



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

Modelación del efecto de *Cactoblastis cactorum* sobre poblaciones
del género *Opuntia* silvestres y cultivadas en México

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA

HABACUC FLORES MORENO

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ

MÉXICO, D.F. OCTUBRE 2009



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.

Agradecimientos:

Quiero agradecer al laboratorio de dinámica poblacional y evolución de historias de vida y los grupos de la UAM Xochimilco del Dr. Jordan Golubov por el gran apoyo en las demografías realizadas en el Bolsón de Mapimí. De igual forma a toda la gente que se aventuro a ir a contar nopales a Tlalnepantla (María, Matt, Jess, Jo, Kari, Chore y Bety). Al igual que a los productores de Nopalvida por permitirnos realizar los estudios en sus parcelas de cultivo en Tlalnepantla, Morelos. En especial a Álvaro Urreta y Teódulo Fuentes.

Al Dr. Jaime Zuñiga por sus innumerables comentarios que hicieron que esta tesis tomara un buen camino y a Eliud Flores, Paula Salmón y Bianca Santini por ayudarme a hacer la tesis más legible, con un mejor formato. En especial a Paula Salmón quiero agradecerle su ayuda al pasar las tediosas hojas de campo.

Por último agradezco el apoyo económico de las becas de posgrado CONACYT y al proyecto DGAPA-PAPIIT IN 205007 por financiar las salidas de campo.

Dedicatoria:

Esta tesis está dedicada a mi familia y amigos por su constante
apoyo ¡Gracias!

ÍNDICE

	Página
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1 INTRODUCCIÓN	3
1.1 Las invasiones biológicas	3
1.2 IMPORTANCIA DEL ESTUDIO	6
1.2.1 Objetivo general	8
1.2.2 Hipótesis	8
2 ESPECIE SILVESTRE <i>Opuntia rastrera</i>	9
2.1 INTRODUCCIÓN	9
2.1.1 Invasiones biológicas en sistemas naturales	9
2.1.2 Controles biológicos, el caso específico de la palomilla del nopal (<i>Cactoblastis cactorum</i>)	10
2.1.3 Importancia del estudio	12
2.1.4 Modelos matriciales poblacionales en la biología de la invasión	12
2.2 OBJETIVOS PARTICULARES	14
2.3 MATERIAL Y MÉTODOS	15
2.3.1 Especie de estudio	15

2.3.2 Población de estudio	15
2.3.3 Matrices de transición	16
2.3.4 Modelos estocásticos	18
2.3.5 Simulaciones de los daños causados por <i>Cactoblastis cactorum</i> sobre las poblaciones de <i>Opuntia</i>	19
2.4 RESULTADOS	22
2.4.1 Matrices anuales	22
2.4.1.1 Tasa finita de crecimiento poblacional	22
2.4.1.2 Estructura estable de tamaño	22
2.4.1.3 Análisis de sensibilidad y elasticidad	23
2.4.1.4 Simulaciones de los daños causados por <i>Cactoblastis cactorum</i> sobre las poblaciones de <i>Opuntia rastrera</i>	24
2.4.2 Matrices estocásticas	27
2.4.2.1 Tasa finita de crecimiento poblacional	27
2.4.2.2 Simulaciones de los daños causados por <i>Cactoblastis cactorum</i> sobre las poblaciones de <i>Opuntia rastrera</i>	29
2.5 DISCUSIÓN	30
3 ESPECIE CULTIVADA <i>Opuntia ficus-indica</i>	35
3.1 INTRODUCCIÓN	35

3.1.1 Invasiones biológicas en cultivo	35
3.1.2 Controles biológicos en cultivos	37
3.1.3 Modelos demográficos en cultivos	40
3.1.3 Importancia económica y agrícola de los nopales	41
3.2 OBJETIVOS PARTICULARES	43
3.3 MATERIAL Y MÉTODOS	44
3.3.1 Especie de estudio	44
3.3.2 Población de estudio	44
3.3.3 Matrices de transición	45
3.3.4 Modelos matriciales periódicos	48
3.3.5 Simulación de los daños causados por <i>Cactoblastis cactorum</i> sobre las poblaciones de <i>Opuntia</i>	49
3.4 RESULTADOS	51
3.4.1 Matrices trimestrales	51
3.4.1.1 Tasa finita de crecimiento poblacional	51
3.4.1.2 Estructura estable de tamaños	52
3.4.1.3 Análisis de sensibilidad y elasticidad	52
3.4.1.4 Simulaciones de los daños causados por <i>Cactoblastis cactorum</i> sobre las poblaciones de <i>Opuntia ficus-indica</i>	53

3.4.2 Matrices periódicas	57
3.4.2.1 Tasa finita de crecimiento poblacional	57
3.4.2.2 Análisis de sensibilidad y elasticidad	58
3.4.2.3 Simulaciones de los daños causados por <i>Cactoblastis cactorum</i> sobre las poblaciones de <i>Opuntia ficus-indica</i>	59
3.4.2.4 Análisis de sensibilidad y elasticidad de las matrices periódicas	60
3.5 DISCUSIÓN	62
4 CONCLUSIONES GENERALES	67
ANEXO 1	69
ANEXO 2	70
BIBLIOGRAFÍA	73

Resumen: El estudio de las especies exóticas y de sus interacciones es de vital importancia debido a su creciente impacto sobre la biodiversidad. *Cactoblastis cactorum* (palomilla del nopal) es un insecto fitófago nativo de Sudamérica, especialista del género *Opuntia*. La palomilla del nopal fue utilizada como control biológico de poblaciones exóticas de *Opuntia* en Australia, durante la década de 1920. La presencia en Florida de *C. cactorum* desde 1989 y en México insular desde 2006 representa una amenaza potencial a las especies nativas de *Opuntia* de América y en especial de México, debido a que éste es el centro de diversificación del género y la mayoría de las especies tienen importancia biológica, económica y social. En este estudio modelamos el efecto de una invasión de *C. cactorum* en poblaciones silvestres y cultivadas de *Opuntia*, utilizando matrices de proyección poblacional. Los datos demográficos de *Opuntia* fueron obtenidos de una población silvestre del Desierto Chihuahuense y de una cultivada del Centro de México. El daño de *C. cactorum* en estas poblaciones fue simulado mediante perturbaciones de los elementos de las matrices de transición. Las modificaciones de las tasas vitales utilizadas se basan en el daño reportado sobre poblaciones silvestres de *Opuntia* en Sudáfrica por ataque de la palomilla del nopal. Las poblaciones sin perturbación mostraron un equilibrio numérico o un crecimiento poblacional moderado, mientras que un 10% de reducción en el crecimiento de las plantas en estadio juvenil o adulto provoca que la tasa de crecimiento poblacional decrezca considerablemente. El efecto que *C. cactorum* podría tener sobre las poblaciones de *Opuntia* es relativamente severo en las poblaciones silvestres. En las poblaciones cultivadas se calculan daños aproximados por ataque de la palomilla del nopal por \$33 180 pesos mensuales por hectárea. Los resultados de este estudio sugieren que *C. cactorum* impactará negativamente a las especies de *Opuntia* en México, teniendo efectos económicos sobre la producción de productos y subproductos de *Opuntia*.

Abstract: The study of exotic species and their interactions is of vital importance due to their increasing impact on biodiversity. The description of the fundamental biological processes underlying the interactions between exotic and native species could help determine the extent of potential damage by exotic species. *Cactoblastis cactorum* (cactus moth) is a phytophagous insect native of South America, and it is a specialist on the genus *Opuntia*. The cactus moth has been used as a biological control agent for exotic *Opuntia* species since its successful control of the *Opuntia* invasion in Australia during the 1920's. However its presence in Florida since 1989 and on the Mexican Caribbean islands since august 2006 places *C. cactorum* as a potential threat to native *Opuntia*, which is of special concern to Mexico because it is the center of diversification of the genus and most species have biological, social and economic importance. In this study we modeled the demographic effects of an invasion by *C. cactorum* on wild and cultivated populations of *Opuntia*, using Lefkovitch matrix population models. Demographic data were obtained for one wild and one cultivated species of prickly pears and the damage by *C. cactorum* was simulated with matrix population models. Perturbations were done on the matrix elements simulating the reduction of demographic processes according to the damage reported by the cactus moth on wild *Opuntia* in South Africa. Unaffected populations showed numerical equilibrium or moderate population increase, while a 10% reduction in plant growth in juvenile or adult plants decreased the rate of population increase considerably. The effect *C. cactorum* could have on populations of *Opuntia* was relatively severe in wild populations. While on the cultivated populations it is calculated an approximated economical impact of \$33 180 mexican pesos per hectare. This information suggests that *C. cactorum* will negatively impact *Opuntia* species throughout Mexico, affecting many economies based on *Opuntia* products.

1 Introducción

1.1 Las invasiones biológicas

Una invasión biológica es la colonización de un nuevo hábitat por un organismo proveniente de un lugar distante (Williamson, 1996; Colautti y MacIsaac, 2004). En los sistemas naturales y cultivados se puede observar frecuentemente la introducción de organismos nuevos (organismos exóticos). No obstante, no todos los organismos exóticos alcanzan a establecerse en un nuevo ecosistema, y aún menos alcanzan la categoría de plaga (Williamson y Fitter, 1996). Se ha observado que, por lo general, de cada 1000 especies exóticas introducidas en un sistema 100 se vuelven invasoras, y solamente una se vuelve plaga (Holdgate, 1986; Williamson y Brown, 1986). Sin embargo, aunque pocos organismos invasores se vuelven plagas, los que lo hacen causan graves daños económicos y/o ambientales (Ellstrand y Schierenbeck, 2000). El hecho de que algunos organismos invasores se hayan vuelto plagas con graves consecuencias a los sistemas naturales y cultivados es una de las razones primordiales para el estudio de las invasiones biológicas (Williamson, 1996).

Actualmente se calcula que las pérdidas económicas mundiales por efecto de la invasión de especies exóticas que se vuelven invasoras ascienden a \$1 400 b.d.d anuales (billones de dólares; CCA, 2008). Además de su relevancia económica, las invasiones biológicas cobran importancia en el estudio de fenómenos ecológicos y evolutivos como la especiación, la coevolución (interacciones), la dispersión a gran escala y los cambios periódicos en los patrones poblacionales (Mack *et al.* 2000). La dispersión antropogénica de especies invasoras (intencional o accidental) ha incrementado la frecuencia en la incidencia de plagas en sistemas naturales y cultivados a una tasa sin precedentes (Ellstrand y Schierenbeck, 2000). Por ejemplo, la tasa de invasión de puertos comerciales, como en San Francisco (EUA) ha aumentado de una nueva especie establecida cada 55 semanas durante 1851-1960, a una nueva especie establecida cada 14 semanas durante el periodo de 1961-1995. Este incremento se debe al aumento en el movimiento de barcos comerciales que frecuentemente conlleva la introducción inadvertida de especies invasoras por el comercio

de materiales en bruto (maderas y fertilizantes, entre otros; Cohen y Carlton, 1998; Harrington y Wingfield, 1998; Ellstrand y Schierenbeck, 2000;).

Los estudios realizados sobre organismos invasores y su control biológico han aumentado a la par del incremento del impacto que tienen las especies invasoras en los sistemas cultivados y naturales (Hobbs y Humpries, 1995; Kareiva, 1996; Dehnen-Schmutz y Williamson, 2003). Las invasiones biológicas representan una oportunidad única en el estudio de la evolución de las especies a corto plazo y de la biología de poblaciones (Wiens y Graham, 2005; Burger *et al.* 2006; Facon *et al.* 2008). Sin embargo, generalmente el enfoque que se le ha dado al estudio de invasoras es para su control y prevención ya que hay una creciente preocupación acerca de los impactos que pueden llegar a tener en los ecosistemas (Bastrop *et al.* 1998; Holt y Boose 2000; Gordon 1998; Lodge *et al.* 2000). Por ello, los estudios sobre la ecología de especies invasoras principalmente se centran en la predicción de la invasibilidad y la caracterización de los organismos invasores y de los tipos de invasiones, principalmente de plantas arvenses (malezas) e insectos (Roy, 1990; Réjmanek y Richardson, 1996; Kolar y Lodge 2001).

La determinación del impacto que tienen las especies invasoras en los sistemas biológicos es compleja y ha tomado diversas rutas. Por ejemplo, Réjmanek y Richardson (1996) proponen el estudio de las especies invasoras a partir de sus caracteres de historia de vida, principalmente caracteres reproductivos y de crecimiento. Kolar y Lodge (2001) determinan las características de la invasión (frecuencia, tamaño de la población colonizadora, número de colonizaciones, entre otras). Cabin *et al.* (2000) proponen medir los efectos que una especie invasora puede tener sobre una comunidad y otros como Crawley (1986) sugieren estudios demográficos de las especies invasoras. En particular, los métodos demográficos se han enfocado principalmente a establecer las tasas de dispersión, identificación de estadios más susceptibles de control, caracteres demográficos de historia de vida de las plantas invasoras y en general métodos de control para las especies invasoras (Crawley, 1986; Mollison, 1986; Sakai *et al.* 2001).

En el caso de los estudios poblacionales de las especies invasoras, una investigación sobre el impacto demográfico de éstas sobre su ecosistema o especie hospedera podría proveer las

bases teóricas de sus planes de manejo. Algunos ejemplos del uso de modelos demográficos para investigar el impacto en los parámetros poblacionales de especies invasoras sobre organismos hospederos son los realizados por Lonsdale *et al.* (1995) que estudió el efecto demográfico del escarabajo *Calligrapha pantherina* sobre la malvácea *Sida acuta*; o el estudio realizado por Buckley *et al.* (2005) donde se investigó el efecto demográfico que tiene la interacción del gorgojo *Mogulones larvatus* sobre la planta invasora *Echium plantagineum*. Asimismo la utilización de modelos demográficos sería un acercamiento adecuado para determinar cuál sería el impacto de las especies invasoras sobre las poblaciones nativas, clave o de interés, así como ayudaría a pronosticar qué se podría esperar que le pasara a las poblaciones invadidas a mediano plazo a partir de la entrada de una especie invasora. Sin embargo, como ya fue mencionado, la mayoría de los trabajos poblacionales hechos sobre organismos invasores se enfocan en su crecimiento poblacional y en sus tasas de dispersión, haciendo de lado el estudio cuantitativo del impacto de los organismos invasores sobre la biodiversidad y sobre la dinámica de las poblaciones residentes de los ecosistemas invadidos.

Al considerar el estudio del impacto cuantitativo de las especies invasoras sobre la dinámica poblacional de especies residentes es importante considerar que hay diferentes factores abióticos y bióticos que operan en la relación de una especie con su ambiente (Hill, 1987), y que también se manifiestan en las especies invasoras que también muestran esta relación. La intensidad de la relación de las especies invasoras con su ambiente, incluyendo a su hospedero, modulan el impacto que las especies invasoras pueden tener. En el caso particular de la relación plaga-hospedero es vital conocer detalladamente la historia de vida y la biología de ambos organismos, al igual que las diversas restricciones ambientales a las que pueden estar sujetos (Hill, 1987).

1.2 Importancia del estudio

Las cactáceas son nativas de América y se encuentran especialmente en regiones semiáridas o áridas (Bravo-Hollis, 1978). El género *Opuntia* en México es importante por tres razones: **1)** Biológicas: hay una gran diversidad (83) de especies de nopales en México (Guzmán *et al.* 2003; Golubov *et al.* 2005); son un componente ecológico principal de la flora de los desiertos Chihuahuense y Sonorense, dado que contribuyen a la estabilidad del suelo y son importantes en la dieta, sitios de anidamiento y alimento para diversos animales (González-Espinosa y Quintana-Ascencio, 1986; Russell y Felker, 1987). **2)** Sociales: las especies de *Opuntia* estuvieron presentes desde la prehistoria siendo importantes para la formación de núcleos humanos en regiones áridas (Bravo-Hollis, 1978; Nobel, 1994). Las especies son conspicuas en símbolos tradicionales y civiles, como el código Mendoza y la bandera de México (Bravo-Hollis, 1978; Mandujano *et al.* 2007). **3)** Económicas: México produce aproximadamente 1 157 332 toneladas de nopales por año, lo cual genera un ingreso aproximado por productos y subproductos de *Opuntia* (nopal como verdura, nopal forrajero y tunas como fruta) de alrededor de \$2 253 029 960 pesos mexicanos por año (SAGARPA, 2007). Actualmente los nopales son parte importante de la alimentación y la economía de autoconsumo o venta local en muchas regiones de México, principalmente las rurales (Kerstupp *et al.* 2001; Soberón *et al.* 2001).

La entrada a México de la palomilla del nopal es preocupante debido a sus características biológicas y a la gran diversidad, abundancia e importancia de las especies del género *Opuntia*. Un primer acercamiento preventivo ante la posible entrada de la palomilla del nopal a México fue la realización de mapas del área de distribución potencial de especies de *Opuntia* en el país que fueran susceptibles al ataque de la palomilla, con el fin de conocer: i) qué zonas tienen una mayor riqueza de especies de nopales susceptibles al ataque de *Cactoblastis cactorum* (se consideraron especies susceptibles de daño a las ya atacadas por la palomilla del nopal y las especies con parecido morfológico a las primeras) y ii) en qué regiones del país se encuentran las especies de nopales que han sido atacadas en otros países por la palomilla del nopal, dividiendo las especies por la intensidad del daño reportado en la literatura en especies con alto, medio y bajo daño por ataque de *Cactoblastis cactorum* según fuera el caso (Anexo 1 Listado de especies consideradas bajo

riesgo de ser atacadas por *C. cactorum*; Zimmermann, 2004; Flores-Moreno, 2007). Los resultados han mostrado una mayor riqueza de especies de *Opuntia* susceptibles al ataque de la palomilla del nopal en los estados del centro, centro-norte y centro-este de México, aunque en todos los estados se puede encontrar la presencia de al menos una especie de nopal (Flores-Moreno, 2007). La distribución de las especies de *Opuntia* que pueden sufrir un alto impacto por la presencia de la palomilla fue proyectada hacia el centro, centro norte y sureste de México, al igual que las especies que presentan un bajo impacto de *Cactoblastis cactorum* (Flores-Moreno, 2007). Para las especies de impacto medio la distribución se ubicó en el centro norte del país, con menor presencia en los estados del norte y noroeste de México (Flores-Moreno, 2007). Con la proyección de zonas de riesgo en México para el ataque de la palomilla del nopal se hacía evidente la necesidad de un monitoreo de las poblaciones de nopales, principalmente en los estados de la península de Yucatán y del Golfo de México (Tamaulipas y Veracruz) cercanos a Florida y el Caribe donde se reporta la constante presencia de la palomilla del nopal. Asimismo se requiere implementar un programa de estricto control fitosanitario en los estados del centro del país, que concentran la mayor riqueza de especies silvestres y cultivadas de nopales, entre las que se encuentran las más susceptibles al ataque de la palomilla del nopal. Después de esta primera aproximación quedaba por determinar qué poblaciones de *Opuntia* son más susceptibles al ataque de la palomilla del nopal, ya sean silvestres o cultivadas, y determinar cuál es el nivel de impacto que *C. cactorum* podría tener en el crecimiento de las mismas. De esta forma, en este estudio se pretende modelar la dinámica de poblaciones silvestres y cultivadas de *Opuntia* que potencialmente pueden ser afectadas por la palomilla del nopal y proveer de una base para la creación de planes de manejo y la prevención de nuevas epidemias de palomilla de nopal en poblaciones de nopales silvestres y cultivadas.

1.2.1 Objetivo general:

Estudiar la dinámica poblacional de diferentes poblaciones del género *Opuntia*, tanto silvestres como cultivadas, con el fin de poder estimar el nivel de impacto en estas poblaciones debido a un potencial ataque de *Cactoblastis cactorum*, para determinar qué poblaciones podrían ser las más afectadas por el ataque de la palomilla del nopal.

1.2.2 Hipótesis:

Se espera que las simulaciones de los posibles efectos del daño de *Cactoblastis cactorum* sobre las poblaciones de *Opuntia* silvestres y cultivadas predigan un mayor efecto negativo sobre la dinámica poblacional de la población con mayor crecimiento.

