *Coryphantha werdermannii* se distribuyen en áreas con características similares entre sí, típicamente abanicos aluviales, cimas de lomas, entre los 800 y 1400 m s. n. m.; encontramos que es más abundante de lo que se tenía pensado ya que fue relativamente fácil encontrar más poblaciones. La distribución de la especie incluye varias sierras alrededor del valle de Cuatro Ciénegas en las cuales también se realizan diversas actividades ganaderas, de extracción de recursos no maderables y de desarrollo de asentamientos humanos como rancherías y trazo de caminos.

Se ha reportado que muchas especies de cactáceas mantienen asociaciones positivas con plantas nodrizas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Flores *et al.*, 2003; Tewksbury y Lloyd, 2001; Mandujano *et al.*, 2002; Mandujano *et al.*, 1998) o con rocas (Peters *et al.*, 2008; Nobel *et al.*, 1992). Dichas asociaciones permiten a las semillas encontrar ambientes más favorables para su crecimiento (Flores y Jurado, 2003; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Withgott, 2000; Valiente-Banuet *et al.*, 1991). Sin embargo, *C. werdermannii* no parece requerir ninguna clase de nodricismo (biótico y abiótico) y prefiere principalmente zonas totalmente descubiertas, aunque sí se ha observado que se recluta entre guijarros (Portilla-Alonso, 2007), factor que no fue analizado formalmente en este estudio.

También se ha visto que el disturbio afecta de manera importante el establecimiento de nuevos individuos en las poblaciones de plantas suculentas debido a la modificación de microambientes propicios para la germinación (Valverde *et al.*, 2004; Martorell, 2007). Sin embargo, en el caso de las poblaciones de *C. werdermannii* no se encontró relación entre el disturbio y el establecimiento preferencial de las plantas en algún micro ambiente. Cabe señalar que en las zonas con mayor disturbio se ha observado una mayor abundancia de guijarros a los que se asocian las plántulas.

Se encontró que todas las poblaciones están sometidas a disturbio antropogénico crónico. Si consideramos que el índice de disturbio puede tomar valores de 0 a 100 puntos, dónde cero es un lugar intacto por el hombre y 100, uno totalmente destruido, entonces, siendo 2.85 el valor más alto encontrado del índice de disturbio, esta especie está sometida a disturbio antropogénico crónico de intensidad relativamente baja. En consecuencia, la degradación ambiental resultante del disturbio es el agente con menor presencia en las zonas donde se establece *C. werdermannii*. Son las actividades humanas y ganaderas las que conforman los más fuertes componentes del disturbio antropogénico crónico en la zona.

En general la actividad ganadera de la zona es extensiva, con grupos de cabezas de ganado que pastorean libremente a lo largo de grandes extensiones de tierra. Las actividades humanas principalmente se deben al trazo de caminos entre la vegetación del desierto o a la actividad de colecta de recursos no maderables como la Candelilla (*Euphorbia antisyphilitica*). Ésta es una de las actividades productivas más importantes de la zona. Coahuila es el estado de

la República líder en la producción de cera, y México es el principal y casi único productor a nivel mundial (CONAFOR, 2005).

Se encontraron variaciones significativas en los atributos poblacionales de todas las poblaciones relacionadas con el aumento en la intensidad del disturbio antropogénico crónico, por lo que es observable un patrón de respuesta en las poblaciones de *C. werdermannii*.

El índice de fecundidad en promedio es de 1.58 estructuras reproductivas por individuo reproductivo, teniendo una variación que oscila entre 0.85 a 2.36 estructuras reproductivas. Está reportado que en cactáceas la cantidad de frutos y flores producidas por cada individuo se incrementa conforme aumenta el diámetro de la planta (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Shamalzel *et al.*, 1995; Jiménez-Sierra *et al.* 2007). Portilla-Alonso (2007) encontró que los individuos de *C. werdermannii* también tienen una mayor producción de estructuras reproductivas conforme más grande es su diámetro, así como que las poblaciones de la especie que están expuestas a bajas intensidades de disturbio presentan una mayor producción de estructuras reproductivas que las que habitan en zonas con mayor disturbio. En este estudio encontramos que hay una menor proporción de individuos grandes conforme aumenta la ganadería. Si esto implicara que los adultos son en promedio más pequeños en los sitios perturbados, se explicaría por qué en las poblaciones sometidas a mayores intensidades de actividades humanas y ganaderas hay una menor fecundidad. La disminución en la producción de estructuras reproductivas también puede deberse a que el ganado consume la parte apical de los individuos donde se producen las estructuras reproductivas en esta especie (Portilla-Alonso 2007). En consecuencia, la ganadería y las actividades humanas afectan de manera directa a los individuos grandes, lo que tiene un efecto en la fecundidad de las poblaciones.