Se espera que al simular los posibles efectos del daño de la palomilla del nopal sobre las poblaciones de *Opuntia* el modelo prediga un efecto negativo mayor de *Cactoblastis cactorum* sobre la población de *Opuntia rastrera* (especie silvestre) que sobre la población de *Opuntia ficus-indica* (especie cultivada), debido a que en el primer caso no hay cuidado humano de las poblaciones, mientras que en el segundo sí.

2 Especie silvestre *Opuntia rastrera*

2.1 Introducción

2.1.1 Invasiones biológicas en sistemas naturales

Actualmente las invasiones biológicas son la segunda amenaza más fuerte a la biodiversidad, solamente después de la pérdida y fragmentación del hábitat (Walker y Steffen, 1997). El creciente impacto, en años recientes, de las plagas sobre los sistemas naturales y cultivados es resultado del incremento en su oportunidad de nicho (Mack *et al.* 2000; Shea y Chesson, 2002). El aumento en la oportunidad de nicho de las plagas está fuertemente relacionado a actividades humanas, principalmente a la agricultura, acuicultura, actividades recreativas y de transportación, debido a que éstas promueven la dispersión de especies más allá de sus barreras naturales (Kolar y Lodge, 2001). Entre de las invasiones biológicas más conocidas está el caso de la introducción de la perca del Nilo (*Lates niloticus*) en el Lago Victoria en 1950, que conllevó a la desaparición de 200 especies endémicas de peces (Reinthal y Kling, 1997); la invasión de *Opuntia* spp. en las principales tierras de pastoreo en Australia, que deshabilitó el uso ganadero y agrícola de esas áreas (Dodd, 1940); y la invasión del cardo eurasiático (*Cardus nutans* y *Cardus acanthoides*) en los grandes pastizales de E.U.A., que modificó la abundancia de especies nativas de cardo (*Cardus* spp.; Dunn, 1976), entre muchas otras. En los dos últimos casos (plaga de *Opuntia* spp. y del cardo eurasiático) fueron utilizados controles biológicos para su manejo. El control biológico de *Opuntia* spp. fue exitoso pues redujo 24 000 ha infestadas con nopales en un 90% en ocho años, con una inversión no mayor a \$ 100 000 pesos mexicanos (Dodd, 1940). Por el contrario, el cardo eurasiático no ha sido controlado y está reportado que ha tenido grandes efectos sobre las interacciones y estructura de la comunidad, como lo son el desplazamiento de especies nativas de *Cardus* e indirectamente la reducción de la disponibilidad de polinizadores.

2.1.2 Controles biológicos, el caso específico de la palomilla del nopal (*Cactoblastis cactorum*)

Los controles biológicos introducen toda una serie de nuevos peligros a los sistemas naturales. Algunos organismos invasores están asociadas a controles biológicos mal planificados (Allendorf y Lundquist, 1994). Algunos ejemplos de esta problemática son la introducción del gorgojo (*Rhynocillus conicus* y *Larinus planus*) para el control del cardo eurasiático en E.U.A (*Cardus nutans* y *Cardus acanthoides*), donde ambas especies han tenido efectos negativos directos sobre la tasa de crecimiento poblacional de especies nativas de cardo e indirectos sobre la interacción de cardos e insectos nativos (Louda *et al.* 2003). La introducción de *Cactoblastis cactorum* (palomilla del nopal) a las islas del Caribe y su posterior dispersión a Norte América (Flores-Moreno, *et al.* 2006) es también resultado de un manejo deficiente de una especie utilizada como control biológico.

La palomilla del nopal, originaria de Sudamérica, ha sido utilizada como control biológico de diferentes especies de *Opuntia* alrededor del mundo. El caso más asombroso de su exitoso impacto sobre poblaciones del género *Opuntia* ha sido el de su utilización en el control de diferentes especies de nopales en Australia, donde la palomilla del nopal consumió alrededor de un 70 a 95% de 30, 000 ha infestadas con nopal en 20 años (Ramaley, 1940). Debido al éxito obtenido en Australia la palomilla del nopal fue llevada a África en 1927 y a Isla Nevis en el sur del Caribe en 1957, donde empieza el área de distribución de algunas cactáceas endémicas de la región. En el Caribe, *C. cactorum* se fue dispersado gradualmente; desde Islas Nevis fue llevada a Montserrat y a Antigua en 1962, y se dispersó naturalmente a San Kitts y fue introducida ilegalmente a las islas Vírgenes, E.U.A. (Zimmermann, *et al.* 2000). Posteriormente fue encontrada en Puerto Rico en 1963, al igual que en Haití, República Dominicana y en Jamaica, y ya en Cuba en 1988 (Stiling, 2004). Para el año de 1989 fue detectado en las costas de Florida (Habeck y Bennett; 1990). En el último trimestre de 2006 SENASICA (Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria) dio aviso de la presencia de la palomilla del nopal en Isla Mujeres, Quintana Roo y en 2007 en Isla Contoy, Quintana Roo (SENASICA, 2007).

Cactoblastis cactorum es un insecto fitófago especialista del género *Opuntia*. Generalmente en las poblaciones se encuentran más machos que hembras (Zimmermann *et al.*, 2004). La hembra se aparea el primer o segundo día después de salir de la pupa (Zimmermann *et al.*, 2004). La palomilla adulta vive aproximadamente nueve días, durante los cuales no se alimenta, tiene hábitos nocturnos y evita volar durante el día, oviposita entre 88 y 188 huevecillos dispuestos en forma de bastón que simulan una espina de nopal (Zimmermann *et al.*, 2004). Generalmente los huevecillos eclosionan durante el día y las larvas abren una entrada comunal a través de la epidermis y la savia mucilaginoso del nopal. Una vez al interior del nopal se alimentan en colonias, emigrando a veces de un cladodio a otro. Al madurar, aproximadamente en 50 días, dejan el cladodio individualmente y caen al piso donde tejen capullos, de los cuales emergerán como palomillas (Zimmermann *et al.*, 2004). Naturalmente, *C. cactorum* cuenta con dos generaciones por año, pero en climas más cálidos como en Florida se ha reportado la presencia de hasta tres generaciones que no se traslapan (Habeck y Bennett, 1990).

El daño potencialmente letal causado por *Cactoblastis cactorum* sobre diversas especies de nopales se debe a varias características del insecto que incluyen su voracidad, ya que pueden consumir hasta 2 pencas por día; que en estado larvario es un organismo gregario, lo cual intensifica su poder destructivo, y al perforar cladodios jóvenes, no lignificados, para alimentarse permite la entrada de infecciones oportunistas que pueden causar la muerte del nopal (Zimmermann, *et al.* 2004). La palomilla del nopal tiene una preferencia de oviposición y consumo de especies con espinas conspicuas, de tamaño pequeño o de hábito rastrero y de individuos pequeños de especies arborescentes de nopales (Zimmermann, *et al.* 2004).

2.1.3 Importancia del estudio

Las cactáceas son autóctonas de América y se encuentran especialmente en regiones semiáridas o áridas (Bravo-Hollis, 1978). El género *Opuntia* en México es importante biológicamente por la diversidad que lo caracteriza, pues presenta 83 especies (Guzmán *et al.* 2003; Golubov *et al.* 2005) que además son un componente ecológico principal de la flora de los desiertos Chihuahuense y Sonorense, dado que contribuyen a la estabilidad del suelo y son importantes en la dieta, sitios de anidamiento y alimento para diversos animales (González-Espinosa y Quintana-Ascencio, 1986; Russell y Felker, 1987). La entrada de esta palomilla a México es muy preocupante debido a la biología de la palomilla del nopal y a la gran diversidad y abundancia de especies del género *Opuntia*, así como a su importancia a diferentes niveles.

2.1.4 Modelos matriciales poblacionales en la biología de la invasión

Los modelos matriciales poblacionales son un método útil para estudiar la dinámica poblacional de los organismos. En ellos, las tasas vitales se organizan en un arreglo rectangular de números que resume el comportamiento demográfico de un individuo promedio de cada una de las categorías en las que se estructura la población de estudio de una generación a otra (Caswell 2001). Los modelos matriciales permiten estimar la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y realizar análisis de sensibilidad y elasticidad, que proveen información indispensable del comportamiento temporal de las poblaciones (Caswell, *et al.* 1984; de Kroon *et al.* 1986). Por la precisión que pueden alcanzar en la descripción de la dinámica poblacional, los modelos matriciales poblacionales han sido muy usados para el diseño de planes de manejo de los recursos naturales (Jensen, 1974; Davis *et al.* 2004; Hernández Apolinar *et al.* 2006) y conservación de especies (Crouse *et al.* 1987; Morris *et al.* 1999; Menges, 2000; Mandujano *a et al.* 2007). Sin embargo, pese a su gran potencial, este tipo de modelos casi no ha sido utilizado en el manejo y control de plagas. Algunos ejemplos de su utilización en este campo son la determinación del crecimiento poblacional de conejos silvestres en Inglaterra (Smith y Trout, 1994); el estudio de la efectividad de un agente de control biológico (*Rhinocyllus conicus*) sobre la

especie invasora *Carduus nutans* en Nueva Zelanda (Shea y Kelly, 1998, Shea *et al.* 2005); la determinación del crecimiento poblacional del arbusto invasor *Ardisia elliptica* en la Reserva de los Everglades en Florida, E.U.A. (Koop y Horwitz, 2005), y la creación de un modelo de dispersión en conjunto con un modelo matricial para la identificación de etapas susceptibles de control de especies invasoras por su importancia en la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y poder de dispersión (Neubert y Caswell, 2000; Caswell *et al.* 2003). La falta de uso de estos modelos en el estudio de plagas responde principalmente a que requieren el seguimiento de una población a través del tiempo, lo cual generalmente puede interferir con el control o erradicación de las plagas en estudio, y a que el enfoque que se le ha dado al estudio de plagas es hacia su predicción a partir de la identificación de caracteres que se relacionen con su capacidad de invasión (Sakai, 2001; Simberloff, 2003). Sin embargo, en muchos casos donde el manejo inmediato de la especie invasora no es indispensable, ya sea porque todavía no alcanza el estatus de plaga o porque su presencia, aunque predecible, no ha sido registrada en la región de interés, la aplicación de los modelos demográficos matriciales puede ser una herramienta muy útil para su erradicación, control o prevención.

2.2 Objetivos particulares

- (i) Determinar el estadio de ciclo de vida de la población de nopal más susceptible al ataque de la palomilla del nopal.
- (ii) Modelar el ataque de *Cactoblastis cactorum* sobre la población de nopal silvestre mediante la determinación de su efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional (λ), para inferir el nivel de riesgo al que se encuentran sujeta la población.
- (iii) Determinar si los procesos demográficos a los que λ es más sensible son también los más susceptibles y/o los más afectados por la palomilla del nopal.

2.3 Material y Métodos

2.3.1 Especie de estudio

Opuntia rastrera es una especie que se distribuye únicamente en México en los estados de Coahuila, Durango, Nuevo León, San Luis Potosí y Zacatecas (Guzmán et al, 2003), donde forma nopaleras silvestres. Es una planta arbustiva de lento crecimiento que se postra en el suelo (Anderson, 2001). Sus artículos son de circulares hasta obovados, de hasta 20 centímetros de diámetro y forman grandes cadenas; no forma leño, sus espinas son blancas, varias por areola, y con base oscura, llegan a medir 4 centímetros de longitud y tienen gloquidas amarillas. Su fruto es púrpura, ácido y obovado (Bravo-Hollis, 1978). Aunque *O. rastrera* no ha registrado ningún ataque por parte de la palomilla del nopal en el mundo, se piensa que es una especie susceptible a su ataque debido a que comparte características morfológicas con las especies que sí han sido atacadas (Anexo 1; presencia de espinas blancas y conspicuas, hábito rastrero y ausencia de leño) y tiene una amplia distribución en México, desde Chihuahua hasta San Luis Potosí.

2.3.2 Población de estudio

El estudio se llevó a cabo en una población de *Opuntia* silvestre (*Opuntia rastrera*) de 2007 a 2009. La población silvestre se encuentra localizada en la Reserva de la Biosfera de Mapimí (N 26° 40' 51'', O 103° 44' 57''). La población de *O. rastrera* se categorizó en una categoría de clase (semillas) y nueve categorías de tamaño (1, 2-5, 6-10, 11-15, 16-25, 26-35, 36-45, 46-65 y ≥ 66 cladodios; Mandujano *et al.* 2001). La categorización escogida fue utilizada debido a que mostró diferencias en reproducción y sobrevivencia entre categorías (Mandujano *et al.* 2001). Para facilitar el entendimiento de los datos demográficos a lo largo del texto las categorías de estado y tamaño de la población de *O. rastrera* fueron divididas en siete tipos diferentes (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Categorías de estado (semillas) o tamaño por número de cladodios utilizadas en la construcción de las matrices demográficas divididas cualitativamente en tipos juveniles (no reproductivos) y adultos (reproductivos).

Categoría	Categoría de estado o tamaño (número de cladodios)	Tipo
1	Semillas	Semillas
2	1	Juveniles I
3	2-5	Juveniles II
4 y 5	6-10 y 11-15	Adultos I
6	16-25	Adultos II
7	26-35	Adultos III
8, 9 y 10	36-45, 46-65 y >66	Adultos IV

La población de *Opuntia rastrera* se encuentra dividida en parcelas permanentes de 20 x 20 m, establecidas al azar en un área de 4 ha. Cada individuo está numerado y anualmente se registran el número de cladodios producidos en años anteriores, número de cladodios producidos recientemente, número de frutos, número de plántulas originadas de semillas, el establecimiento por cladodios enraizados y la mortalidad. La estimación de la fecundidad de esta población fue tomada de Mandujano *et al.* (2001), donde se reporta un promedio de 208 semillas por fruto y se calcula la fecundidad con base en el número de semillas para cada categoría como: $F_{1j} = (\text{número total de frutos producidos en la clase } j \times \text{número promedio de semillas por fruto}) / \text{número de individuos en la clase } j$.

2.3.3 Matrices de transición

Con base en la información de los censos poblacionales se construyeron tres matrices de transición de Lefkovitch (**A**) con una clase de estado y nueve de tamaño para la población

de *Opuntia rastrera* (2006-2007, 2007-2008 y 2008-2009). Las matrices **A** son un arreglo rectangular de $k \times k$ ($k =$ clases) que describen los cambios en el tamaño poblacional por mortalidad o fecundidad, es decir contienen las probabilidades de transición y contribución de un individuo promedio de las diferentes etapas del ciclo de vida a través de una unidad de tiempo, en este caso de un año (Caswell, 2001; Gotelli, 2008). Cada columna de la matriz **A** es la clase de estado o tamaño en el tiempo t y cada renglón es la clase de estado o de tamaño en el tiempo $t + 1$ (Gotelli, 2008). Cada entrada en la matriz representa un cambio en el número de individuos de una clase a otra (Gotelli, 2008). El tamaño de la población una vez transcurrida una unidad de tiempo es igual al producto de la matriz **A** por un vector **n** ($\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t$; Lefkovich, 1965; Caswell, 2001). El valor propio (eigenvalor) positivo más grande de la matriz **A** estima la tasa finita de crecimiento poblacional (λ ; Caswell, 2001). El eigenvector derecho (**w**) estima la estructura estable de tamaños de la población y el eigenvector izquierdo (**v**) estima el valor reproductivo de cada categoría de tamaño (Caswell, 2001).

Las matrices **A** dividen los componentes demográficos de los ciclos de vida en diferentes compartimentos (Silvertown, *et al.* 1993; Figura 2.1). En el primer renglón se pueden encontrar las contribuciones por fecundidad de cada clase (Silvertown, *et al.* 1992; Figura 2.1). La supradiagonal (componentes entre primer renglón y diagonal principal) representa la probabilidad de sobrevivir y decrecer a una clase de menor tamaño (retrogresión) o bien en el caso de los organismos clonales también puede representar la proporción de individuos provenientes de propagación vegetativa (Silvertown, *et al.* 1992; Figura 2.1). La diagonal principal de la matriz representa la probabilidad de sobrevivir sin cambiar de clase (Silvertown, *et al.* 1992; estasis; Figura 2.1). Por último, la subdiagonal representa la probabilidad de sobrevivir y crecer a una clase de mayor tamaño (Silvertown, *et al.* 1992; Figura 2.1).

$$\begin{bmatrix} F_{11} & F_{12} & F_{13} & F_{14} & F_{15} \\ C_{21} & R_{22} & R_{23} + PV_{23} & R_{24} + PV_{24} & R_{25} + PV_{25} \\ C_{31} & C_{32} & R_{33} & R_{34} + PV_{34} & R_{35} + PV_{35} \\ C_{41} & C_{42} & C_{43} & F_{44} & R_{45} + PV_{45} \\ C_{51} & C_{52} & C_{53} & C_{54} & F_{55} \end{bmatrix}$$

Figura 2.1. Componentes demográficos en los que se puede subdividir una matriz de transición poblacional. En este caso P_{ij} representa la proporción de individuos que permanecen en una categoría, C_{ij} representa la proporción de individuos que sobreviven y crecen, R_{ij} representa la proporción de individuos que decrecen, PV_{ij} la proporción de individuos provenientes de propagación vegetativa y F_{ij} representa las contribuciones por fecundidad de cada clase.

La contribución de los procesos demográficos de crecimiento, permanencia, regresión a un tamaño menor, reproducción sexual y propagación vegetativa se obtuvieron a partir de matrices de sensibilidad y elasticidad (de Kroon *et al.* 1986; Caswell, *et al.* 1984; Caswell, 2001;). La sensibilidad (s_{ij}) es una medida absoluta del cambio producido en λ por cambios absolutos en cada elemento de la matriz \mathbf{A} . Los elementos de la matriz de sensibilidad $\mathbf{S} = \{s_{ij}\}$ pueden ser calculados de los eigenvectores asociados a λ ($s_{ij} = \partial\lambda/\partial a_{ij} = v_i w_j / \mathbf{w} \cdot \mathbf{v}$) donde v_i y w_j corresponden, respectivamente, al i -ésimo y j -ésimo valor de los vectores dominantes izquierdo (\mathbf{v}) y derecho (\mathbf{w}); y $\mathbf{w} \cdot \mathbf{v}$ es el producto (un escalar) de los eigenvectores izquierdo y derecho (Caswell, 2001). Por su parte la elasticidad $\mathbf{E} = \{e_{ij}\}$ mide el cambio proporcional en λ producido por un cambio en cada uno de los coeficientes de la matriz \mathbf{A} y puede calcularse de las matrices \mathbf{A} y \mathbf{S} como $e_{ij} = (a_{ij} \partial\lambda) / (\lambda \partial a_{ij}) = (a_{ij} / \lambda) (s_{ij})$. La suma de todas las elasticidades siempre suma uno ($\sum \sum e_{ij} = 1$; Caswell *et al.* 1984; de Kroon *et al.* 1986; Grant y Benton, 2000; Heppel *et al.* 2000; Caswell, 2001; de Kroon *et al.* 2001). Al igual, las elasticidades pueden ser sumadas por regiones de la matriz con el fin de comparar la importancia relativa de un componente demográfico con otro, por ejemplo la importancia de la estasis con respecto a la del crecimiento (Silvertown *et al.* 1993).

2.3.4 Modelos estocásticos

Dado que *Opuntia rastrera* se encuentra en un ambiente variable cuyas condiciones no son constantes en el tiempo es relevante utilizar un modelo estocástico para la proyección de la dinámica poblacional. Estos modelos suponen que la tasa de crecimiento poblacional

depende de diferentes condiciones y que la secuencia de proyección de las matrices de transición es generada por un proceso estocástico que opera en un conjunto finito de matrices donde cada condición tiene cierta probabilidad de ocurrir (p_i ; Caswell, 2001). En este caso, la p_i asignada para elegir una matriz fue equiprobable (i.e. todas las matrices de transición anuales tenían la misma probabilidad de ser utilizadas por el modelo). Las simulaciones están basadas en 50 000 iteraciones. Para estimar λ se utilizó el método numérico sugerido por Caswell (2001) en el que la población es proyectada hasta que $\ln\lambda$ converge. Se promediaron los estimados para obtener $\ln\lambda$

$$\ln\lambda = \frac{\sum_{t=0}^{T-1} (\ln\lambda_t)}{T - 1}$$

donde T es el número de intervalos de tiempo en los que es estimada la base (Caswell, 2001). Los intervalos de confianza de λ fueron estimados como:

$$\log\lambda_t \pm 1.96 \sqrt{\frac{V(r)}{T}}$$

donde $V[\ln\lambda]$ es la varianza de $\ln\lambda$ y m es el número de iteraciones (Caswell, 2001). Por último se hizo una proyección del tamaño poblacional a 50 años ($t = 50$) y se graficó la distribución de la densidad poblacional total en t para 5000 repeticiones independientes, bajo las condiciones del modelo estocástico; este procedimiento se hizo en las matrices con y sin daño de *C. cactorum* para poder comparar el impacto de la palomilla del nopal (Morris y Doak, 2002).

2.3.5 Simulaciones de los daños causados por *Cactoblastis cactorum* sobre las poblaciones de *Opuntia*

La evaluación de los daños causados por *C. cactorum* a las poblaciones de *Opuntia* fueron tomados de dos estudios realizados en el Parque Nacional de Kruger (PNK), Sudáfrica (Hoffmann *et al.* 1998a, Hoffmann *et al.* 1998b). En ellos se reporta que *Cactoblastis cactorum* tiene una preferencia de infestación hacia plantas de mayor talla, a las que causa

un daño moderado al provocar que se fragmenten (Hoffmann *et al.* 1998a, Hoffmann *et al.* 1998b). La palomilla del nopal causa que la densidad de plantas grandes con capacidad de reproducción sexual (≥ 28 cladodios) disminuya y la de plantas pequeñas (≤ 14 cladodios), más vulnerables a ser completamente destruidas por la palomilla del nopal, aumente en las poblaciones afectadas (Hoffmann *et al.* 1998a, Hoffmann *et al.* 1998b; Figura. 2.2 A, B, C y D). En los estudios realizados se observó que después de dos años de haber introducido *C. cactorum* en las poblaciones de *Opuntia* en el PNK el tamaño promedio de las plantas en las poblaciones decreció hasta estabilizarse en 10 cladodios (Hoffmann *et al.* 1998b; Figura 2.2 B). Ninguna planta con 15 cladodios o más fue destruida en su totalidad por la palomilla del nopal (Hoffmann *et al.* 1998b, Figura 2.2 C). En ambos estudios fue observado que la recuperación de las poblaciones de *Opuntia* dependía principalmente del banco de semillas provenientes de la reproducción sexual y que el proceso demográfico más afectado por *C. cactorum* era el crecimiento, que se redujo a menos de 2.2 cladodios planta/año (Hoffmann *et al.* 1998, Hoffmann *et al.* 1998b; Figura 2.2 D).

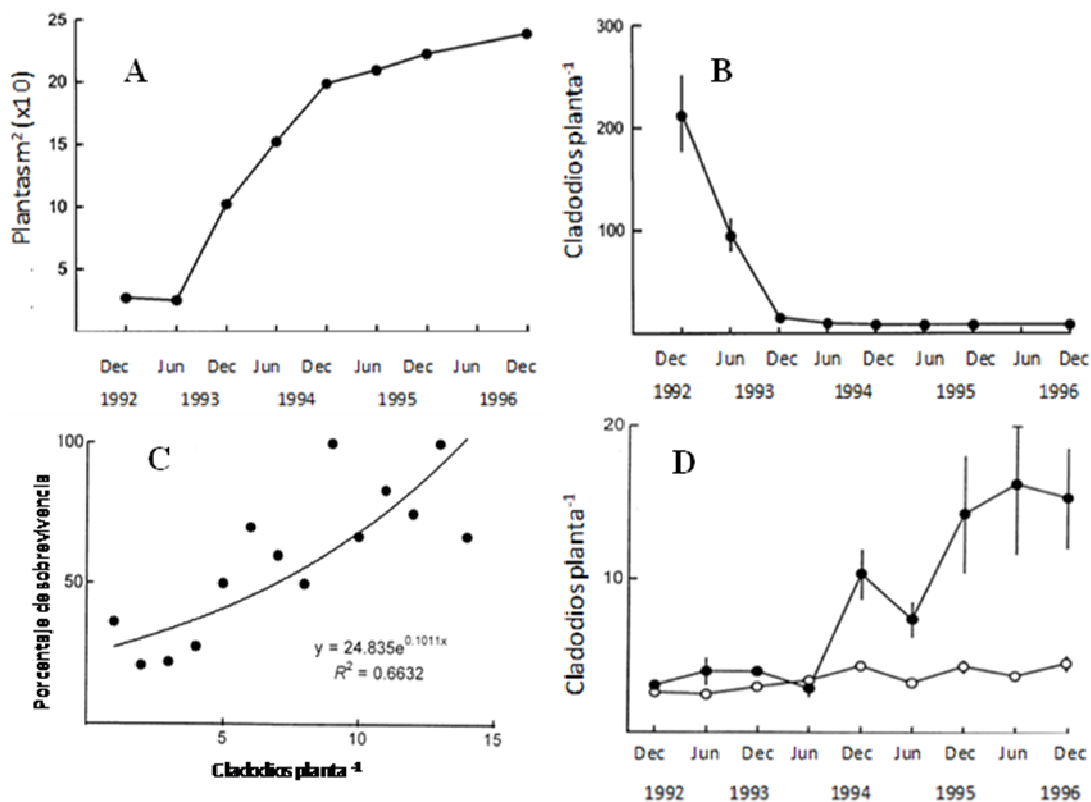


Figura 2.2. A) Densidad de plantas de una población de *Opuntia stricta* del PNK infestada con *Cactoblastis cactorum* en un periodo de cinco años. B) Tamaño promedio de las plantas de una población de *Opuntia stricta* del PNK infestada con *Cactoblastis cactorum* en un periodo de cinco años. C) Porcentaje de sobrevivencia de las plantas de una población de *Opuntia stricta* del PNK después de haber sido atacadas por *Cactoblastis cactorum*. D) Número promedio de cladodios de plantas de *Opuntia stricta* del PNK infestada con *Cactoblastis cactorum* (círculos blancos) y sin infestación de *C. cactorum* (círculos negros) en un periodo de cinco años. Gráficas tomadas y modificadas de Hoffman *et al.* 1998a y b.

Los niveles de daño reportados por Hoffmann *et al.* (1998 a y b) fueron tomados como base para modificar los procesos demográficos de las matrices de transición calculadas para las especies de nopal silvestre. El objetivo fue determinar en qué medida la λ de la población de estudio era afectada por el tipo de daño (i.e., consumo de cladodios nuevos en las

diferentes categorías de tamaño) que podrían llegar a experimentar si las atacara la palomilla del nopal. De esta forma es posible identificar la susceptibilidad de la población silvestre en el caso de que hubiera un ataque de la palomilla del nopal. Hasta el momento, en otras partes del mundo (incluyendo el PNK) se ha reportado que el proceso principalmente afectado por la palomilla del nopal en poblaciones de *Opuntia* es el crecimiento, debido a que *C. cactorum* se alimenta principalmente de cladodios jóvenes no lignificados (Zimmermann *et al.* 2000, Zimmermann *et al.* 2004).

Debido a que el crecimiento parece ser el proceso demográfico mayormente afectado por la palomilla del nopal, se hicieron simulaciones numéricas para explorar cómo los cambios en las entradas de crecimiento de la matriz afectan la tasa finita de crecimiento (λ). Los elementos $a_{i>j}$ (i.e., a_{32} , a_{43} ..., a_{109}) fueron modificados por separado empezando con un valor muy bajo casi cercano a cero (i.e. 0.001, para mantener la conexión en el ciclo de vida) hasta el valor de crecimiento observado en la entrada $a_{i>j}$. A cada cambio de a_{ij} de crecimiento se estimó el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional. En cada caso se graficaron los valores de λ contra las modificaciones hechas a cada entrada de crecimiento de la matriz para observar por separado el efecto del cambio para cada una de las categorías de tamaño. Este procedimiento se realizó para las matrices anuales de transición de *O. rastrera*. De manera similar, los elementos $a_{i>j}$ (i.e., a_{32} , a_{43} ..., a_{109}) fueron disminuidos en conjunto en un 10, 20 y 30% en las tres matrices de transición de la especie. Con las matrices modificadas en un 10, 20 ó 30% en las casillas de crecimiento ($a_{i>j}$) se estimó el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional con un modelo estocástico para la población en sus tres transiciones. En cada caso (10, 20 ó 30% de modificación en crecimiento de la matriz de transición) se obtuvieron los valores de λ con su respectivo intervalo de confianza al 95% para observar el efecto de la simulación del ataque de la palomilla del nopal en la tasa finita de crecimiento poblacional de *Opuntia rastrera*. Posteriormente se hizo una proyección del tamaño poblacional para las reducciones en crecimiento (10, 20 y 30%) por ataque de *C. cactorum* a 50 años ($t = 50$) y se graficó la distribución de la densidad poblacional total en t para 5000 repeticiones independientes, bajo las condiciones del modelo estocástico (Morris y Doak, 2002).

2.4 Resultados:

2.4.1 Matrices anuales

2.4.1.1 Tasa finita de crecimiento poblacional

La población de nopales silvestres (*Opuntia rastrera*) mantuvo una tasa de crecimiento poblacional (λ) mayor a uno ($\lambda > 1$; Figura 2.3) para las matrices anuales de transición poblacional de 2006-2007 y 2008-2009. En el caso de la transición correspondiente a los años 2007-2008 se reporta un ligero potencial de decremento en la población ($\lambda < 1$; Figura 2.3).

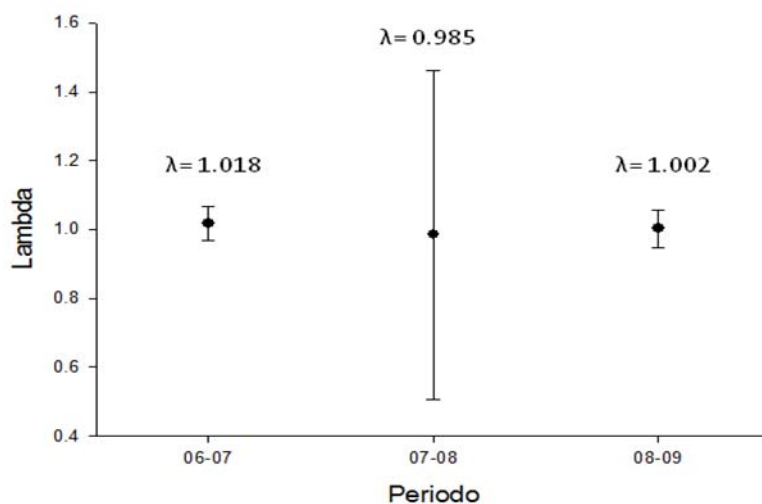


Figura 2.3. Tasa finita de crecimiento poblacional (λ) estimada de *Opuntia rastrera* para las matrices de transición 06-07, 07-08 y 08-09. Los bigotes en la gráfica indican el I.C. al 95%.

2.4.1.2 Estructura estable de tamaños

La estructura estable de tamaños proyectada en el caso de *Opuntia rastrera* difiere marcadamente para todas las transiciones (Figura 2.4) de la estructura de tamaños observada (Figuras 2.4 A-C). En el caso de la transición 06-07 solo los adultos I no difieren entre valores observados y esperados ($\chi^2 = 398.37$, g.l. = 8, $\alpha = 0.05$; Figura 2.4 A). Para la transición 07-08 de *Opuntia rastrera* todas las categorías difieren entre estructuras de tamaños observadas y esperadas ($\chi^2 = 9.16$, g.l. = 8, $\alpha = 0.05$; Figura 2.4). Para la transición

08-09, las categorías cuyos valores observados y esperados difieren son los juveniles I, juveniles II, adultos I (solamente la clase de tamaño 5), adultos II, adultos III y los adultos tres solamente en la categoría 10 (Figura 2.4).

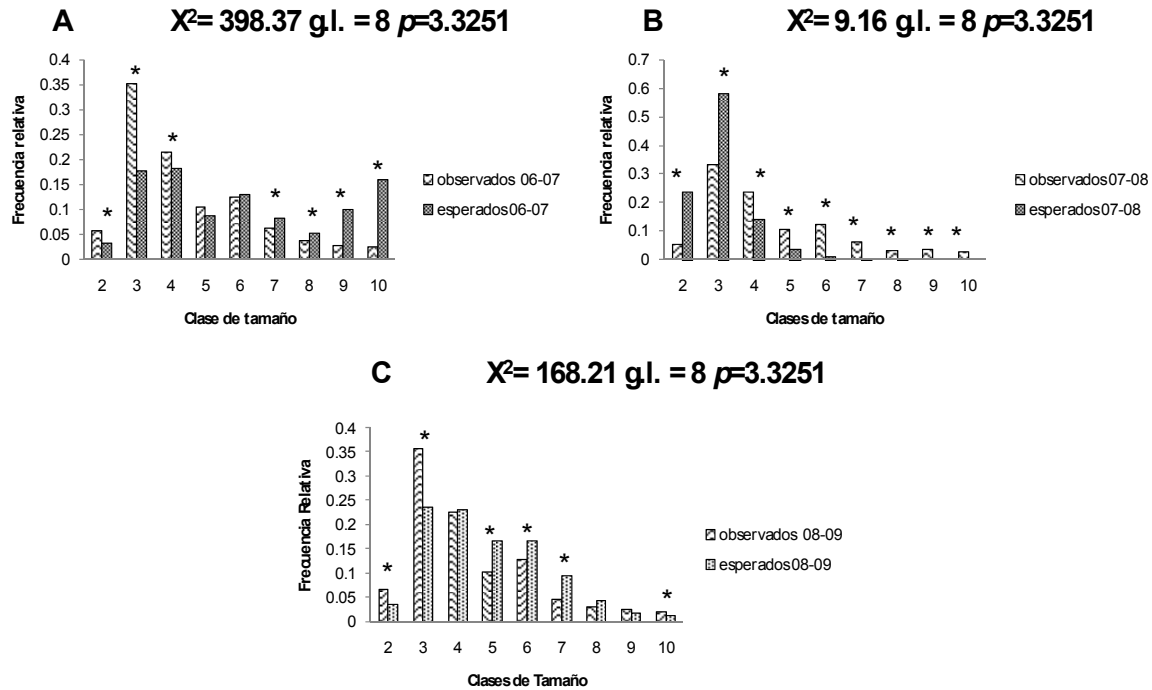


Figura 2.4. Estructura estable de tamaños observada y esperada para la población de *Opuntia rastrera* para las transiciones A) 06-07, B) 07-08 y C) 08-09. La frecuencia relativa de individuos de cada categoría donde el valor observado difiere del esperado se encuentran marcados con (*).

2.4.1.3 Análisis de sensibilidad y elasticidad

En la población silvestre observamos que los valores de elasticidad se concentran principalmente en la estasis o permanencia (E), por lo que éste es el proceso demográfico más importante, seguido por el crecimiento (C), retrogresión (R) y propagación clonal (PC) y reproducción sexual (RS) con una muy baja contribución (Figura 2.5; Anexo 2 Tablas 1, 2 y 3)

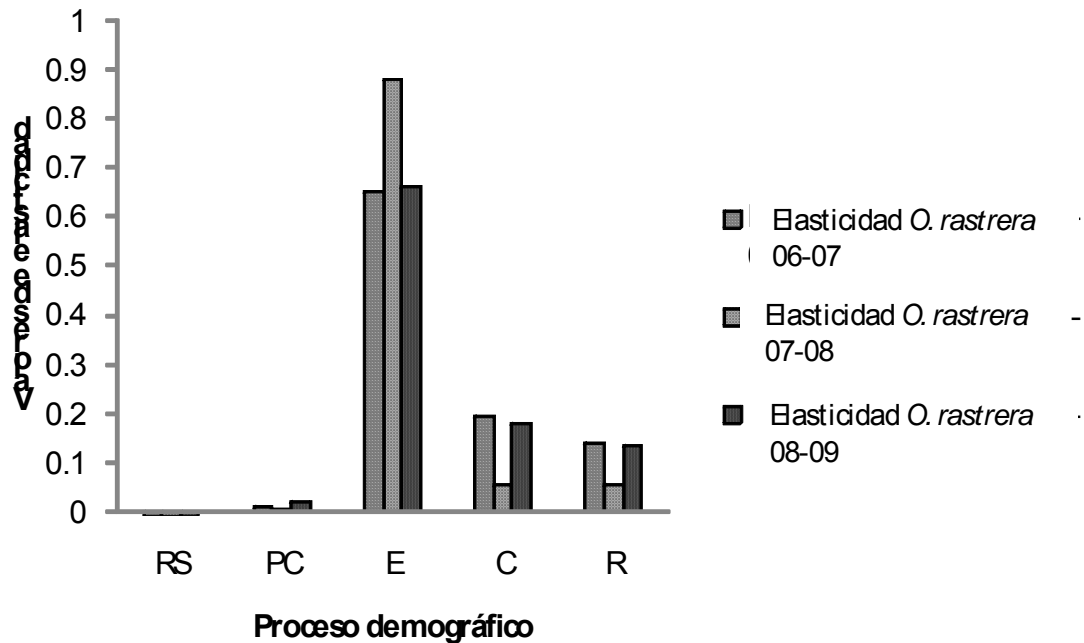


Figura 2.5. Valores de elasticidad estimados para los procesos demográficos reproducción sexual (RS), propagación clonal (PC), estasis (E), crecimiento (C) y retrogresión (R) de *Opuntia rastrera* para los años 06-07, 07-08 y 08-09.

2.4.1.4 Simulaciones de los daños causados por *Cactoblastis cactorum* sobre las poblaciones de *Opuntia rastrera*

En el caso de la población de *Opuntia rastrera* se observó que el efecto de las simulaciones de la palomilla del nopal sobre los juveniles II, adultos I, adultos II y adultos III para la primera matriz de transición (06-07) causó que λ cayera por debajo del valor de estabilidad poblacional ($\lambda < 1$; Figura 2.6). Mientras que las simulaciones del efecto de la palomilla del nopal sobre el crecimiento de los juveniles I y adultos IV comparativamente no tuvieron efecto sobre λ , ya que no causaron que ésta cruzará el valor de estabilidad poblacional ($\lambda > 1$; Figura 2.6).

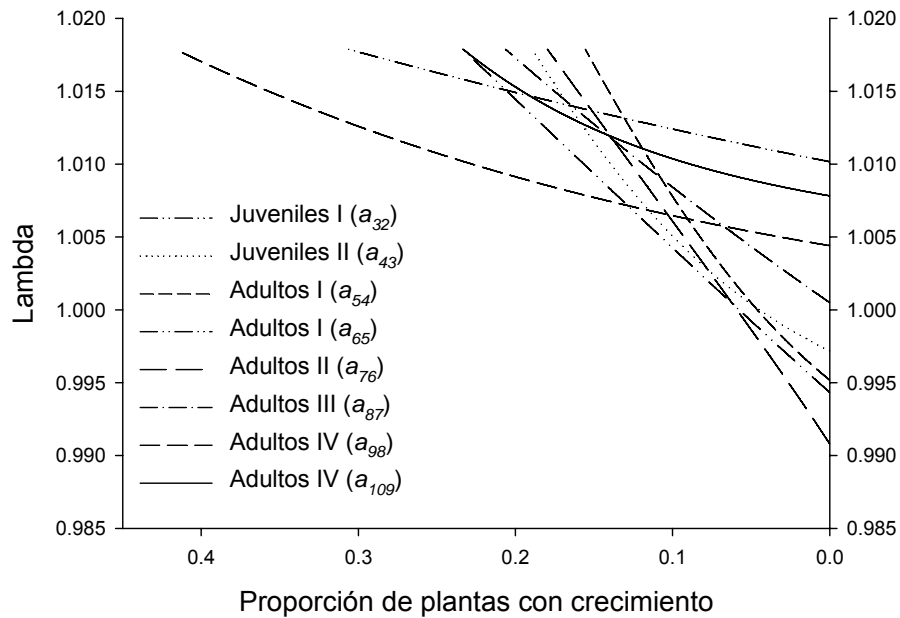


Figura 2.6. Simulaciones numéricas de *Cactoblastis cactorum* sobre el crecimiento de la población *Opuntia rastrera* para el periodo 2006-2007. $a_{32}, a_{43}, \dots, a_{ij}$ es igual a la proporción de individuos que crecen de la categoría j a la categoría i de un año al otro.