En general la estructura de tamaños en las poblaciones de *C. werdermannii* presenta altas proporciones de individuos de categorías medias y bajas proporciones para categorías chicas y grandes. Observando el general de las estructuras de tamaños de las poblaciones podemos ver que todas se asemejan al tipo IV descrito por Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla (1995), la cual es una estructura típica de poblaciones de cactáceas (Godínez- Álvarez *et al.*, 2003; Mandujano *et al.*, 2007) . Este patrón parece deberse a que hay limitantes ambientales para el establecimiento.

Los valores del índice de estructura de tamaños concuerdan con las distribuciones de estructura de tamaños. En el caso de la localidad 10, el alto valor obtenido en el índice de estructura de tamaños puede deberse a la gran cantidad de individuos de categorías pequeñas, y en el caso del bajo valor de la localidad 8, puede atribuirse a la falta de esta categoría y/o a la abundancia de individuos de categorías grandes.

En los análisis que contrastan el índice de estructura de tamaños obtenido para cada población con los agentes de disturbio que conforman el índice de disturbio antropogénico crónico, concluyo que hay diferencias en la estructura de tamaños de las poblaciones conforme

incrementa la actividad ganadera. Se ha observado un mayor reclutamiento en las poblaciones más perturbadas y se asocia con una menor proporción de individuos grandes conforme aumenta el disturbio y/o con altas tasas de mortalidad en individuos de tallas mayores debido a una mayor susceptibilidad de éstos al disturbio antropogénico crónico.

Lo anterior concuerda con lo encontrado por Portilla-Alonso (2007) para *C. werdermannii*, donde en zonas con mayor intensidad de disturbio los individuos de tallas mayores tienen menores probabilidades de supervivencia. Cabe señalar, sin embargo, que la relación encontrada entre el índice de estructura de tamaños y las actividades ganaderas puede ser resultado únicamente de las características de la localidad número 10. Si esta localidad no se incluyera en el análisis probablemente la relación entre el cambio en la estructura de tamaños de las poblaciones y el incremento en la intensidad del disturbio antropogénico crónico no sería significativa.

Las poblaciones incrementan su densidad conforme aumenta la intensidad del disturbio, lo que sugiere que las poblaciones que se encuentran en sitios perturbados tienen la posibilidad de crecer. Esto concuerda con los resultados de Portilla-Alonso (2007), quien, usando los datos demográficos observados para esta especie, observó un ligero crecimiento poblacional aún en las zonas sometidas a mayores intensidades de disturbio. Este comportamiento parece ser relativamente común en las cactáceas globosas. En un estudio con nueve especies del género *Mammillaria* se encontró que seis presentaron una mayor densidad en sitios con disturbio intermedio o alto (Martorell y Peters, en prensa), así como en poblaciones de *Echinocatur platyacanthus* que presentan altas densidades en sitios perturbados (Jiménez-Sierra *et al.* 2007).

Aunque las poblaciones de *Coryphantha werdermannii* se encuentran en zonas donde el disturbio antropogénico crónico es de relativamente baja intensidad, ya se observan ciertos niveles de perturbación en las poblaciones y en caso de que aumente la intensidad del disturbio, probablemente las poblaciones se verían mayormente afectadas. Sin embargo, el impacto del disturbio antropogénico crónico sobre la especie no parece capaz de llevarla a una situación de riesgo de manera acelerada. Los atributos poblacionales de *C. werdermannii* como respuesta al disturbio antropogénico crónico no varían fuertemente, por lo que no necesariamente podría estar en riesgo la persistencia de la especie.

Aunque la fecundidad se ve reducida por el incremento en la intensidad del disturbio y se conoce que en algunas especies la fecundidad en poblaciones de cactáceas incrementa conforme aumenta el tamaño de los individuos (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Portilla-Alonso, 2007; Shamalzel *et al.*, 1995; Jiménez-Sierra *et al.* 2007). En las poblaciones de *C. werdermannii* son justo los individuos grandes los que se ven mayormente afectados por el incremento en las actividades ganaderas y conforme aumenta la intensidad de las actividades humanas y ganaderas la fecundidad se ve reducida. Sin embargo, son las poblaciones que están sometidas a mayores intensidades de disturbio antropogénico crónico las que muestran un

incremento en la densidad y mayores proporciones de individuos pequeños, los cuales están incluso ausentes de las poblaciones más conservadas. Así, la reducción en la producción de estructuras reproductivas no parece tener un impacto en el reclutamiento. Es posible que el incremento en la germinación en sitios perturbados (Portilla-Alonso, 2007) compense la reducción en la producción de semillas. Las mayores densidades y proporciones de individuos pequeños observadas pueden ser un efecto indirecto de la ganadería, ya que *C. werdermannii*, al preferir para su establecimiento sitios desprovistos de vegetación, podría beneficiarse de la remoción del estrato arbustivo causada por el ganado.