Las simulaciones de los efectos de *Cactoblastis cactorum* sobre la misma población pero para la transición del año 2007-2008 tiene un efecto diferente a la transición anterior. En este caso la simulación del efecto de la palomilla del nopal sobre el crecimiento de los juveniles I y juveniles II tiene el mayor efecto negativo sobre λ , haciendo que ésta se aleje más del valor de estabilidad poblacional. Mientras que las simulaciones de la palomilla del nopal sobre el crecimiento de los adultos I, II, III y IV tiene un efecto casi nulo sobre λ , ya que ésta se mantiene muy cercana a su valor proyectado sin daño de la palomilla del nopal. No obstante, en cualquiera de los casos el valor de λ se mantiene por debajo del valor de estabilidad poblacional (Figura 2.7).

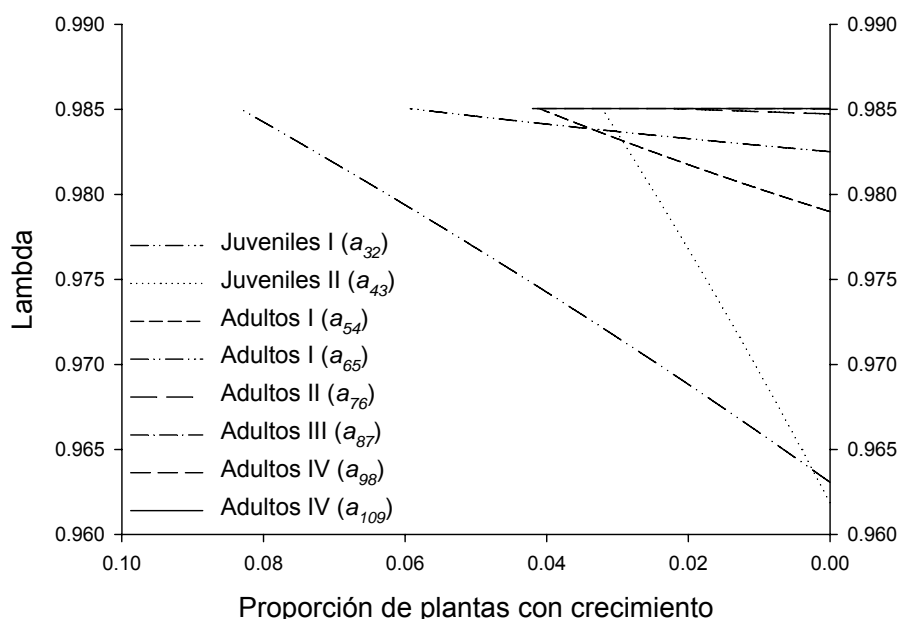


Figura 2.7. Simulaciones numéricas de *Cactoblastis cactorum* sobre el crecimiento de la población *Opuntia rastrera* para el periodo 2007-2008. $a_{32}, a_{43}, \dots, a_{ij}$ es igual a la proporción de individuos que crecen de la categoría j a la categoría i de un año al otro.

Para la transición 2008-2009 las simulaciones de *Cactoblastis cactorum* sobre el crecimiento de los adultos I (solo a_{65}) y adultos II causa que λ caiga por debajo del valor de estabilidad poblacional ($\lambda < 1$; Figura 2.8). En el caso de las simulaciones del efecto de *C. cactorum* sobre el crecimiento de los juveniles I, adultos I (solo a_{54}) y adultos II, aunque en menor grado, sigue haciendo que λ caiga por debajo del valor de estabilidad poblacional. Por último el efecto sobre λ de la simulación de *C. cactorum* sobre el crecimiento de los juveniles I y adultos IV es casi nulo debido a que no hace que λ caiga por debajo del valor de estabilidad poblacional (Figura 2.8).

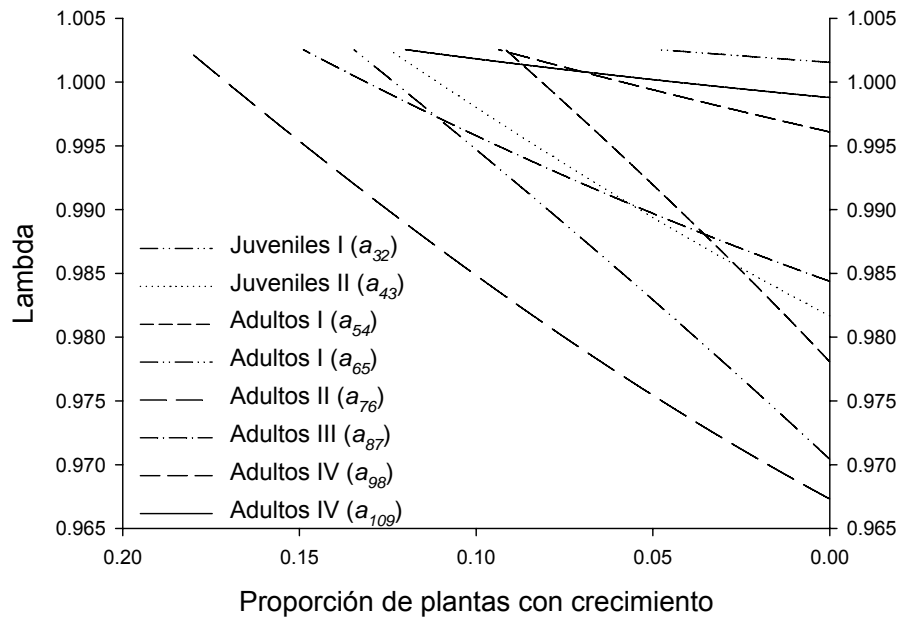


Figura 2.8. Simulaciones numéricas de *Cactoblastis cactorum* sobre el crecimiento de la población *Opuntia rastrera* para el periodo 08-09. $a_{32}, a_{43}, \dots, a_{ij}$ es igual a la proporción de individuos que crecen de la categoría j a la categoría i de un año al otro.

2.4.2 Matrices estocásticas

2.4.2.1 Tasa finita de crecimiento poblacional

Cuando se utilizó el modelo estocástico, la población de nopales silvestres (*Opuntia rastrera*) obtuvo una tasa de crecimiento poblacional (λ) menor a uno ($\lambda = 0.9769$, I.C. 95%; Figura 2.9 A) para las transiciones comprendidas en el estudio.

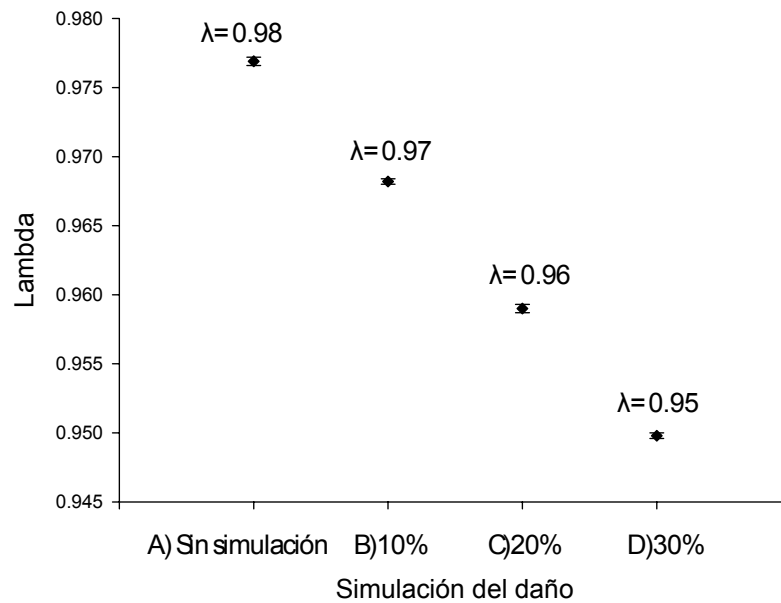


Figura 2.9. A) Tasa finita de crecimiento poblacional estimada (λ) de *Opuntia rastrera* bajo el modelo estocástico. B), C) y D) Tasa finita de crecimiento poblacional estimada (λ) de *Opuntia rastrera* con simulación del daño de *C. cactorum* bajo el modelo estocástico. B) Simulación 10% de daño en crecimiento, C) simulación 20% de daño en crecimiento y D) simulación 30% de daño en crecimiento. Los bigotes en las graficas son el I.C. al 95%.

En la proyección del tamaño poblacional total a 50 años ($t= 50$) con 5000 repeticiones independientes de la población de *Opuntia rastrera* en un ambiente estocástico se observa que la media de las proyecciones espera que la población cuente con ≈ 395 individuos (Figura 2.10 A).

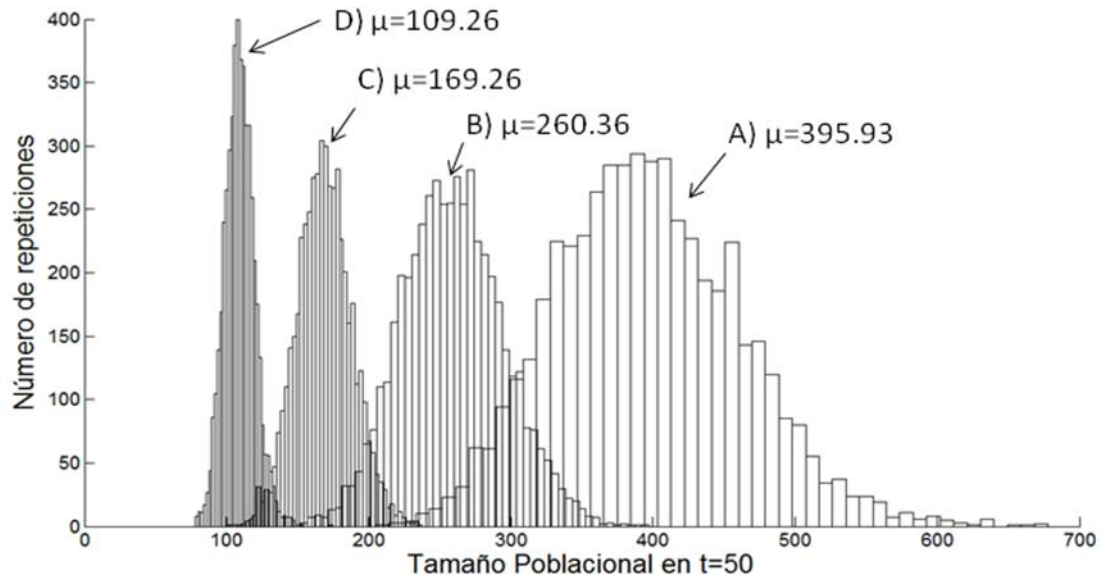


Figura 2.10. A) Simulación de la población de *Opuntia rastrera* bajo el modelo estocástico en un ambiente con condiciones ambientales independientes e idénticamente distribuidas. B) Simulación de la población de *Opuntia rastrera* con modelo estocástico y con simulación de un 10% de daño por ataque de *C. cactorum* en un ambiente con condiciones ambientales independientes e idénticamente distribuidas. C) Simulación de la población de *Opuntia rastrera* con modelo estocástico y con simulación de un 20% de daño por ataque de *C. cactorum* en un ambiente con condiciones ambientales independientes e idénticamente distribuidas. D) Simulación de la población de *Opuntia rastrera* con modelo estocástico y con simulación de un 30% de daño por ataque de *C. cactorum* en un ambiente con condiciones ambientales independientes e idénticamente distribuidas.

2.4.2.2 Simulaciones de los daños causados por *Cactoblastis cactorum* sobre las poblaciones de *Opuntia rastrera*

El efecto de la simulación del daño de la palomilla del nopal en un 10, 20 y 30% sobre todas las celdas de crecimiento de las tres matrices de transición de *Opuntia rastrera* integrado en un modelo estocástico muestra un decremento en la λ de la población (Figura 2.9 B, C y D); el decremento en la λ es mayor conforme mayor es el daño (Figura 2.9 B, C y D).

Al modelar el daño de la palomilla del nopal en 10% en el tamaño poblacional total a 50 años ($t = 50$) en el modelo estocástico con 5000 proyecciones se encontró que con base en la media de la proyecciones puede esperarse que la población sea de ≈ 260 individuos (Figura 2.10 B), que corresponde a una reducción de $\approx 34\%$ en el tamaño poblacional proyectado por el mismo modelo estocástico pero sin daño de *Cactoblastis cactorum*.

Igualmente, al modelar 20% de daño de la palomilla del nopal en la proyección del tamaño poblacional total a 50 años en el modelo estocástico, la media de las 5000 proyecciones indica que la población contaría con ≈ 169 individuos (Figura 2.10 C). Esto es una reducción de 57% en el tamaño poblacional proyectado por el mismo modelo en la misma población, pero sin daño de *C. cactorum*.

Al modelar 30% de daño de *Cactoblastis cactorum* en la población de nopales silvestres en el modelo estocástico se encontró que la media de las simulaciones del tamaño poblacional total proyecta un tamaño poblacional de ≈ 109 individuos (Figura 2.10 D). La simulación en un 30% de daño sobre el crecimiento de la palomilla del nopal sobre la población silvestre marca una reducción bajo el mismo modelo en la población sin simulación del daño de $\approx 72\%$.

2.5 Discusión

La población de *Opuntia rastrera* mantiene una λ cercana a uno en los tres años de muestreo en el modelo anual. En cambio, en las simulaciones estocásticas la población sin simulación de daño de *Cactoblastis cactorum* tiene una $\lambda < 1$. En ambos modelos la λ poblacional es afectada negativamente por el daño simulado de la palomilla del nopal. Las simulaciones del ataque de la palomilla del nopal sobre las matrices anuales tienen un efecto casi nulo, menor al 1% de cambio en λ . En contraste, el modelo estocástico reduce entre el 3 y 4% la tasa de crecimiento de la población. Además, si el daño es sobre las tasas vitales de la subdiagonal en conjunto el modelo hace decrecer a λ del 4 al 6%. No obstante las proyecciones del tamaño poblacional total con el efecto del daño de la palomilla del nopal son 34 % a 72 % más bajas en comparación con la proyección del tamaño poblacional total sin simulación del daño. Esto confirma que la palomilla del nopal tendría

un efecto negativo sobre λ y que de igual manera este impacto resultaría en un marcado decremento del tamaño poblacional.

Durante el tiempo del estudio la población estuvo conformada principalmente ($\approx 70\%$ de la población) por individuos de tamaños pequeños (≤ 15 cladodios). La fuerte presencia en la población de individuos pequeños es preocupante debido a que según lo reportado son estos individuos los que tienen mayor probabilidad de morir por ataque de la palomilla de nopal (Hoffmann *et al.* 1998 *a* y *b*). Es importante recalcar que dada la estructura de tamaños de la población se esperaría que ésta expresara una alta mortalidad en presencia de la palomilla del nopal ya que está conformada en casi 70% por individuos de tamaños menores a 15 cladodios; estos individuos tienen una probabilidad mayor al 50% de morir por ataque de la palomilla del nopal (Hoffmann *et al.* 1998 *a* y *b*). Por otro lado se esperaría que los pocos individuos presentes en la población capaces de resistir el ataque de *C. cactorum* (mayores a 15 cladodios, $\approx 30\%$ de la población), y que contribuyen mayormente a la reproducción sexual disminuyeran su presencia ya que la palomilla del nopal al atacarlos no los mata pero si provoca su fragmentación en individuos más pequeños, más susceptibles de morir y con menor contribución a la reproducción sexual (Hoffmann *et al.* 1998 *a* y *b*). Se esperaría que si las poblaciones de nopal silvestre son atacadas por *C. cactorum*, la frecuencia de plantas grandes en la población decreciera y que la densidad de plantas pequeñas <15 cladodios aumentara, causando una mayor mortalidad en la población y probablemente menor fecundidad según lo reportado por Hoffmann *et al.* (1998 *a* y *b*).

Para los tres años de estudios los valores de elasticidad más bajos fueron los de reproducción sexual y el más alto el de permanencia en una categoría, seguido por el crecimiento. El crecimiento es el proceso demográfico que se reporta con mayor daño por ataque la palomilla del nopal (Hoffmann *et al.* 1998 *ay b*), según los valores de elasticidades observados el crecimiento es el segundo proceso demográfico más importante con efecto en la λ de la población. Aunque el crecimiento no sea el proceso demográfico más importante en la población dado su impacto sobre λ si se esperaría que el daño sobre este proceso por ataque de la palomilla del nopal tuviera un efecto significativo sobre la tasa de crecimiento poblacional a corto plazo. A mediano y largo plazo se esperaría un efecto sobre la reproducción sexual por ataque de la palomilla del nopal ya que en general

se observa que entre más viejos se hacen los cladodios de una planta menos contribuyen a la reproducción sexual por generación de flores y frutos. Por lo que el daño en el crecimiento no solo afectaría a la población por el efecto sobre este proceso demográfico, sino que también se esperaría un efecto *domino* sobre otros procesos como la reproducción sexual.

No se puede señalar un único estadio que sea más susceptible que otros al daño por ataque de palomilla del nopal, debido a que en las simulaciones de la palomilla del nopal sobre las matrices anuales se puede ver que los estadios más afectados varían entre años. La variación observada en la susceptibilidad al daño de la palomilla del nopal de los estadios se debe a que todos estos tienen crecimiento y a que la palomilla del nopal afecta principalmente el crecimiento. Sin embargo hay diferencias en la probabilidad de crecimiento de un año a otro de cada estadio. Por consiguiente dependiendo de qué estadio exprese mayor crecimiento, ese será el estadio con mayor susceptibilidad de daño de *C. cactorum*. No obstante, en ninguna de las tres transiciones las simulaciones del daño de la palomilla del nopal sobre los crecimientos de los estadios más grandes (adultos IV) muestra un efecto mayor al 1% sobre λ ; en el caso de la simulación de la palomilla del nopal sobre el crecimiento del estadio más pequeño (juvenil I) solamente se observa un efecto fuerte en la transición de 2007-2008, en las otras dos transiciones el efecto es menor al 1%. Es muy probable que la baja contribución al crecimiento de estas dos categorías, aunado al hecho de que representan un bajo porcentaje de los individuos de la población haga que al simular el daño de la palomilla del nopal sobre el crecimiento de éstas no tengan un efecto marcado sobre λ .

El nivel del daño simulado en cada estadio depende de dos factores i) qué tanto crecimiento hay en las categorías lo cual incide sobre el valor de elasticidad del crecimiento y ii) qué tanto crecimiento hay en la categoría donde se simula el daño. Entre mayor sea el valor de la elasticidad para crecimiento y mayor sea la proporción de crecimientos de la categoría mayor será el efecto de las simulaciones de la palomilla del nopal sobre λ .

En las simulaciones estocásticas se proyecta que la población decrece, con o sin daño modelado de la palomilla del nopal. Con el efecto de *Cactoblastis cactorum* se observa un

decremento mayor comparado con el decremento de la población sin daño de la palomilla del nopal. Si *C. cactorum* atacara las poblaciones de nopales es muy probable que éstas se vieran afectadas según lo proyectado por el modelo. Sin embargo también se esperaría que la dinámica poblacional y estructura de tamaños de las poblaciones cambiara. Esto debido a que, como reportó Hoffman *et al.* (1998 *a y b*), el ataque de la palomilla del nopal sobre una población de *Opuntia* hace que la cantidad de plantas grandes presentes en la población decrezca y la densidad de plantas pequeñas aumente, esto último como efecto de la fragmentación de individuos más grandes. De igual manera el crecimiento seguiría siendo el proceso más afectado, sin embargo es probable que la permanencia también empezara a ser afectada, esto como efecto de la alta mortalidad por ataque de la palomilla que tienen los individuos de tallas chicas y por la fragmentación de individuos grandes.

En Sudáfrica fue observado que el reclutamiento de la población por banco de semillas era un proceso que cobraba importancia para la población en presencia de la palomilla del nopal, ya que este proceso era una fuente de individuos nuevos. Sin embargo en el caso de la población de *Opuntia rastrera* el proceso de reclutamiento de plántulas provenientes de reproducción sexual es muy bajo (en los tres años de estudios se registró una plántula proveniente de semilla en la población, obs. pers.) posiblemente por una alta herbivoría (Mandujano *et al.* 1998) o una baja en la fecundidad, germinación y reclutamiento dadas las bajas precipitaciones que se han registrado en los últimos 3 años (≈ 280 mm; Estación climatológica Lab. del Desierto Mapimí, 2009), por lo que no constituye una opción en el reclutamiento de individuos nuevos para la población en un corto plazo.

Posiblemente la palomilla del nopal no acabe a corto plazo con todas las poblaciones de nopales silvestres dada la gran extensión de éstas en México. No obstante su efecto impactaría el tamaño poblacional total, la dinámica poblacional y la estructura de tamaños llevando a las poblaciones atacadas a una situación muy precaria. El efecto que la palomilla del nopal podría causar sobre las poblaciones de nopales silvestres que son un componente ecológico de alta importancia, principalmente en ambientes áridos, sería grave ya que los nopales son importantes en la dieta y sitios de anidamiento para diversos animales como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* y *O. hemionus*), roedores (*Peromyscus* spp, *Neotoma albigula* y *Dipodomys* spp.), jabalíes (*Pecari tajacu*), lagomorfos (*Lepus*

californicus y *Sylvilagus audubonii*) y coyotes (*Canis latrans*), al igual que para la retención de suelo (González-Espinosa y Quintana-Ascencio, 1986; Russell y Felker, 1987; Mandujano *et al.* 1997; Montiel y Montaña, 2000; Nobel 2002).

Debido al grave impacto que puede tener la palomilla del nopal sobre las poblaciones silvestres de *Opuntia* y dada la gran extensión que éstas ocupan en el territorio nacional sería recomendable un monitoreo preventivo de las poblaciones de nopales en el país. La protección de las poblaciones de *Opuntia* que fuesen atacadas por *Cactoblastis cactorum* demandará la protección de los individuos grandes (>46 cladodios) ya que éstos son los que contribuyen más a la reproducción sexual, así como un monitoreo constante de individuos de tallas pequeñas (< 15 cladodios) y posiblemente la utilización de control químico en la época de crecimiento de nuevos cladodios en las poblaciones. De igual forma dada la gran extensión del género *Opuntia* en México la protección de poblaciones predominantemente clonales sería de mayor importancia, ya que las poblaciones con más reproducción sexual tienen una mayor probabilidad de incorporar individuos nuevos a la población a partir del banco de semillas, como es el caso de poblaciones de *Opuntia excelsa* que, por lo general, se reproduce sexualmente, algunas poblaciones de *Opuntia rastrera* y algunas de *Opuntia retorsa*, entre otras (Bullock y Martijena, 1998; Mandujano *et al.* 1998; Bianchi *et al.* 2000).

Por último, es necesario alentar la generación de proyectos de investigación que estudien las plagas y sus efectos sobre las poblaciones y comunidades animales y vegetales, ya que esto proveería de información que ayudaría a entender mejor los mecanismos biológicos que hacen de las plagas organismos tan nocivos y contribuiría a la generación de planes de manejo más eficaces.

3 Especie cultivada *Opuntia ficus-indica*

3.1 Introducción

3.1.1 Invasiones biológicas en cultivos

La mayoría de las plagas agrícolas son organismos sin valor económico que se encuentran en los cultivos, que surgen principalmente de taxa con historias de vida de tipo ruderal (Baker, 1974). En la agricultura un organismo es considerado una plaga solamente cuando ha alcanzado ciertas densidades poblacionales, independientemente de si es o no nativo de la región (Hill, 1987). Por lo tanto los programas de manejo de plagas en tierras cultivables tienen como fin disminuir su densidad poblacional por debajo de los niveles considerados como peligrosos para los cultivos por la depredación o competencia con las plantas de cultivo (Hill, 1987).

Los métodos de control de plagas en cultivos deben hacerse teniendo en cuenta la biología y ecología de las plagas y de las especies cultivadas (Davis *et al.* 2004). No obstante, actualmente el control de plagas sigue siendo a partir de la creación de condiciones ambientales menos favorables para los organismos invasores a través de métodos físicos y principalmente químicos (e.g. aplicación de pesticidas y remoción física de los organismos invasores) con el fin de disminuir la densidad poblacional al reducir su natalidad, aumentar su mortalidad o su tasa de emigración fuera de las áreas donde se realiza el control; solamente en raros casos se tiene contemplada la erradicación total de las plagas agrícolas (Hill, 1987).

Los métodos químicos son los más difundidos y muchas veces tienen un impacto ecológico y humano importante sin lograr el control efectivo de la plaga en cuestión (Hill, 1987). De hecho el uso indiscriminado de herbicidas y pesticidas no ha eliminado el problema de las plagas en los cultivos, y ha contribuido al aumento de los costos económicos y ecológicos de los cultivos al crear variedades de organismos resistentes a agentes químicos diversos (le Baron y Gressel, 1982; Firbank y Watkinson, 1986).

Existen otros métodos de control de plagas en cultivos utilizados como alternativa al uso de químicos. Estos métodos buscan crear interacciones negativas del cultivo hacia las malezas

para disminuir la emergencia de plántulas, la generación de biomasa y la producción de semillas de los organismos nocivos para los cultivos. Algunos ejemplos de éstos son el control de malezas en cultivos a través de la interferencia del cultivo con las malezas, la rotación de cultivos, el labrado selectivo y la remoción manual de las malezas (Parish 1990, Jordan, 1993; Liebman y Dyck, 1993; Jordan et al 1995; Mertens *et al.* 2002). Otros métodos que aunque poco difundidos en el manejo de cultivos y sus plagas han demostrado su eficacia en el manejo de poblaciones naturales, son la aplicación de modelos matriciales poblacionales para conocer el impacto de las características de los sistemas de cultivo (tipo de abono utilizado y tiempo de labranza y cultivo) sobre el manejo de las malezas y la utilización de controles biológicos (Wapshere *et al.* 1989; Davis *et al.* 2004).

3.1.2 Controles biológicos en cultivos

Los controles biológicos son utilizados principalmente en ambientes naturales, donde por la extensión de la especie que funge como plaga o del ecosistema y las especies atacadas, el control químico o físico utilizado usualmente en sistemas agrícolas es económica o humanamente inoperable. En el caso de los sistemas cultivados el uso de controles biológicos es escaso, sin embargo los tipos de controles biológicos que se pueden utilizar son más variados que en los sistemas naturales debido a que el área de aplicación es más limitada que en éstos y por ello más controlable. Ejemplo de lo anterior es el uso de agentes de control biológico con especificidad de hospedero, liberación periódica agentes de control biológico producidos masivamente para controlar una plaga por tiempo limitado, esfuerzos de conservación dirigidos a organismos que son enemigos naturales de plagas y la manipulación artificial de enemigos naturales de las plagas, típicamente vertebrados, que controlan malezas (Wapshere *et al.* 1989). Un ejemplo de la utilización de organismos para el control de plagas en sistemas cultivados es la utilización de gansos domésticos para el control de malezas en cultivos de algodón (Mayton *et al.* 1945; Kasasian, 1969), fresas (Doll, 1981; Cramer, 1992), menta, cebolla y papas, entre otros (Wurtz 1995); también se han utilizado nemátodos entomopatogénicos para el control de plagas de cultivo (e.g. la utilización nemátodos para el control de la mosca de los hongos (Diptera: Sciaridae) en cultivos de *Agaricus bisporus* (Rinker *et al.* 1995; Fenton et al 2001). De la misma manera se han utilizado microorganismos para aumentar la mortalidad del banco de semillas de diferentes especies de malezas en los cultivos, como lo propuso Kremer (1993).

Un ejemplo de control biológico muy importante a nivel mundial por los niveles de efectividad que alcanzó fue la utilización de *Cactoblastis cactorum* para el control de diferentes especies de *Opuntia* en diversos países del mundo (Tuduri, *et al.* 1971; Habeck y Bennett; 1990; Zimmermann, *et al.* 2000; Zimmermann, 2004). Cabe mencionar que el control de *Opuntia* con la palomilla del nopal no planteaba ningún riesgo en esas regiones, dado que la familia botánica a la que pertenecen estas especies es americana y en todos los casos se trataba de especies introducidas.

El caso más asombroso del su exitoso impacto de esta palomilla sobre poblaciones del género *Opuntia* es el de su utilización en el control de diferentes especies de nopales en Australia, donde la palomilla del nopal consumió alrededor de 70 a 95% de 30, 000 ha infestadas con nopal en 20 años (Ramaley, 1940). Debido al éxito obtenido en Australia, la palomilla del nopal fue llevada a África en 1927 para controlar la invasión de nopales en sitios donde había sido introducido. Posteriormente, la palomilla fue llevada a otras regiones como la Isla Nevis en el sur del Caribe en 1957, donde empieza el área de distribución de algunas cactáceas endémicas. En el Caribe, *Cactoblastis cactorum* se dispersó naturalmente y fue también dispersado intencionalmente, desde la Isla Nevis fue llevada a Montserrat y a Antigua en 1962, y se introdujo naturalmente a San Kitts e ilegalmente a las islas Vírgenes, E. U. A (Zimmermann, *et al.* 2000). Posteriormente fue encontrada en Puerto Rico en 1963 (Tuduri, *et al.* 1971), al igual que en Haití, República Dominicana y en Jamaica y en Cuba en 1988 (Stiling. 2004). Para el año de 1989 fue detectado en las costas de Florida (Habeck y Bennett; 1990). En el último trimestre de 2006 SENASICA (Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria) dio aviso de la presencia de la palomilla del nopal en Islas Mujeres, Quintana Roo, y en 2007 en Isla Contoy, Quintana Roo (SENASICA, 2007).

Cactoblastis cactorum es un insecto fitófago sudamericano, especialista en el género *Opuntia*. Generalmente en las poblaciones se encuentran más machos que hembras (Zimmermann *et al.*, 2004). La hembra se aparea el primer o segundo día después de salir de la pupa (Zimmermann *et al.*, 2004). La palomilla adulta vive aproximadamente nueve días, durante los cuales no se alimenta, tiene hábitos nocturnos y evita volar durante el día, y finalmente oviposita alrededor de 88 a 188 huevecillos dispuestos en forma de bastón que simulan una espina de nopal (Zimmermann *et al.*, 2004). Generalmente los huevecillos eclosionan durante el día, las larvas abren una entrada común a través de la epidermis y la savia mucilaginosa del nopal. Una vez al interior del nopal se alimentan en colonias, emigrando a veces de un cladodio a otro. Al madurar dejan el cladodio individualmente, caen al piso y en éste tejen capullos, de los cuales emergerán como palomillas (Zimmermann *et al.*, 2004). En su lugar de origen *C. cactorum* presenta hasta dos generaciones por año, pero en sitios con climas más cálidos, como en Florida, se han

observado hasta tres generaciones, que no se traslapan, por año (Habeck y Bennett, 1990), es decir, presenta ciclos de vida más rápidos.

El daño potencialmente letal que puede causar *Cactoblastis cactorum* sobre diversas especies de nopales se debe a varias características del insecto como son: su voracidad, ya que pueden consumir hasta 2 pencas por día, el carácter gregario de las larvas, lo cual intensifica su poder destructivo, y el que al perforar cladodios jóvenes, no lignificados, para alimentarse permite la entrada de otras infecciones que pueden causar la muerte del nopal (Zimmermann, *et al.* 2004). La palomilla del nopal tiene una preferencia de oviposición y consumo de especies con espinas conspicuas, de tamaño pequeño o de hábito rastrero y de individuos pequeños de especies arborescentes de nopales (Zimmermann, *et al.* 2004).

3.1.3 Modelos demográficos en cultivos

Una importante herramienta para el desarrollo de nuevos planes de manejo es la utilización de modelos poblacionales que proyecten los posibles resultados de la presencia de plagas y de estrategias de manejo de éstas y de los cultivos (Mortimer y Firbank, 1983). Esto es debido principalmente a que los modelos poblacionales, en especial los matriciales, ofrecen una manera concisa y analítica para simular el crecimiento de poblaciones estructuradas sobre tiempos discretos (Caswell, 2001). De hecho los modelos poblacionales matriciales han sido utilizados con mucho éxito en la biología de la conservación (Morris y Doak, 2002) y en el estudio de la ecología de poblaciones (Caswell, 2001; de Kroon, 2001, Mandujano *et al.* 2001, 2007).

Una de las ventajas del uso de modelos matriciales poblacionales para el desarrollo de programas de manejo de plagas agrícolas es la facilidad con que se puede integrar a estos modelos los efectos de distintos manejos de los cultivos sobre las plagas, al igual que los efectos de los estadios del ciclo de vida de las plagas sobre los cultivos (Davis *et al.* 2004). Los modelos poblacionales aplicados al manejo de cultivos proveen de información acerca de las tasas de crecimiento poblacional de los cultivos y plagas bajo diferentes condiciones de manejo o infestación (Davis *et al.* 2004). Algunos ejemplos de la utilización de herramientas demográficas para el manejo de cultivos son el desarrollo de modelos matriciales de proyección poblacional para conocer el impacto de la extracción de semillas en el reclutamiento y dinámica poblacional del árbol de la nuez de Brasil (*Bertholletia excelsa*; Zuidema y Boot, 2002); la realización de un modelo demográfico hecho por Jordan *et al.* (1995) que integra procesos demográficos en el banco de semillas, al igual que las profundidades a las que se encuentran las semillas en los suelos y la rotación de cultivos a los modelos poblacionales matriciales de algunas malezas en cultivos para proponer un mejor manejo de las malezas en éstos; la aplicación de análisis de perturbaciones prospectivas y retrospectivas sobre matrices poblaciones periódicas de una maleza (*Setaria faberi*) de cultivos de trigo y soya, integrando el efecto del abono y labranza sobre la dinámica poblacional de *S. faberi* realizado por Davis *et al.* (2004), entre otros.

3.1.3 Importancia económica y agrícola de los nopales

Las cactáceas son nativas de América y se encuentran especialmente en regiones semiáridas o áridas (Bravo-Hollis, 1978). El género *Opuntia* es muy importante en México. Desde el punto de vista social, las especies de nopal han sido relevantes desde el desarrollo de los pueblos indígenas prehispánicos, siendo primordiales en la formación de núcleos humanos en regiones áridas y del centro de México (Bravo-Hollis, 1978; Nobel, 2002). Las especies son conspicuas en símbolos históricos, tradicionales y civiles, como el código Mendoza y la bandera de México (Bravo-Hollis, 1978; Mandujano *et al.* 2007). Económicamente, México produce aproximadamente 1 157 332 toneladas de nopales por año, lo cual genera un ingreso aproximado por productos y subproductos (nopal verdura, nopal forrajero y tuna) de *Opuntia* de alrededor de \$2 253 029 960 pesos mexicanos por año (SAGARPA, 2007). Actualmente los nopales son parte importante de la alimentación y la economía de autoconsumo o venta local en muchas regiones de México, principalmente las rurales (Kerstupp *et al.* 2001; Soberón *et al.* 2001), aunque se desconocen los ingresos que esta última actividad genera. Debido a las características biológicas de la palomilla del nopal y la gran importancia agrícola, económica, nutricional y social de las especies del género *Opuntia*, es preocupante su entrada a México. Por ello un primer acercamiento preventivo ante la posible entrada de la palomilla del nopal a México fue la realización de mapas del área de distribución potencial de especies de *Opuntia* en México susceptibles a su ataque. Dentro de las especies incluidas en el estudio se encontraban las especies pertenecientes a la serie *Ficus-indicae*, que son las especies más cultivadas a lo largo del territorio mexicano y en el mundo. Con la realización de los mapas de distribución de las especies de *Opuntia* se esperaba conocer: i) qué zonas tienen una mayor riqueza de especies de nopales susceptibles al ataque de *Cactoblastis cactorum* (se consideraron especies susceptibles de daño a las ya atacadas por la palomilla del nopal y las especies con parecido morfológico a las primeras) y ii) en qué regiones del país se encuentran las especies de nopales que han sido atacadas en otros países por la palomilla del nopal. Las especies fueron divididas en especies con intensidad de daño por ataque de *C. cactorum* alto, medio y bajo según lo reportado en la literatura (Anexo 1; Flores-Moreno, 2007; Zimmermann, 2004). El estudio muestra, para la única especie cultivada (*Opuntia ficus-indica*) para la que se encontró

información, que es altamente susceptible al ataque de la palomilla del nopal (Zimmermann, 2004) y una mayor abundancia de *O. ficus-indica* en los estados de Zacatecas, San Luis Potosí, Aguascalientes, este de Jalisco, noreste de Michoacán, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, México, D.F., Veracruz y Oaxaca (Flores-Moreno, 2007). La distribución de las especies de *Opuntia* que pueden sufrir un alto impacto por un ataque de *C. cactorum* fue proyectada hacia el centro, centro norte y sureste de México, lo cual coincide parcialmente con la distribución proyectada de *Opuntia ficus-indica*, (Flores-Moreno, 2007). En este trabajo se estima el nivel de impacto que *C. cactorum* podría tener en poblaciones cultivadas de *Opuntia ficus-indica* usando modelos matriciales poblacionales, con el fin de proveer de una base para la creación de planes de manejo de posibles epidemias de palomilla de nopal en dichas poblaciones de nopales.

3.2 Objetivos particulares

- (i) Determinar qué estadio de la población es el más susceptible al ataque de la palomilla del nopal
- (ii) Modelar el ataque de *Cactoblastis cactorum* sobre la población de nopal cultivado
- (iii) Observar cómo es afectada la tasa de crecimiento poblacional (λ)
- (iv) Inferir el nivel de riesgo al que se encuentran sujeta la población
- (v) Determinar si los procesos demográficos a los que λ es más sensible son los que son más susceptibles o más afectados por la palomilla del nopal.

3.3 Material y Métodos

3.3.1 Especie de estudio

Opuntia ficus-indica es una especie ampliamente cultivada en México. Esta especie se distribuye en los estados de Aguascalientes, Chihuahua, Coahuila, D.F., Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Tlaxcala y Zacatecas (Bravo-Hollis 1978; Nobel, 2002; Guzmán, Arias y Dávila, 2003;). Es una planta arborescente que mide de 3 a 5 m de altura. Su tronco es leñoso con 0.6 a 1.5 m de altura y 20 a 30 cm de diámetro. Sus cladodios son de oblongos a obovados de 30 a 60 cm de largo y de 20 a 40 cm de ancho con un grosor de 1.9 a 2.8 cm. Su color es verde opaco e integran ramas de varios artículos, formando una copa muy ramosa. Las areolas están de 2 a 5 cm de distancia entre sí, son pequeñas y angostamente elípticas, miden de 2 a 4.5 mm de largo y 3 mm de ancho, generalmente carecen de espinas y cuando se presentan son escasas y pequeñas, las gloquidas son numerosas, amarillas y caducas. *Opuntia ficus-indica* ha sufrido de un alto impacto de la palomilla del nopal en poblaciones presentes en Sudáfrica (Zimmermann, 2004).

3.3.2 Población de estudio

La población estudiada de *Opuntia ficus-indica* se encuentra localizada en una parcela de aproximadamente 50 x 100 m en Tlalnepantla, Morelos (N 19° 00' 00.4'', O 98° 59' 16.82''). La población cultivada se categorizó en seis categorías de tamaño (1-7, 8-10, 11-13, 14-17, 18-19, ≥ 20). La categorización fue determinada conforme a diferencias en la producción de pencas cosechables entre categorías. Se realizaron visitas a la población cultivada trimestralmente durante un año con el fin de observar su comportamiento. En cada individuo se registró el número de cladodios producidos en años anteriores, el número de cladodios producidos recientemente y la mortalidad, debido a que esta población sólo tiene propagación vegetativa. La población solo tiene propagación vegetativa ya que no se le permite reproducirse sexualmente por el tipo de manipulación a la que está sujeta. Para facilitar el entendimiento de la información demográfica por categorías de tamaño a lo

largo del texto las categorías de tamaño de la población de *O. rastrera* fueron divididas en cuatro tipos diferentes (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Categorías de tamaño por número de cladodios utilizadas en la construcción de las matrices demográficas divididas cualitativamente en tipos pequeñas y medianas (categorías que contienen individuos que tienen alta probabilidad de morir por ataque de *C. cactorum*) y grandes (categorías con tamaños de individuos con baja probabilidad de morir por ataque de *C. cactorum*).