Es sabido que en especial las especies con poblaciones pequeñas tienen menores probabilidades de sobrevivir ante eventuales cambios en las condiciones del ambiente (Lande, 1993). Las poblaciones pequeñas también pueden presentar modificaciones en la dinámica poblacional que las orille a procesos como estocasticidad demográfica (Caswell, H. 2001; Lande, 1993), efectos genéticos (Picó y Quintana-Ascencio, 2005; Morgan, 1999) y en el peor de los casos, un vórtice de extinción (Primack y Ros, 2002), procesos característicos de especies raras con bajas densidades poblacionales.

Sin embargo, aunque *C. werdermannii* es una especie endémica, rara y de poblaciones pequeñas, que parece responder a cambios en el entorno de manera en que se ve poco afectada por el disturbio antropogénico crónico actual, probablemente si el aumento del disturbio continuara, la especie podría presentar procesos demográficos como los antes mencionados. Una probable medida para evitar procesos demográficos que perjudiquen a la especie podría ser que los individuos grandes fuesen prioritarios en los planes de protección y conservación de la especie, para así procurar que la fecundidad no disminuya ante las actividades humanas y ganaderas.

*Coryphantha werdermannii*, que está dentro de la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2005) de protección de la flora y fauna bajo el estatus de amenazada, y bajo el de en peligro de extinción a nivel internacional por el Apéndice I de CITES, podría ser una especie no tan vulnerable al disturbio antropogénico crónico como se pensaba.

Es claro que falta un mayor número de estudios sobre la dinámica poblacional y ecología de *Coryphantha werdermannii* con lo cual se podría examinar de mejor manera el estatus de protección bajo el cual esta catalogada y evaluar un posible cambio en este. Observando los resultados en este estudio y los obtenidos por Portilla-Alonso (2007) es factible un cambio en el estatus actual de *amenazada* a *vulnerable*. Aunque el crecimiento, la permanencia y la fecundidad de los individuos se ven mermados por el disturbio y que las poblaciones presentan alteraciones en los atributos poblacionales analizados, se puede ver que el crecimiento poblacional se mantiene estable con las intensidades actuales de disturbio (Portilla-Alonso, 2007).

## 1. Conclusiones

1. Hay cambios significativos en los atributos poblacionales de *Coryphantha werdermannii* conforme aumenta el disturbio. La fecundidad decrece ante el aumento de las actividades humanas y ganaderas, hay mayores densidades poblacionales con el incremento de la ganadería, mismo factor de disturbio al que es sensible la estructura de tamaños de las poblaciones. Por lo que sí se pudo establecer que hay un patrón de respuesta de la especie al disturbio.
2. La especie parece ser más abundante de lo que se pensaba, aunque mantiene un carácter de distribución restringido y muy disperso, se ha visto que las poblaciones pueden ser más de las encontradas en este estudio (Rosa Maricel Portilla-Alonso, comunicación personal).
3. El establecimiento de los individuos parece no estar asociado con agentes nodriza, de manera que los individuos de *Coryphantha werdermannii* se establecen en mayor medida a cielo descubierto o cerca de guijarros, lo cual a su vez, puede ser beneficiado por la remoción de vegetación producto de la actividad ganadera.
4. El cambio en la estructura de tamaños podría explicarse por dos efectos del ganado sobre las poblaciones de *Coryphantha werdermannii*: primero, hay una menor abundancia de individuos mayores en las poblaciones debido a una mayor susceptibilidad de éstos a ser comidos por el ganado, y segundo, hay una mayor proporción de individuos pequeños lo que puede ser resultado de la remoción de la vegetación hecha por el ganado, el cual que puede funcionar como un generador de sitios a cielo descubierto, de manera que los nuevos individuos se vean beneficiados debido que hay más lugares propicios para su establecimiento.
5. *Coryphantha werdermannii* es una especie vulnerable al disturbio antropogénico crónico aun cuando éste se encuentre en bajas intensidades. Sin embargo, actualmente podría no estar en peligro de extinción por lo que se debería hacer una evaluación del estatus de protección en el que se encuentra la especie. En miras de un plan de manejo, es importante la protección a los individuos grandes de las poblaciones ya que son los más vulnerables a las actividades humanas y ganaderas.

## 8. Apéndices

### 8.1 Apéndice I

#### Índice de Disturbio

Los indicadores de disturbio fueron relacionados mediante la siguiente ecuación, que fue establecida previamente por Martorell y Peters (no publicado). Los valores obtenidos en cada uno de los indicadores (Cuadro 1) fueron sustituidos en la siguiente fórmula:

$$ID = 3.14CABR - 1.37GANA + 27.62RAMO + 49.20CAGA - 1.03COMP + 41.01MACH + 0.12CCHU + 24.17POBL + 8.98ADYA + 26.94EROS + 26.97TOM + 0.2$$

Los coeficientes de cada variable en dicha ecuación se obtuvieron mediante un análisis de componentes principales, estandarizándolos para que el Índice de Disturbio (ÍD) tome valores que van de 0 a 100, donde 0 representa una zona prístina y 100 una zona totalmente destruida.

#### Indicadores de disturbio según su fuente u origen.

##### Grupo 1: Presencia de ganado

##### 1) Frecuencia de excretas de cabra u oveja (CABR).

Se registró la presencia o ausencia de excretas de ganado caprino u bovino en los 10 cuadros de 1 m<sup>2</sup> ubicados aleatoriamente a lo largo de los transectos. El índice *CABR* se obtiene mediante el cociente del número de cuadros con presencia de excretas entre el número total de cuadros revisados.

##### 2) Frecuencia de excretas de ganado mayor (GANA).

Se registró la presencia o ausencia de excretas de ganado mayor en los 10 cuadros de 1 m<sup>2</sup> ubicados aleatoriamente a lo largo de los transectos. El índice *GANA* se obtiene mediante el cociente del número de cuadros con presencia de excretas entre, el número total de cuadros revisados.

##### 3) Fracción de plantas ramoneadas (RAMO).

Lo que se buscó es evidencia de ramoneo en todas las plantas perennes (ya sean arbustos, árboles, cactus, etc.) que estén a lo largo de la franja de 50 m<sup>2</sup> marcada por el transecto, es importante que las plantas agavaceas o herbáceas no fueron registradas. El índice *RAMO* se obtiene dividiendo el número de plantas con presencia de ramoneo entre el total de plantas revisadas a lo largo de la franja. En caso de que el ganado hubiese eliminado en su totalidad la vegetación, el valor del índice es igual a 1.

#### **4) Caminos ganaderos (CAGA).**

Se registra a lo largo del transecto vertical. Se contaron el número de caminos de ganado que cruzaban el transecto. No se contabilizaron los caminos que también fueran usados por humanos ni los que tuviesen menos de 5 metros de largo. Si un par de caminos se unen en otra parte se contaron los dos y no se tomaron como uno. El índice *CAGA* se obtiene por el número de veces que el transecto cruza un camino de ganado dividido por la longitud del transecto.

#### **5) Compactación del suelo por ganado (COMP).**

Sólo se registra a lo largo del transecto vertical. A partir del centro del transecto se buscó el camino ganadero más cercano, en el sitio donde se cruzan el camino y el transecto se enterró un tubo de aluminio de 10 cm de diámetro, cuidando penetrarse bien el suelo de manera que no quedaran orificios. Se vertieron 250 ml de agua y se contó el tiempo que tardó en infiltrarse por completo. Después en un lugar cercano donde no hubiese pisoteo por ganado se repitió el procedimiento y se registró el tiempo de infiltración. Lo anterior se realizó solamente en caminos ganaderos, excluyendo los caminos usados por humanos. Para obtener el índice *COMP* se divide el tiempo resultante de la infiltración del agua en el camino ganadero entre el tiempo registrado para el suelo intacto. En dado caso de que no se presentasen caminos ganaderos a lo largo del transecto o, de igual manera, si el índice obtenido fuese menor a 1, entonces el valor del índice será igual a 1.

### **Grupo 2: Actividades humanas**

#### **6) Fracción de plantas macheteadas (MACH).**

Lo que se buscó es evidencia de actividad de macheteo como evidencia de extracción de recursos, se registró el número de plantas perennes (arbustos, árboles, cactus, etc.) que estén a lo largo de una franja de 50 m<sup>2</sup> marcada por el transecto, plantas de tipo agaves o herbáceas no fueron registradas. El índice *MACH* se obtiene dividiendo el número de plantas con presencia de macheteo entre el total de plantas revisadas a lo largo de la franja.

#### **7) Cobertura de caminos humanos (CCHU).**

Sólo se registró a lo largo del transecto vertical. Se midió el ancho de la zona que era interceptada en el transecto por caminos utilizados por la gente, aquí no importa si también los utiliza el ganado. Si a lo largo del transecto se presenta más de un camino, la medida de sus anchos se suma y debe cuidarse el tomar en cuenta la dirección del transecto a la hora de



tomar el ancho del camino. El índice *CCHU* se obtiene mediante el cociente de la longitud de la intercepción del o los caminos entre la longitud del transecto.

#### **8) Cercanía a poblaciones (POBL).**

Se registró la distancia en kilómetros entre el centro de la zona de estudio y el borde de la población más cercana. Para obtener el índice *POBL* se dividió uno entre la distancia resultante. Si la distancia entre el centro del sitio y el borde de la población es menor a un kilómetro entonces el valor del índice será igual a 1.

#### **9) Adyacencia a núcleos de actividad (ADYA).**

Es la cercanía de uno de los transectos con centros o núcleos de actividad humana. Un transecto es adyacente a estos sitios si se encuentra a menos de 200 metros, es importante que no se tomaran dos núcleos para un mismo transecto ni dos transectos para un mismo núcleo de actividad. El índice *ADYA* se deriva de la división de el número de transectos adyacentes entre el número total de transectos.