Categoría	Categoría de estado (número de cladodios)	Tipo
1	1-7	Pequeñas I
2 y 3	8-10 y 11-13	Pequeñas II
4	14-17	Medianas
5 y 6	18-19 y ≥ 20	Grandes

3.3.3 Matrices de transición

Con base en la información de los censos poblacionales se construyeron las matrices de transición de clases de tamaño (Lefkovich, 1965) para la población de *Opuntia ficus-indica*. Las matrices de transición **A** contienen la contribución de un individuo de la clase j a otra clase (i) en un intervalo de tiempo determinado (de t a $t+1$; Silvertown *et al.* 1993). Esto se expresa como el coeficiente a_{ij} , donde i puede tomar los valores 1, 2, j , ..., k (Silvertown *et al.* 1993). Si hay k clases, entonces la matriz **A** es un arreglo rectangular de $k \times k$ clases (Gotelli, 2008). Cada columna de la matriz **A** es la clase de tamaño en el tiempo t y cada renglón es la clase de tamaño en el tiempo $t+1$ (Gotelli, 2008). Cada entrada en la matriz representa un cambio en el número de individuos de una clase a otra (Gotelli, 2008). En el caso de esta población de estudio la unidad de tiempo utilizada son los trimestres. Los

trimestres divididos por estaciones (primavera, verano, otoño e invierno), fueron escogidos como unidad de tiempo debido a que la estacionalidad es la única variación temporal que se espera esté presente la población. Esto se espera ya que el ambiente no varía de manera azarosa y por tanto las tasas vitales de la población tampoco, la falta de este tipo de variación interanual se debe al cuidado antropogénico que tiene la población de estudio. El tamaño de la población cuando ha transcurrido una unidad de tiempo es igual al producto de la matriz \mathbf{A} por un vector \mathbf{n} ($\mathbf{n}_{t+1}=\mathbf{A}\mathbf{n}_t$; Caswell, 2001); el valor propio (eigenvalor) positivo dominante de la matriz \mathbf{A} es equivalente a la tasa finita de crecimiento poblacional (λ ; Caswell, 2001). El eigenvector derecho (\mathbf{w}) estima la estructura estable de tamaños de la población y el eigenvector izquierdo (\mathbf{v}) estima el valor reproductivo en las categorías de tamaño (Caswell, 2001).

Las matrices de transición poblacional dividen los componentes demográficos de los ciclos de vida en diferentes compartimentos (Silvertown, *et al.* 1993; Figura 3.1). Normalmente en una matriz de transición poblacional el primer renglón representa la fecundidad (Figura 2.1). Sin embargo, la población de *Opuntia ficus -indica* estudiada solo cuenta con propagación vegetativa. Por lo tanto, para describir de la manera más precisa posible el comportamiento de la población estudiada y mantener la conectividad de la matriz se dividió el crecimiento en dos componentes: crecimiento cosechable (el crecimiento del cual proviene el nopal verdura) y crecimiento (crecimiento del cual proviene las pencas que permanecerán en el individuo). En el primer renglón podemos encontrar las contribuciones a la población por crecimiento cosechable de cada clase (Figura 3.1), ya que en esta población no existen las contribuciones por fecundidad. Los elementos de la supradiagonal (componentes de la matriz entre el primer renglón y diagonal principal) contienen las probabilidades de sobrevivir y decrecer a una clase menor o retrogresión (Figura 3.1; Silvertown *et al.* 1992). En la diagonal principal están las tasas de sobrevivencia y permanencia en una misma clase o estasis (Figura 3.1; Silvertown *et al.* 1992). Por último, los elementos de la subdiagonal (elementos por debajo de la diagonal principal) representan la probabilidad de sobrevivir y crecer a una clase de mayor tamaño (Figura 3.1; Silvertown *et al.* 1992).

$$\begin{bmatrix} P_{11} + CC_{11} & CC_{12} & CC_{13} & CC_{14} & CC_{15} \\ C_{21} & P_{22} & R_{23} & R_{24} & R_{25} \\ C_{31} & C_{32} & P_{33} & R_{34} & R_{35} \\ C_{41} & C_{42} & C_{43} & P_{44} & R_{45} \\ C_{51} & C_{52} & C_{53} & C_{54} & P_{55} \end{bmatrix}$$

Figura 3.1. Matriz de proyección poblacional de *Opuntia ficus-indica* dividida en sus diferentes componentes demográficos. En la matriz los componentes CC_{ij} representa las contribuciones por clase por crecimiento cosechable, R_{ij} son las proporciones de individuos que decrecen, P_{ij} son las probabilidades de permanencia o estasis en una categoría y C_{ij} son las probabilidades de sobrevivir y crecer a una categoría de mayor tamaño.

Para obtener la contribución a la tasa finita de crecimiento de los procesos demográficos (crecimiento, permanencia, regresión a un tamaño menor y crecimiento cosechable) se hicieron matrices de sensibilidad y elasticidad (Caswell, 2001; Caswell, *et al.* 1984; de Kroon *et al.* 1986). La sensibilidad (s_{ij}) es una medida absoluta del cambio producido en λ por los cambios absolutos en cada elemento de la matriz \mathbf{A} . Los elementos de la matriz de sensibilidad $\mathbf{S} = \{s_{ij}\}$ pueden ser calculados de los eigenvectores asociados a λ ($s_{ij} = \partial\lambda/\partial a_{ij} = v_i w_j / \mathbf{w} \cdot \mathbf{v}$) donde v_i y w_j corresponden, respectivamente, al i -ésimo y j -ésimo valores de los vectores dominantes izquierdo (\mathbf{v}) y derecho (\mathbf{w}); y $\mathbf{w} \cdot \mathbf{v}$ es el producto (un escalar) de los eigenvectores izquierdo y derecho (Caswell, 2001). Por su parte la elasticidad $\mathbf{E} = \{e_{ij}\}$ mide el cambio proporcional en λ producido como consecuencia de un cambio proporcional en cada uno de los coeficientes de la matriz \mathbf{A} , y puede calcularse de las matrices \mathbf{A} y \mathbf{S} como: $e_{ij} = (a_{ij} \partial\lambda) / (\lambda \partial a_{ij}) = (a_{ij}/\lambda) (s_{ij})$. La suma de todas las elasticidades siempre es uno ($\sum \sum e_{ij} = 1$; Caswell *et al.* 1984; de Kroon *et al.* 1986; Grant y Benton, 2000; Heppel *et al.* 2000; Caswell, 2001; de Kroon *et al.* 2001). Al igual las elasticidades pueden ser sumadas por componentes demográficos para comparar la importancia relativa de los diferentes componentes demográficos, por ejemplo del crecimiento cosechable con respecto a la retrogresión (Silvertown *et al.* 1993).

3.3.4 Modelos matriciales periódicos

La población de *Opuntia ficus-indica*, como ya se mencionó, es una población que se espera solo presente variación temporal estacional. Este tipo de variación se considera una variación temporal periódica, ya que las fases que la componen se repiten en secuencia (i.e. primavera-verano-otoño-invierno-primavera-...-invierno). Un modelo matricial periódico supone que la variación ambiental es cíclica y periódica (Caswell, 2001). La dinámica de la población en un ciclo es descrita por el producto de la matriz periódica:

$$\mathbf{n}_{(t+m)} = [\mathbf{B}^{(m)} \mathbf{B}^{(m-1)} \dots \mathbf{B}^{(1)}] \mathbf{n}_{(t)}$$

$$\mathbf{n}_{(t+m)} = \mathbf{A}^{(h)} \mathbf{n}_{(t)}$$

donde cada matriz $\mathbf{B}^{(m)}$ corresponde a una fase del ciclo que contiene m fases (matrices de transición), y donde $\mathbf{A}^{(h)}$ es la matriz producto que proyecta la población a través de todo un ciclo empezando en la fase h (Caswell, 2001). En este caso, cada fase dura una estación (primavera, verano, otoño e invierno) y se asumió que el ciclo tenía una duración de un año. Hay tantas matrices \mathbf{A} como fases m ($h = 1, 2, \dots, m$; $\mathbf{A}^{(h)} = \mathbf{A}^{(1)}, \mathbf{A}^{(2)}, \dots, \mathbf{A}^{(m)}$; Caswell, 2001). Las entradas a_{ij} de la nueva matriz $\mathbf{A}^{(h)}$ están compuestas de los procesos demográficos originales (crecimiento cosechable, permanencia, crecimiento, regresiones). Aunque en general habrá diferencias entre matrices $\mathbf{A}^{(h)}$, el hecho de que tengan un ciclo periódico hace que todas tengan la misma tasa finita de crecimiento (λ) sobre todo el ciclo ($\lambda = \lambda^{(h)}$). A diferencia de λ , la proyección de la estructura de tamaños ($\mathbf{w}^{(h)}$) y del valor reproductivo ($\mathbf{v}^{(h)}$) dependen del punto de observación dentro del ciclo (Caswell, 2001).

Para estimar la sensibilidad y elasticidad de λ para cada fase del ciclo en este caso se deben calcular 4 matrices $\mathbf{A}^{(h)}$ ($m=4$) y $m\mathbf{S}_A^{(h)}$ de sensibilidad para cada ciclo empezando en el periodo 1y terminando hasta el m -ésimo periodo (Caswell, 2001). La sensibilidad de λ a cambios en cada entrada de las matrices en el ciclo ($\mathbf{B}^{(h)}$) es calculada como

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

excluyendo $\mathbf{B}^{(h)}$ y donde T indica el transpuesto del producto matricial. Los valores correspondientes de elasticidad son calculados como

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

donde $b_{ij}^{(h)}$ es cada entrada de la matriz $\mathbf{B}^{(h)}$ (Caswell, 2001).

3.3.5 Simulaciones de los daños causados por *Cactoblastis cactorum* sobre las poblaciones de *Opuntia*

Los daños causados por *C. cactorum* a las poblaciones de *Opuntia* fueron tomados de dos estudios realizados en el Parque Nacional de Kruger (PNK), Sudáfrica (Hoffmann *et al.* 1998a, Hoffmann *et al.* 1998b). En éstos se reporta que *Cactoblastis cactorum* tiene una preferencia de infestación hacia plantas de mayor talla causando un daño moderado al provocar que éstas se fragmenten (Hoffmann *et al.* 1998a, Hoffmann *et al.* 1998b). La palomilla del nopal causa que la densidad de plantas grandes con capacidad de reproducción sexual (≥ 28 cladodios) disminuya en las poblaciones atacadas y la de plantas pequeñas (≤ 14 cladodios), más vulnerables a ser completamente destruidas por la palomilla del nopal aumente (Hoffmann *et al.* 1998a, Hoffmann *et al.* 1998b; Figura 2.2 A, B, C y D). En los estudios realizados se observó que después de dos años de haber introducido *C. cactorum* en las poblaciones de *Opuntia* en el PNK el tamaño promedio de las plantas en las poblaciones decreció hasta estabilizarse en 10 cladodios (Hoffmann *et al.* 1998b; Figura 2.2 B). Ninguna planta ≥ 15 cladodios fue destruida en su totalidad por ataque de la palomilla del nopal (Hoffmann *et al.* 1998b, Figura 2.2 C). En ambos estudios fue observado que la recuperación de las poblaciones de *Opuntia* dependía principalmente del banco de semillas provenientes de la reproducción sexual y que el proceso demográfico principalmente afectado por la palomilla del nopal era el crecimiento, al que abatía a menos de 2.2 cladodios planta/año (Hoffmann *et al.* 1998, Hoffmann *et al.* 1998b; Figura 2.2 D).

Los niveles de daño reportados por Hoffmann *et al.* (1998 a y b) fueron tomados como base para modificar los procesos demográficos de las matrices de transición calculadas para la especie de nopal cultivado (*Opuntia ficus-indica*). El objetivo fue determinar en qué medida la λ de la población de estudio era afectada por el tipo de daño (i.e., consumo de cladodios nuevos en las diferentes categorías de tamaño) que podrían llegar a experimentar

si las atacara la palomilla del nopal. De esta forma es posible identificar qué tan susceptible sería la población cultivada en el caso de que hubiera un ataque de la palomilla del nopal. Hasta el momento se ha reportado que el proceso principalmente afectado por la palomilla del nopal en poblaciones de *Opuntia* en otras partes del mundo (incluyendo el PNK) es el crecimiento, debido a que *C. cactorum* se alimenta principalmente de cladodios jóvenes no lignificados (Zimmermann *et al.* 2000, Zimmermann *et al.* 2004).

Debido a que el crecimiento parece ser el proceso demográfico mayormente afectado por la palomilla del nopal, se hicieron simulaciones numéricas para explorar cómo los cambios en las entradas de crecimiento cosechable de la matriz afectan la tasa finita de crecimiento (λ). En el caso de la población de *Opuntia ficus-indica* el crecimiento cosechable se encuentra en el primer renglón de la matriz. Esto se debe a que la población no tiene reproducción sexual, por lo que la proporción de crecimientos cosechables fueron tomados como fecundidad vegetativa. Los elementos a_{1j} (i.e., a_{12} , a_{13} ..., a_{16}) fueron modificados por separado. Ya que estas entradas de la matriz no son proporciones sino números enteros, éstos fueron modificados desde un valor de 1 hasta el valor de fecundidad vegetativa observado en la entrada a_{1j} . A cada cambio de a_{1j} de fecundidad vegetativa se estimó el valor resultante de la tasa finita de crecimiento poblacional. En cada caso se graficaron los valores de λ contra las modificaciones de cada entrada de fecundidad vegetativa de la matriz para observar el efecto del cambio por separado para cada una de las categorías de tamaño. Este procedimiento se realizó para las matrices trimestrales de transición de *O. ficus-indica*. De manera similar, los elementos a_{1j} (i.e., a_{12} , a_{13} ..., a_{16}) fueron disminuidos en conjunto en un 10, 20 y 30% en las cuatro matrices de transición de la especie. Esto se hizo con el fin de realizar un modelo periódico para cada una de las disminuciones porcentuales contempladas, donde si la modificación era en un 10%, entonces todos los componentes a_{1j} de todas las matrices se modifican en ese porcentaje. Con las matrices modificadas en un 10, 20 ó 30% en las casillas de fecundidad vegetativa (a_{1j}) se estimó el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional con el modelo periódico. En cada caso (10, 20 ó 30% de modificación en la fecundidad vegetativa de las matrices de transición) se obtuvieron los valores de λ para observar el efecto de la simulación del ataque de la palomilla del nopal en la tasa finita de crecimiento poblacional de *O. ficus-indica*.

3.4 Resultados

3.4.1 Matrices trimestrales

3.4.1.1 Tasa finita de crecimiento poblacional

La población de nopales cultivados (*Opuntia ficus-indica*) mantuvo una tasa de crecimiento poblacional (λ) mucho mayor a uno ($\lambda \geq 4$; Figura 3.1) para todas las matrices de transición poblacional; en los periodos con menor productividad (septiembre y diciembre) λ estuvo cercana a cuatro y en los de mayor productividad (junio y marzo) λ estuvo cercana a ocho o nueve (Figura 3.1).

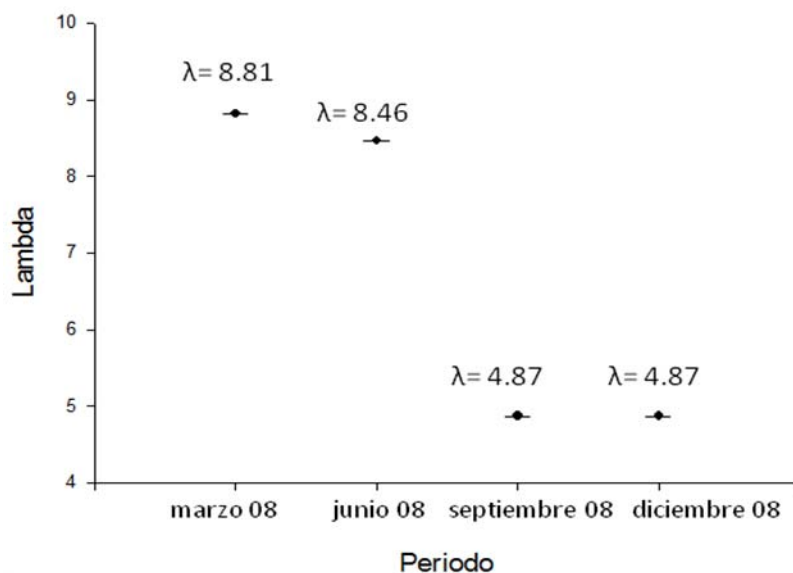


Figura 3.1. Tasa finita de crecimiento poblacional estimada (λ) de *Opuntia ficus-indica* para las matrices de transición de marzo 08, junio 08, septiembre 08 y diciembre 08 con un intervalo de confianza (I.C.) al 95%.

3.4.1.2 Estructura estable de tamaños

La estructura estable de tamaños proyectada para *Opuntia ficus-indica* difiere marcadamente para todas las categorías y en todas las transiciones (Figura 3.2) de la estructura de tamaños observada (Figuras 3.2 A-D).

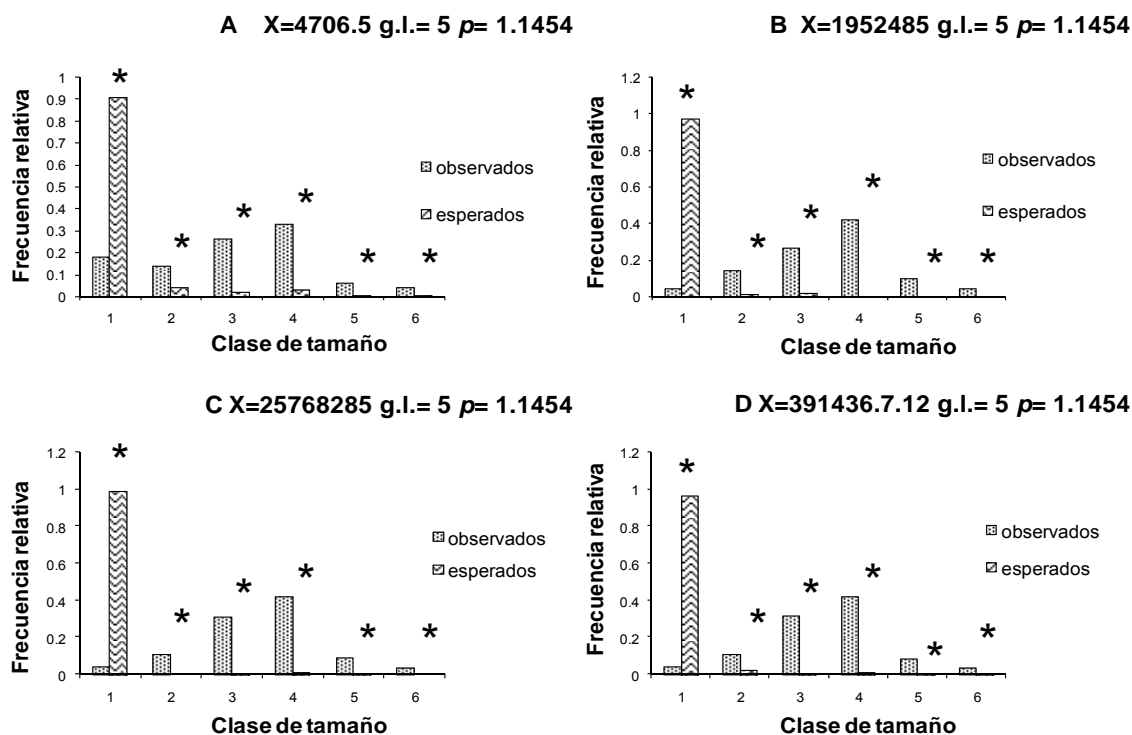


Figura 3.2. Estructura estable de tamaños observada y esperada para la población de *Opuntia ficus-indica* para las transiciones A) marzo 08, B) junio 08, C) septiembre 08 y D) diciembre 08. La frecuencia relativa de individuos de cada categoría donde el valor observado difiere del esperado se encuentran marcados con (*).