### **Grupo 3: Deterioro del hábitat.**

#### **10) Erosión (EROS).**

Sobre el transecto se seleccionaron veinte puntos al azar donde se registró si había erosión del suelo resultado del arrastre de material por el paso de agua, como por ejemplo cárcavas, si hay afloramiento de la roca madre o caminos donde el tránsito ha formado un surco. El índice *EROS* se obtiene dividiendo el número de puntos donde se registre erosión entre el número de puntos revisados.

#### **11) Superficie totalmente modificada (STOM).**

Se registra la longitud del transecto que intercepta con las zonas totalmente modificadas como es el caso del interior de casas, carreteras asfaltadas, milpas, tiraderos de basura, canales de agua, canchas o cárcavas desnudas. El *STOM* se calcula dividiendo la longitud de la intercepción entre la longitud total del transecto. En el caso de que fuesen más de una las intercepciones, éstas se suman.

## 8.2 Apéndice II

### Índice de Estructura de Tamaños

El índice de estructura de tamaños (IET) es el área bajo la curva del polígono formado por la distribución de frecuencias acumuladas de los diámetros observados para cada población.

Dicho polígono se encuentra inserto en un plano unitario que mide  $1 \times 1$  de manera que el índice toma valores entre 0 y 1. El área bajo la curva expresa la forma de acumulación de los diámetros de los individuos de las poblaciones, de tal manera que una curva con forma cóncava (Curva A, Fig. 10) muestra una lenta acumulación de los diámetros, por lo que gran parte de dicha acumulación se da por una mayor proporción de diámetros grandes, el área de dicha curva será siempre menor a 0.5; en cambio una curva convexa (Curva B, Fig. 10) expresa un rápido acumulamiento de los diámetros causado por una mayor proporción de diámetros pequeños y cuya área siempre será mayor a 0.5. Si el área bajo la curva tuviese un valor de 0.5 indicaría que en la población hay iguales proporciones en todos los diámetros.

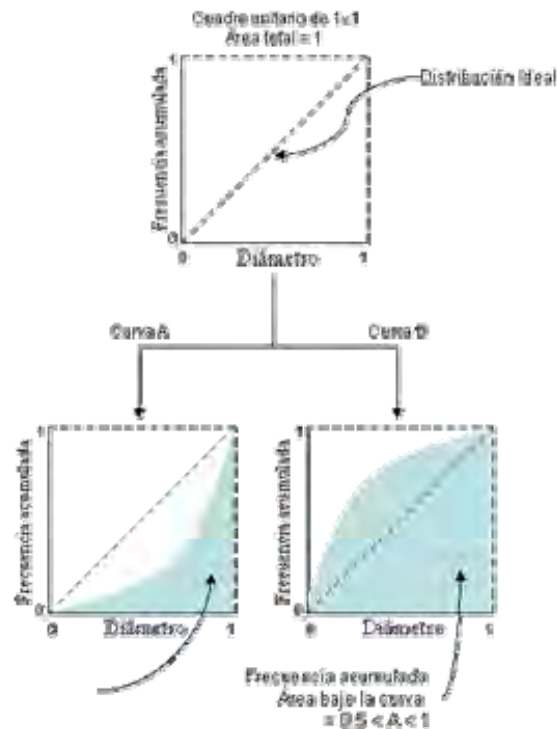


Figura 10: Diagrama de los tipos de curvas correspondientes a distintos tipos de estructuras de edades.

El I. E. T. se obtiene mediante la sumatoria total de las áreas de rectángulo del histograma de frecuencias acumuladas más el área de los triángulos formados entre el histograma y su curva. Donde el primer término de la ecuación corresponde al área del

rectángulo proveniente del histograma de frecuencias acumuladas de los diámetros, siendo el segundo término de la ecuación el área del triángulo formado entre el rectángulo del histograma y la curva (Fig. 11)

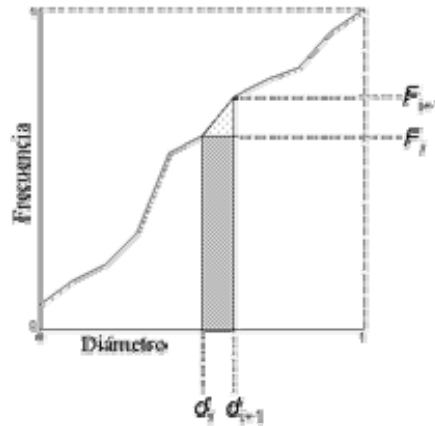


Figura 11: Diagrama esquemático de los polígonos componentes de la ecuación para obtener el índice de estructura de tamaños.

Se hizo una transformación de los diámetros de los individuos para estandarizarlos y hacer que su distribución vaya de 0 a 1 de la siguiente manera:

$$d'_i = \frac{d_i - d_m}{d_M - d_m}$$

Donde  $d_i$  es el diámetro de la  $i$ -ésima planta en orden creciente de diámetros,  $d_m$  es el diámetro mínimo observado (1 cm) en la población,  $d_M$  es el diámetro máximo observado en la población, el cual con el fin de hacer comparables las poblaciones se acotó a 72 mm ya que éste fue el menor diámetro mayor de todas las poblaciones,  $F_i$  es la frecuencia acumulada de los diámetros y  $N$  es el número total de individuos de la población.

El área bajo la curva (IET) se obtiene de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} A &= (d_{i+1} - d_i)F_i + \frac{(d_{i+1} - d_i)(F_{i+1} - F_i)}{2} \\ &= (d_{i+1} - d_i)F_i \frac{(F_{i+1} - F_i)}{2} \\ &= (d_{i+1} - d_i) \frac{2F_i + F_{i+1} - F_i}{2} \\ &= (d_{i+1} - d_i) \frac{F_{i+1} + F_i}{2} \\ I.E.T. &= \sum_{i=1}^{N-1} (d_{i+1} - d_i) \frac{F_{i+1} + F_i}{2} \end{aligned}$$

### 8.3 Apéndice III

**Cuadro A:** Índice de disturbio antropogénico crónico. Se muestran los valores obtenidos del índice de disturbio por localidad. I.D: es el valor total del índice de disturbio antropogénico crónico de cada localidad. GAN, HUM y DEG son los valores puntuales de las actividades ganaderas (GAN), actividades humanas (HUM) y degradación del hábitat (DEG) en el valor total del índice de disturbio. Las últimas tres columnas corresponden al valor porcentual de GAN, HUM y DEG dentro del índice de disturbio total.

Localidad	I.D.	GAN	HUM	DEG	% GAN	% HUM	% DEG
1	10.8504	5.102	5.749	0.000	47.02%	52.98%	0.00%
2	11.2130	8.530	2.683	0.000	76.07%	23.93%	0.00%
3	12.1456	2.174	9.972	0.000	17.90%	82.10%	0.00%
4	12.7772	7.473	4.297	1.007	58%	34%	8%
5	13.0793	1.334	3.215	8.531	10.20%	24.58%	65.23%
6	15.2511	11.070	4.181	0.000	72.58%	27.42%	0.00%
7	15.9905	4.186	11.131	0.674	26.18%	69.61%	4.21%
8	16.6397	7.529	9.110	0.000	45.25%	54.75%	0.00%
9	20.0861	-0.773	20.859	0.000	0.00%	100.00%	0.00%
10	22.8572	16.427	6.430	0.000	72%	28%	0%

**Cuadro B:** Atributos poblacionales. Se muestran los valores obtenidos de los distintos atributos poblacionales por población. **Áp:** es el área del polígono de cada población. **N.I.:** es el número de individuos observados en la población. **N.T.:** es el número total de individuos obtenidos del número de individuos observados en el censo del polígono y los transectos extrapolados al área del polígono de cada población. **N.E.R.:** es el número de estructuras reproductivas de cada población. **N.I.R.:** es el número de individuos reproductivos observados en cada población. **I.Fec.:** es el índice de fecundidad de cada población, éste fue obtenido dividiendo **N.E.R.** entre **N.I.R.** de cada población. **I.E.T.:** es el valor del índice de estructura de tamaño para cada población, el método para obtenerlo se detalla en el Apéndice II. **D.P.:** es la densidad poblacional obtenida para cada localidad.

Localidad	Áp (m <sup>2</sup> )	N.I.	N.T.	N.E.R.	N.I.R.	I.Fec.	I. E. T.	D.P. (ind/ha)
1	23422	72	1158.02	95	49	1.939	0.35002407	27.755
2	48740	34	5564.48	52	22	2.364	0.326560937	133.334
3	1031	26	53.93	20	15	1.333	0.414081886	223.133
4	26805	31	741.8	41	18	2.278	0.379032258	10.075
5	32930	25	899.13	41	20	2.050	0.384236453	6.379
6	15806	78	4241.27	42	38	1.105	0.393375681	566.672
7	8982	44	488.1	71	36	1.972	0.387096774	43.426
8	91875	55	1973.61	43	46	0.935	0.291456494	192.593
9	3234	53	135.24	37	36	1.028	0.338888889	151.536
10	3366	147	751.74	51	60	0.850	0.584699454	1033.512