3.4.1.3 Análisis de sensibilidad y elasticidad

En la población de *Opuntia ficus-indica* observamos que los valores de elasticidad más altos se concentran principalmente en la fecundidad vegetativa o crecimiento cosechable (FV) haciéndolo el proceso demográfico más importante, seguido por el crecimiento, la permanencia o estasis (E) y, finalmente, la retrogresión (R) con una contribución muy baja (Figura 3.3; Anexo 2 Tablas 4, 5, 6 y 7). El crecimiento es el proceso más importante en los

periodos de marzo y junio y la estasis para los periodos de septiembre y diciembre (Figura 3.3).

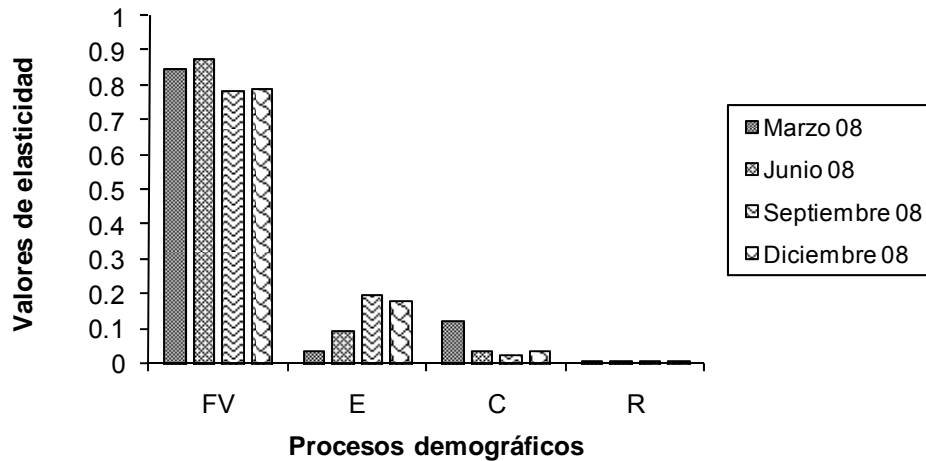


Figura 3.3. Valores de elasticidad para los procesos demográficos fecundidad vegetativa (FV), estasis (E), crecimiento (C) y retrogresión (R) de *Opuntia ficus-indica* para los trimestres de marzo 08, junio 08, septiembre 08 y diciembre 08.

3.4.1.4 Simulaciones de los daños causados por *Cactoblastis cactorum* sobre las poblaciones de *Opuntia ficus-indica*

En el caso de la población de nopales cultivados se observó que el efecto de las simulaciones de la palomilla del nopal sobre los elementos de fecundidad vegetativa de las categorías pequeña II, mediana y grandes para la primera matriz de transición (marzo 08) causó un decremento en la tasa finita de crecimiento poblacional $\lambda < 1\%$, con respecto al valor de λ proyectado (Figura 3.4). La simulación del efecto de la palomilla del nopal sobre el componente de fecundidad vegetativa de la categoría pequeñas I mostró un efecto sobre λ muy fuerte pues la redujo casi a la mitad de su valor original, aunque cabe recalcar que la no obstante λ fue mayor que uno (Figura 3.4).

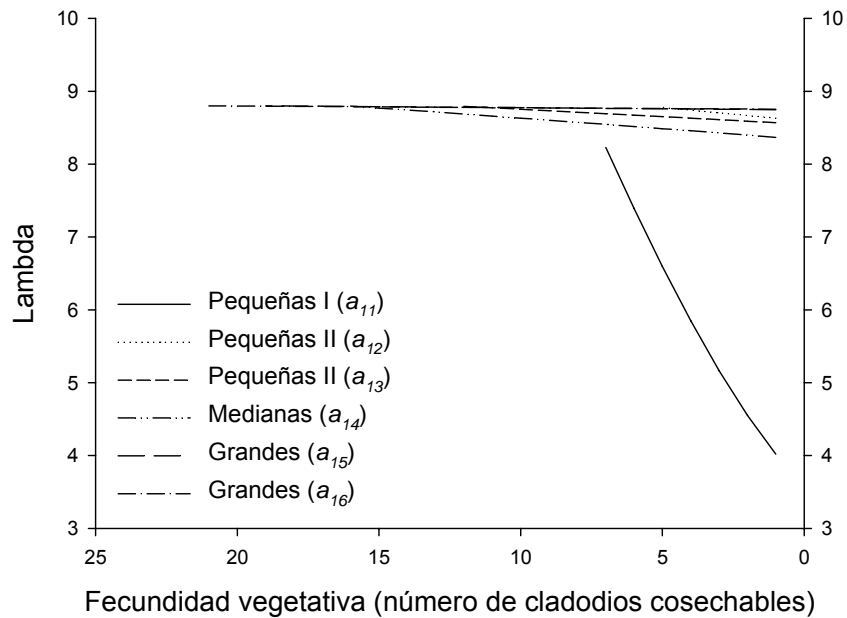


Figura 3.4. Simulaciones numéricas de *Cactoblastis cactorum* sobre el crecimiento de la población de *Opuntia ficus-indica* para la matriz de transición de marzo 08. $a_{11}, a_{12}, a_{13} \dots a_{1j}$ es igual a la fecundidad vegetativa (crecimiento cosechable) de la categoría j a la categoría 1 del trimestre.

Para la matriz de transición de junio 08 se observó que en las categorías pequeñas II, medianas y grandes las entradas de fecundidad vegetativa modificadas para simular el ataque de la palomilla del nopal, el efecto sobre λ era $< 1\%$ (Figura 3.5), excepto para la categoría pequeñas I donde la reducción de λ fue de más de la mitad de su valor original. Sin embargo el valor de λ siempre se mantuvo por arriba de uno (Figura 3.5).

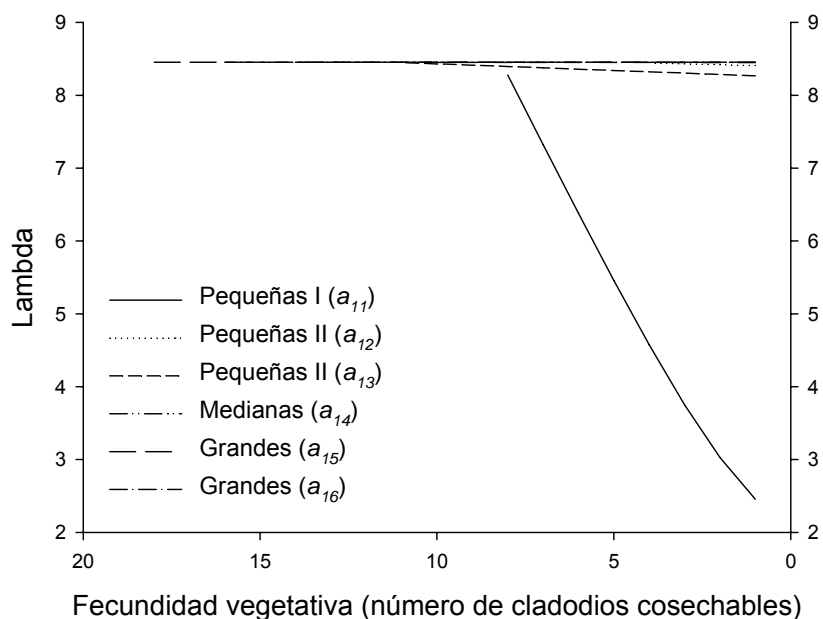


Figura 3.5. Simulaciones numéricas de *Cactoblastis cactorum* sobre el crecimiento de la población de *Opuntia ficus-indica* para la matriz de transición de junio 08. a_{11} , a_{12} , a_{13} a_{1j} es igual a la fecundidad vegetativa (crecimiento cosechable) de la categoría j a la categoría 1 del trimestre.

En la matriz de transición de septiembre 08 se observó el mismo efecto sobre la fecundidad vegetativa de las pequeñas I, donde la reducción de la λ es en un alto porcentaje, pero nunca <1 (Figura 3.6). Por otro lado en la fecundidad vegetativa de las demás categorías (pequeñas II, medianas y grandes) se observó un efecto $<1\%$ sobre λ al ser modificados simulando el ataque de la palomilla del nopal (Figura 3.6).

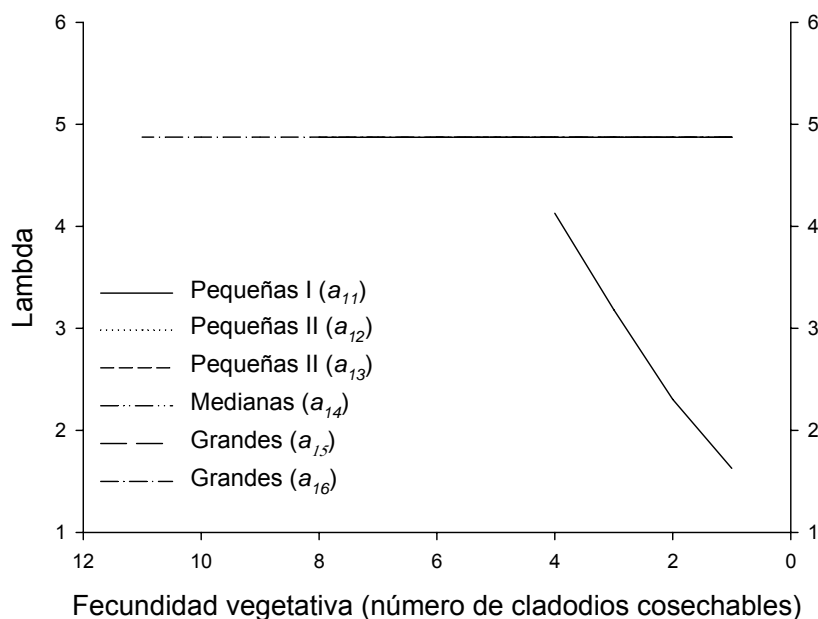


Figura 3.6. Simulaciones numéricas de *Cactoblastis cactorum* sobre el crecimiento de la población de *Opuntia ficus-indica* para la matriz de transición de septiembre 08. $a_{11}, a_{12}, a_{13} \dots a_{1j}$ es igual a la fecundidad vegetativa (crecimiento cosechable) de la categoría j a la categoría 1 del trimestre.

En el caso de las simulaciones de la palomilla del nopal sobre los componentes de la fecundidad de todas las categorías, incluyendo a las pequeñas I, para diciembre 08 se observa un efecto casi nulo sobre la λ (Figura 3.7). En los componentes que conforman la fecundidad vegetativa de las diferentes categorías no se observa un cambio de más de 1% sobre λ por efecto de las simulaciones (Figura 3.7). Ninguna simulación reduce λ debajo de su valor real para esta transición (Figura 3.7).

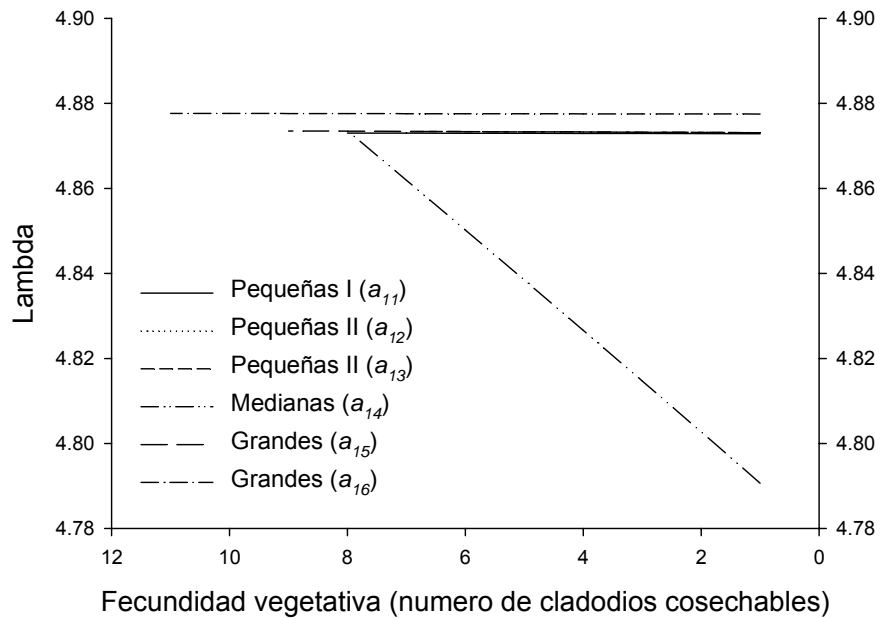


Figura 3.7. Simulaciones numéricas de *Cactoblastis cactorum* sobre el crecimiento de la población de *Opuntia ficus-indica* para la matriz de transición de diciembre 08. $a_{11}, a_{12}, a_{13} \dots a_{1j}$ es igual a la fecundidad vegetativa (crecimiento cosechable) de la categoría j a la categoría 1 del trimestre.

3.4.2 Matrices periódicas

3.4.2.1 Tasa finita de crecimiento poblacional

Cuando se analizó con el modelo periódico, la población de nopales cultivados (*Opuntia ficus-indica*) tuvo una tasa de crecimiento poblacional (λ) con un valor alto y positivo ($\lambda = 1.76E+03$; Figura 3.8 A) para las transiciones comprendidas en el estudio.

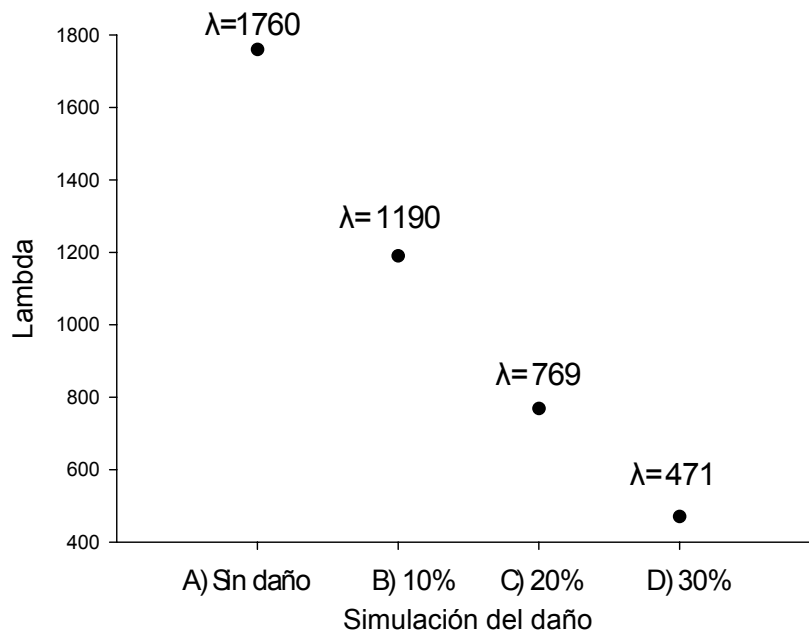


Figura 3.8. A) Tasa finita de crecimiento poblacional estimada (λ) de *Opuntia ficus-indica* bajo el modelo periódico sin simulación del daño de de *C. cactorum*. B, C y D Tasa finita de crecimiento poblacional estimada (λ) de *Opuntia ficus-indica* con simulación del daño de *C. cactorum* bajo el modelo periódico B) Simulación 10% de daño en fecundidad vegetativa, C) simulación 20% de daño en fecundidad vegetativa y D) simulación 30% de daño en fecundidad vegetativa.

3.4.2.2 Análisis de sensibilidad y elasticidad

En la población de *Opuntia ficus-indica* observamos que los valores de elasticidad por proceso demográfico en el modelo periódico se concentran principalmente en la fecundidad vegetativa o crecimiento cosechable (FV) haciéndolo el proceso demográfico más importante en todos los casos. En el caso de la permanencia o estasis (E) y el crecimiento (C) su importancia varía dependiendo de en qué periodo empieza el ciclo. La estasis es más importante que el crecimiento en los periodos que inician en septiembre 08 y diciembre 08, mientras que el crecimiento es más importante en los periodos que inician en marzo 08 y

junio 08. La retrogresión (R) tiene una contribución muy baja en todos los casos (Figura 3.9).

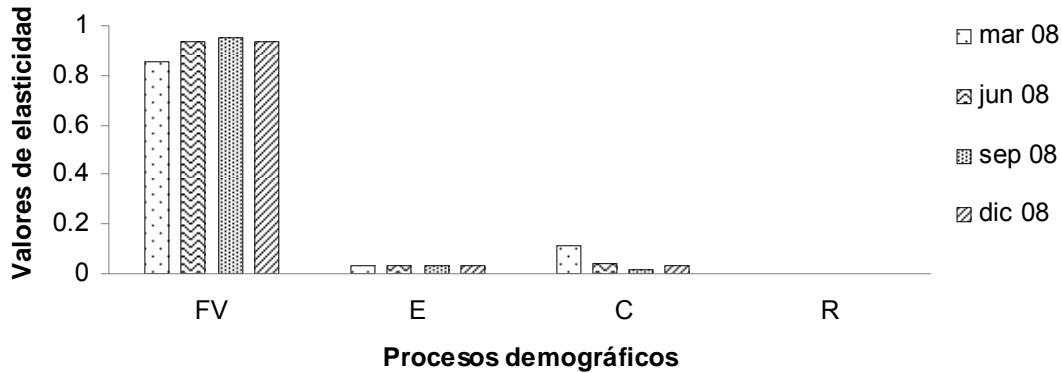


Figura 3.9. Valores de elasticidad para los procesos demográficos fecundidad vegetativa (FV), estasis (E), crecimiento (C) y retrogresión (R) de *Opuntia ficus-indica* para los trimestres de marzo 08, junio 08, septiembre 08 y diciembre 08 bajo el modelo periódico.

3.4.2.3 Simulaciones de los daños causados por *Cactoblastis cactorum* sobre las poblaciones de *Opuntia ficus-indica*

El efecto de la simulación del daño de la palomilla del nopal en un 10, 20 y 30% sobre todas las celdas de fecundidad vegetativa de las cuatro matrices de transición de *Opuntia ficus-indica* integrado en un modelo periódico muestra un decremento en la λ de la población (Figura 3.8 B, C y D). El decremento en la λ es mayor conforme mayor es el daño (Figura 3.8 B, C y D). Sin embargo λ siempre tiene un valor alto y positivo (Figura 3.8 B, C y D). No obstante, los valores de λ de la población decrecen fuertemente. Simulando 10% de daño λ decrece en $\approx 32\%$ de su valor comparándola con su valor bajo el modelo periódico pero sin simulación de daño de la palomilla del nopal (Figura 3.8 B). En la simulación del 20% de daño λ decrece $\approx 56\%$ comparando con la λ sin simulación del daño y bajo el modelo periódico (Figura 3.8 C). Y en la simulación del 30% de daño λ

decrece en 72% de su valor bajo la simulación periódica pero sin simulación del daño (Figura 3.8 D).

3.4.2.4 Análisis de sensibilidad y elasticidad de las matrices periódicas

En la población de *Opuntia ficus-indica* observamos que los valores de elasticidad por proceso demográfico en el modelo periódico simulando 10% de daño se concentran principalmente en la fecundidad vegetativa o crecimiento cosechable (FV) haciéndolo el proceso demográfico más importante en todos los casos, no obstante la simulación del daño de la palomilla del nopal. El crecimiento (C) sigue siendo el segundo proceso demográfico más importante para los periodos que comienzan en marzo y junio, mientras que la estasis (E) es el segundo proceso más importante para los periodos que comienzan en septiembre o diciembre. La retrogresión (R) tiene una contribución muy baja en todos los casos (Figura 3.10).