## 7 Referencias

- Anderson, S.** 1994. Area and Endemism. *The Quarterly Review of Biology*. 69:451-471.
- Arias, S.** 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Vol. Esp. 44:109–115.
- Arias, S., U. Guzmán, M. C. Mandujano, M. Soto Galván y J. Golubov.** 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. I. Una comparación entre ñps ñistados NOM-059-ECOL.2001 (México), La lista Roja (UICN) y CITES. *Cactáceas y suculentas Mexicanas*. 50(4): 100-125.
- Barbour, M. G., J. H. Bruk, W. D. Pitts, F. S. William, & M. W. Schuartz.** 1999. *Terrestrial plant Ecology*. Tercera edición, Benjamín Cummings, California, E.U.A.
- Barral, H. y L. Hernández.** 2001. Los ecosistemas pastoreados desérticos y sus diversas formas de aprovechamiento: análisis de tres casos, pp. 85-97 en Lucina Hernández Comp., *Historia ambiental de la ganadería en México*, Intitut de Recherche pour le Développement e Instituto de Ecología, México, D.F.
- Bazzaz, F. A.** 1983, Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems, pp. 259-275 in Mooney, H. A. and M. Godron, eds., *Disturbance and Ecosystems*, Springer-Verlag, Berlin, West Germany.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend.** 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Science. E.U.A.
- Boughey, Arthur S.** 1968. *Ecology of Populations*. The Macmillan Company. E.U.A. 135 pp.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada.** 1978. *Las Cactáceas de México. Vol 1.*, UNAM, México. D.F.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada.** 1991. *Las Cactáceas de México. Vol 3.*, UNAM, México. D.F.
- Caswell, H.** 2001. *Matrix population models*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland Massachussets.

- Challenger, A.** 1998. *Utilización y Conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro.* CONABIO, UNAM y Agrupación Sierra Madre, S.C. México.
- Clark, J. S. & J. Yuan.** 1995. Fecundity and Dispersal in plant populations: Implications for Structure and Diversity. *The American Naturalist*. 146:72-111.
- Clark, J. S.** 1991. Disturbance and Population Structure on the Shifting Mosaic Landscape. *Ecology*. 72:1119-1137.
- Cody, M. L.** 1993. Do Cholla Cacti *Opuntia spp.*, Subgenus *Cylindropuntia* use or need nurse plants in the Mojave Desert?. *Journal of Arid Environments*. 24:139-154.
- CONAFOR,** 2005. Candelilla, la pequeña vela del desierto. En: *Nuestros Árboles*, Revista electrónica de la Comisión Nacional Forestal. Número 19.
- Condit, R., R. Sukumar, S. P. Hubbell & R. B. Foster.** 1998. Predicting population trends from size distributions: A direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist*. 152:495-509.
- Crawley, M.** 1997. *Plant ecology*, segunda edición, Blackwell Science, UK.
- De Villiers, A. J., M. W. Van Rooyen & G. K. Theron.** 2001. The role of facilitation in seedling recruitment and survival patterns, in the Strandveld Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments*. 49:809-821.
- Drezner, T. D.** 2006. Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments*. 65:46-61.
- Esparza-Olguín, L.** 2004. ¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales? Un enfoque genético – demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 75:17-32
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde & M. Mandujano.** 2005. Comparative Demographic análisis of three *Neubuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47:299-345.
- Fiedler, P. L.** 2001. Rarity in Vascular Plants. *Inventory of rare and Endangered Plants*. California Native Plant Society, 6<sup>th</sup> Edition, California.

- Flores, J. & E. Jurado.** 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments?. *Journal of Vegetation Science*. 14:911-916.
- Flores-Villela, O. y P. Gerez.** 1994. Biodiversidad y conservación en México: Vertebrados, vegetación y uso de suelo. Conabio y UNAM, México
- Freedman, B.** 1995. *Environmental ecology: The ecological effects of pollution, disturbance and others stresses*. Academic Press.
- García, E.** 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Ed. Enriqueta García, México D.F.
- Gaston, K. J.** 1994. *Rarity*. Chapman and Hall. London.
- Glass, C.** 1998. *Guía para la identificación de Cactáceas amenazadas de México*. VOL.1. Conabio-Cante. México.
- Godínez-Álvarez H., T. Vaverde & P. Ortega-Baes.** 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 96:173-203.
- Gunton, R. M. & W. E. Kunin.** 2007. Density effects at multiple scale in an experimental plant population. *Journal of Ecology*. 95:435-445.
- Gurevitch, J., S. M. Sheiner & G. A. Fox.** 2002. *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates Inc. E.U.A. 523 pp.
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila.** 2003. *Catálogo de Cactáceas mexicanas*. UNAM – CONABIO. México, D.F.
- Harper, J. L.** 1981. The meanings of rarity. en: Hugh Synge (Ed.) *The biological aspects of Rare Plant Conservation*. pp 189-204. John Wiley & Sons. E.U.A.
- Hernández, H. y H. Godínez.** 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*. 26: 33–52.
- INEGI,** 2002. Cuaderno estadístico municipal de Cuatro Ciénegas de Carranza, Coahuila de Zaragoza. Mexico. Talleres Gráficos del INEGI, Aguascalientes, Ags. México.
- INEGI,** 2001. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Censo General de Población y Vivienda 2000. Talleres Gráficos del INEGI, Aguascalientes, Ags. México.

- Jiménez-Sierra, C., M. C. Mandujano y L. Eguiarte.** 2007. Are population of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacan, México at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation*. 135:278-292.
- Kruckeberg, A. & D. Rabinowitz.** 1985. Biological Aspects of Endemism in Higher Plants. *Annual Review of Ecology & Systematics*. 16:447-479.
- Lande, R.** 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist*. 142:911-927.
- Levin, D., J. Francisco-Ortega & R. K. Jansen.** 1996. Hybridization and the Extinction of Rare Plant Species. *Conservation Biology*. 10:10-16
- Löfgren, P., O. Ericsson & K. Lehtila.** 2000. Population dynamics and the effect of disturbance in the monocarpic herb *Carlina vulgaris*. *Annales Botanici Fennici*. 37:183-192.
- Lüthy, J.** 2001. Informe final Examen de los Apéndices de la CITES en nombre del Comité de Flora: Apéndice I-Cactaceae. CITES.
- Mandujano, M. C., J. Golubov y L. Huenneke.** 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. C., A. Flores-Martínez, J. Golubov y E. Ezcurra.** 2002. Spatial distribution of three globose cactus in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist*. 47 (2):162-168.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla.** 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.
- Martorell, C. & E. M. Peters.** 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*. 124:119-207.
- Martorell, C. & E. M. Peters.** (En prensa) Disturbance-response analysis: a method for rapid assessment of the threat to species in disturbed areas. *Conservation Biology*.



- Martorell, C.** 2007. Detecting and managing an overgrazing-drought synergism in treated *Echeveria longissima* (Crassulaceae): the role of retrospective demographic analysis. *Population Ecology* 49:115–125
- Morgan, J. W.** 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. *Conservation Biology*. 13(2):266-273.
- Nobel, P., P. Millar & E. Graham.** 1992. Influence of rocks on soil temperature, soil water potential and rooting of desert succulents. *Oecologia*. 92:90-96
- Ortiz, F., I. Fernández, A. Castillo, J. Ortiz y A. Bulle.** 1987. *Tierra Profanada, historia ambiental de México*. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D. F.
- Peters, E. M., C. Martorell & E. Ezcurra.** 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*. 72(5): 593.601.
- Pickett, S. T. A. & P. S. White.** 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego.
- Pickett, S.T.A., J. Kolasa, J. J. Armesto & S. L. Collins.** 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*. 54:129-136.
- Picó F. X. y P. F. Quintana–Ascencio.** 2005. Análisis de factores demográficos y genéticos para la conservación de plantas en un hábitat fragmentado. *Ecosistemas*. 2005(2):1-7.
- Portilla – Alonso, R. M.,** 2007. Estudio Demográfico de tres poblaciones de *Coryphantha werdermannii* en condiciones contrastantes de disturbio. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Primack R. B. y J. Ros.** 2002. *Introducción a la Biología de la Conservación*. Ariel.
- Rabinowitz, D.** 1981. Seven forms of rarity. en: H. Synge (Ed.) *The biological aspects of Rare Plant Conservation*. pp 189-204. John Wiley & Sons. EU.
- Rapaport. E.** 1975. *Areografía, Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica. México.
- Robbins, C. S.** 2003. Comercio Espinoso, comercio y conservación de cactus en el desierto de Chihuahuense. TRAFFIC Norteamérica. WWF. Washington D.C., USA.

- Rykiel, E. J. Jr.** 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*. 10: 361-365.
- Rzedowski, J.** 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica de México*. 14: 3-21.
- Rzedowski, J.** 1993. Diversity and origins of the fanerogamic flora of México. En: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.) *Biological diversity of México: Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 129-144.
- Rzedowski, J. y M. Equihua.** 1987. *Colección atlas cultural: flora*. SEP, INHA y Grupo Editorial Planeta, México.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F.
- Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal.** 2005. Centro Nacional de Estudios Municipales, Gobierno del Estado de Coahuila., Enciclopedia de los Municipios de México, Los Municipios de Coahuila., Talleres Gráficos de la Nación, México.
- SEMARNAT.** 2003a. *Informe de la situación del medio ambiente en México*, México, D.F.
- SEMARNAT.** 2002. *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo*. Diario Oficial de la Federación. México, D. F.
- SEMARNAT.** 2003b. *Compendio de Estadísticas Ambientales, 2002*. México, D.F.
- SEMARNAT.** 2005. *Informe de la situación del medio ambiente en México: Compendio de estadísticas ambientales*, México, D.F.
- Silvertown, J. W. & J. Lovett.** 1993. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Science. Oxford.
- Singh, S.P.** 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*. 25 (1): 1-2.
- Sousa, W.** 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology & Systematics*. 15:353-91.

- Tewksbury, J. & J. Lloyd** 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*. 127:425-434.
- Valiente-Banuet, A. & E. Ezcurra**. 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., S. Quijas, M. López-Villavicencio & S. Castillo**. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central México. *Plant Ecology*. 170:167-184.
- White, P. S. & A. Jentsch**. 2001, The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. *Progress in Botany*, 62: 399 – 450.
- Wiens, John**. 1976. Population Responses to Patchy Environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:81-120.
- Withgott, Jay**. 2000. Botanical Nursing. *Bio Science* 50(6): 479-484.