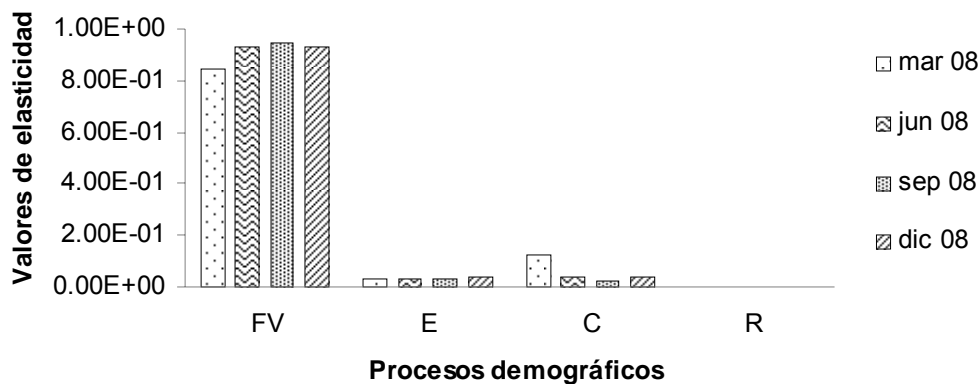


Figura 3.10. Valores de elasticidad para los procesos demográficos fecundidad vegetativa (FV), estasis (E), crecimiento (C) y retrogresión (R) de *Opuntia ficus-indica* para los trimestres de marzo 08, junio 08, septiembre 08 y diciembre 08 bajo el modelo periódico. Simulando 10% de daño por ataque de palomilla del nopal en FV.

En la simulación de un 20% de daño de la palomilla del nopal en todas las entradas de fecundidad vegetativa (FV) de la población de *Opuntia ficus-indica* bajo el modelo

periódico observamos que los valores de elasticidad por proceso demográfico más grandes vuelven a ser los de la fecundidad vegetativa o crecimiento cosechable (FV) haciéndolo el proceso demográfico más importante en todos los casos. El crecimiento (C) sigue siendo el segundo proceso demográfico más importante para los periodos que comienzan en marzo y junio, mientras que la estasis (E) es el segundo proceso más importante para los periodos que comienzan en septiembre o diciembre. La retrogresión (R) tiene una contribución muy baja en todos los casos (Figura 3.11).

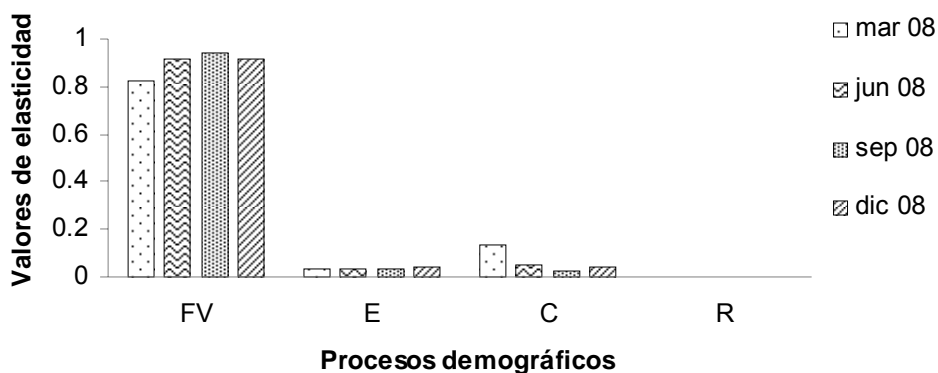


Figura 3.11. Valores de elasticidad para los procesos demográficos fecundidad vegetativa (FV), estasis (E), crecimiento (C) y retrogresión (R) de *Opuntia ficus-indica* para los trimestres de marzo 08, junio 08, septiembre 08 y diciembre 08 bajo el modelo periódico. Simulando 20% de daño por ataque de palomilla del nopal en FV.

Al simular 30% de daño de la palomilla del nopal en todas las entradas de fecundidad vegetativa (FV) de la población de *Opuntia ficus-indica* bajo el modelo periódico se observa que los valores de elasticidad por proceso demográfico más grandes son, una vez más, los de fecundidad vegetativa o crecimiento cosechable (FV) haciéndolo el proceso demográfico más importante para todos los inicios de periodo. El crecimiento (C) vuelve a ser el segundo proceso demográfico más importante para los periodos que comienzan en marzo y junio, mientras que la estasis (E) continua siendo el segundo proceso más

importante para los periodos que comienzan en septiembre o diciembre. La retrogresión (R) tiene una contribución muy baja en todos los casos (Figura 3.12).

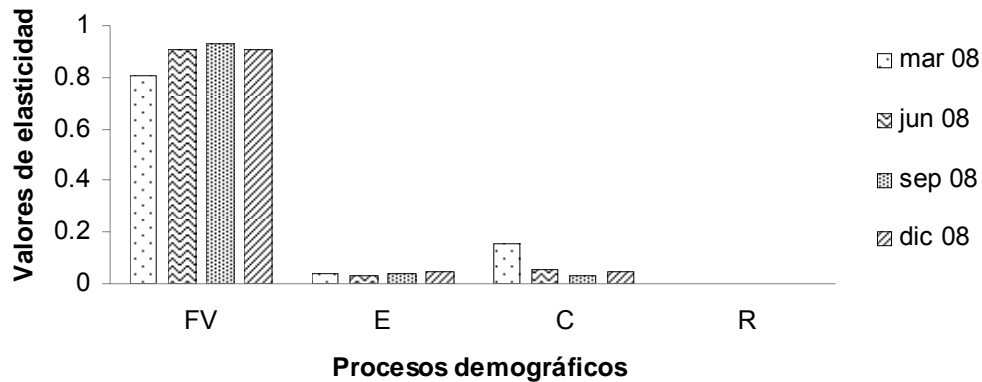


Figura 3.12. Valores de elasticidad para los procesos demográficos fecundidad vegetativa (FV), estásis (E), crecimiento (C) y retrogresión (R) de *Opuntia ficus-indica* para los trimestres de marzo 08, junio 08, septiembre 08 y diciembre 08 bajo el modelo periódico. Simulando 30% de daño por ataque de palomilla del nopal en FV.

3.5 Discusión

Opuntia ficus-indica mantiene una λ mayor a cuatro para todos los periodos de muestreo, donde en marzo y junio la λ es mayor a ocho y en diciembre y septiembre la λ es mayor a cuatro. Lo anterior se debe a que pese que la población presenta crecimiento durante todo el año, hay temporadas con mayor crecimiento debido posiblemente a mayor precipitación y mayor temperatura ambiental. El hecho de que las tasas finitas de crecimiento poblacional sean tan altas posiblemente es resultado de que en las poblaciones de *Opuntia ficus-indica*, que son de cultivo, no se registra mortalidad debido al cuidado antropogénico que tiene la población. En el modelo periódico de la población sin simulación de daño de *Cactoblastis cactorum* la λ tiene un valor muy alto y positivo ($\lambda = 1.76 \text{ E}+03$). Este valor observado

responde, como en los modelos trimestrales, a la alta productividad de las poblaciones, al cuidado antropogénico de la población y la ausencia de mortalidad en ella. El hecho de que el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional sea tan alto, tanto en el modelo trimestral como en el modelo periódico, responde muy probablemente a que en ningún periodo utilizado para estos modelos se registra una disminución drástica de ningún proceso demográfico de la población.

En ambos modelos la λ poblacional es afectada negativamente por el daño simulado de la palomilla del nopal. Las simulaciones del ataque de la palomilla del nopal sobre las matrices trimestrales tienen un efecto casi nulo, menor al 1% de cambio en λ , excepto en la categoría pequeñas I (1-7 cladodios). El efecto de la reducción de la fecundidad vegetativa de las pequeñas I por la simulación del ataque de la palomilla del nopal crea un decremento de la mitad o más en la λ de todas las matrices excepto la del periodo de diciembre. El que en la matriz de diciembre no se observe un fuerte decremento en la λ al simular el ataque de la palomilla se debe a que en este periodo la fecundidad vegetativa es mucho menor, lo cual consecuentemente disminuye el efecto de este tipo de crecimiento sobre λ .

Al simular el ataque de la palomilla del nopal sobre la fecundidad vegetativa con el modelo periódico se observa que la reducción en la tasa finita de crecimiento poblacional es de 32%-72% dependiendo si el daño modelado es de 10, 20 o 30% comparada con el valor de λ bajo el mismo modelo pero sin la simulación del daño. No obstante la abrupta reducción de λ en el modelo periódico, está se mantiene con valores positivos. El hecho de que la λ poblacional se reduzca y sin embargo mantenga un valor positivo no implica que no haya daño en la población y en la producción de nopal verdura. Por el contrario el daño que se observaría en la cosecha de nopales debido al ataque de la palomilla del nopal sería de aproximadamente \$ 33 180 pesos mensuales por hectárea, tomando en cuenta que esta es una parcela pequeña que tan solo cuenta con 555 individuos; en grandes parcelas de cultivo o en grandes zonas dedicadas a la producción de nopales el daño sería mucho mayor. Por lo que aunque la tasa de crecimiento poblacional se mantenga con un valor alto y positivo el daño económico sería uno de los grandes impactos que habría si la palomilla del nopal atacara las poblaciones de nopal cultivado.

Durante el tiempo del estudio la población estuvo conformada principalmente por individuos de tamaños medianos (18-19 cladodios); el que la población haya estado conformada de esta forma posiblemente se deba a que estos individuos son los que tienen mayor productividad. La fuerte presencia de individuos de este tamaño nos indica que si la población fuera atacada por la palomilla del nopal, la mayor parte de la población podría sobrevivir el ataque ya que solamente individuos de menores tallas (≤ 15 cladodios) son los que tiene mayor probabilidad de morir por ataque de la palomilla de nopal (Hoffmann *et al.* 1998a, Hoffmann *et al.* 1998b). Si las poblaciones de nopal cultivado fueran atacadas muy probablemente habría control de la plaga por parte de los cultivadores, sin embargo se esperaría que la producción de nopal cosechable disminuyera y a mediano plazo que otros procesos demográficos (crecimiento no cosechado, estasis) fueran impactados, no solo afectando la cosecha y venta de nopal verdura sino afectando la permanencia de la población.

En la población de estudio los valores de elasticidad más bajos fueron los de retrogresión y el más alto el de fecundidad vegetativa, seguido por el crecimiento en marzo y junio y por la estasis en septiembre y diciembre. La fecundidad vegetativa es el proceso demográfico que se reporta con mayor daño por ataque de la palomilla del nopal. Según los valores de elasticidades observados el crecimiento cosechable o fecundidad vegetativa (FV) es el proceso demográfico más importante por su efecto en la λ de la población. Los individuos de las poblaciones cultivadas por la constante cosecha y por el tipo de manejo al que están sujetos casi no tienen pencas lignificadas, esto es importante ya que la palomilla del nopal pese tener preferencia por los cladodios nuevos también es capaz de atacar pencas no lignificadas (endurecidas), lo cual a nivel poblacional impactaría los procesos de estasis y crecimiento no cosechable (obs. pers.; Zimmermann, 2004).

El estadio más susceptible en la población cultivada a la simulación del daño por parte de la palomilla del nopal es el más pequeño (1-7 cladodios). Esto es importante ya que el ataque de la palomilla del nopal en poblaciones recién establecidas probablemente contribuiría a una alta mortalidad de los individuos y no permitiría el crecimiento de los individuos a tallas cosechables, por lo que la fecundidad vegetativa no sería expresada y esto afectaría la producción de nopal verdura con consecuencias económicas. Aunque el nivel de daño en

los otros estadios sea muy bajo, según lo simulado en el modelo, esto solo beneficiaría a las poblaciones de nopales cultivados ya establecidas y aun así se esperaría un fuerte decremento en su productividad.

En las simulaciones periódicas se proyecta un alto incremento poblacional con o sin daño modelado de la palomilla del nopal. Con el efecto de *Cactoblastis cactorum* se observa un decremento fuerte en λ . Si *C. cactorum* atacara las poblaciones de nopales es muy probable que éstas no se vieran afectadas en su permanencia, por lo menos a corto plazo. Sin embargo se esperaría que la producción de nopales disminuyera drásticamente, ya que en principio la palomilla del nopal afectaría la fecundidad vegetativa y muy posiblemente se observaría un cambio en la dinámica poblacional y estructura de tamaños de la población ya que la continua interacción con *C. cactorum* haría que el crecimiento de los individuos recién plantados en nuevas poblaciones de nopales o de poblaciones ya establecidas se viera afectado.

En Sudáfrica fue observado que el reclutamiento de la población por banco de semillas era un proceso que cobraba importancia para la población en presencia de la palomilla del nopal, ya que este proceso era una fuente de individuos nuevos (Hoffman *et al.* 1998a y Hoffmann *et al.* 1998b). No obstante, las poblaciones cultivadas de *Opuntia ficus-indica* provienen de crecimiento vegetativo, donde pencas jóvenes de otros cultivos son plantadas para establecer los cultivos nuevos. Debido a esto el ataque de la palomilla del nopal no solo afectaría a las poblaciones presentes en el momento del ataque, sino que también impactaría el establecimiento de nuevos cultivos de nopal a mediano y largo plazo.

Posiblemente la palomilla del nopal no acabe con las poblaciones de nopales cultivados de México. Pero su efecto impactaría el tamaño poblacional total, la dinámica poblacional y la estructura de tamaños llevando a las poblaciones atacadas a una situación muy precaria. A su vez los impactos demográficos tendrían un grave efecto sobre el establecimiento de poblaciones nuevas y sobretodo sobre la producción de nopal verdura. Es muy probable que no se vean efectos ecológicos graves si las poblaciones de nopal cultivado fueran atacadas por la palomilla del nopal. Sin embargo, se esperaría que los efectos económicos y sociales fueran muy marcados ya que el nopal cultivado es importante en la alimentación y

economía de autoconsumo o venta local en muchas regiones de México, principalmente en las rurales (Bravo-Hollis, 1978; Kerstupp *et al.* 2001; Soberón *et al.* 2001; Nobel, 2002; Mandujano *et al.* 2007) y el ingreso aproximado por productos y subproductos de nopal en México es de alrededor de \$2 253 029 960 pesos mexicanos (SAGARPA, 2007).

Debido al grave impacto que puede tener la palomilla del nopal sobre las poblaciones de *Opuntia* cultivadas sería recomendable sesiones informativas en zonas de producción de nopal para que los agricultores pudieran hacer un monitoreo preventivo de sus cultivos. Si las poblaciones de *Opuntia* cultivadas fuesen atacadas por la palomilla del nopal se esperaría que por la extensión de estas poblaciones la utilización de controles químicos y físicos intensivos y extensivos fuera implementada. La aplicación de este tipo de controles respondería no solo a la necesidad de proteger la producción de nopal verdura, sino también al gran incremento poblacional de palomilla del nopal que se podría esperar.

Es necesario el apoyo a proyectos de investigación de plagas agrícolas ya que un estudio detallado de la biología de estas plagas haría más viable y menos costoso económica y ambientalmente los controles utilizados. Un estudio más detallado de las plaga de cultivo y de los cultivos atacados haría posible la utilización de controles más enfocados en los estadios del ciclo de vida de las plantas cultivadas más sensibles a las plagas o de los estadios del ciclo de vida de las plagas que más afectarían su dinámica poblacional, haciendo que los controles de plagas de cultivos fueran más efectivos y con menor impacto a éstos.

4 Conclusiones generales

Pese a las grandes diferencias en las poblaciones (silvestre y cultivada) en su comportamiento demográfico el ataque de la palomilla del nopal sería en ambos casos fatal. El ataque de *Cactoblastis cactorum* modelado sobre el crecimiento de la población silvestre o sobre la fecundidad vegetativa de la población cultivada desencadenaría un efecto *domino* sobre los demás procesos demográficos de ambas poblaciones. A su vez, a mediano y largo plazo el efecto de la palomilla del nopal sobre los procesos demográficos afectaría directamente el establecimiento y permanencia de las poblaciones de *Opuntia* spp.

Los efectos en la reducción de un proceso demográfico dado el ataque de la palomilla del nopal tienen diferentes destinos en ambas poblaciones. En la población cultivada se esperaría que a corto plazo las poblaciones persistieran aunque con una fuerte disminución en la cosecha de nopales. En el caso de la población silvestre el pronóstico es menos alentador ya que se espera la desaparición o un alto impacto de las poblaciones de nopales, principalmente de las clonales, un alto impacto en la reproducción y dado que los nopales silvestres son un componente ecológico principal en las zonas áridas posiblemente los efectos de la palomilla del nopal sobre las poblaciones de *Opuntia* incidirían con graves consecuencias en el ecosistema y comunidades animales. En el caso de la especie cultivada se esperaría un alto impacto humano en un sentido social, económico y alimenticio ya que diversas zonas del país se dedican a la producción de nopales para la venta y el autoconsumo.

Es importante resaltar que el daño de la palomilla del nopal no solo dependerá del comportamiento demográfico de las poblaciones de *Opuntia* sino que también dependerá del comportamiento de la misma palomilla nopal. Esto se debe a que ha sido observado que la palomilla del nopal en zonas más tropicales pasa de ser una especie univoltina a una especie multivoltina, donde al estar menos marcada la estacionalidad a lo largo del año la palomilla del nopal aumenta el número de generaciones por año. El hecho de que *Cactoblastis cactorum* aumente el número de generaciones que puede tener por año tendría repercusiones más fuertes sobre las poblaciones de *Opuntia* silvestres ya que a diferencia de las poblaciones cultivadas las especies silvestres solamente expresan crecimiento en una

temporada al año por lo que se esperaría que la palomilla del nopal no solo incidiría sobre los crecimientos de los individuos sino también sobre su tamaño y permanencia posterior a haber mermado el crecimiento de los individuos. En el caso de las poblaciones cultivadas al expresar crecimiento cosechable y no cosechable durante todo el año posiblemente no impacte desde un primer contacto con la palomilla del nopal su permanencia, aunque si se esperaría a largo plazo este efecto o después de un abrupto crecimiento poblacional de *Cactoblastis cactorum* que sería permitido por la alta densidad de nopales en las zonas de cultivo y por la baja estacionalidad de muchas regiones donde se cultivan nopales (Habeck y Bennett, 1990; obs pers.). En cualquiera de los dos casos es importante que se lleven a cabo planes de manejo para las poblaciones de *Opuntia* atacadas por la palomilla del nopal tomando en cuenta sus marcadas diferencias en su comportamiento demográfico, el tipo de clima donde se encuentran (marcadamente estacional o tropical) con el fin de que los planes de manejo sean eficaces en su protección y en la disminución de la grave amenaza que representa *Cactoblastis cactorum* para un componente tan importante a nivel biológico, social y económico como lo es el género *Opuntia* en México.

Anexo 1

Tabla 2. Especies atacadas por *Cactoblastis cactorum*. Se muestra qué especies han sufrido el ataque, el lugar del ataque y el impacto que han tenido. Modificado de Zimmermann *et al.* 2004.

Especies atacadas	Lugares del ataque	Daño que causa
<i>Opuntia humifusa</i> (<i>Opuntia compressa</i>)	Florida	Fuerte impacto
<i>Opuntia dillenii</i> (<i>Opuntia stricta</i> var. <i>dillenii</i>)	Australia, Sudáfrica, Islas Caimán, Nevis, Puerto Rico, Montserrat, Antigua, Santa Lucía, San Vicente, Dominica, San John, San Thomas, San Eustatius, San Kitts, Granada, Barbados, Guadalupe, República Dominicana, Jamaica, y Cuba	Fuerte impacto
<i>Opuntia engelmannii</i> (<i>Opuntia lindheimeri</i>)	Antigua y Nevis	Impacto medio
<i>Opuntia tomentosa</i>	Australia	Bajo impacto
<i>O. leucotricha</i>	Florida	Bajo impacto
<i>Opuntia pilifera</i>	República Dominicana	Fuerte impacto
<i>Opuntia ficus-indica</i>	Sudáfrica	Fuerte impacto
<i>Opuntia streptacantha</i>	Cuba	Fuerte impacto
<i>Opuntia megacantha</i>	Hawaii	Fuerte impacto
<i>Opuntia spinulifera</i>	Sudáfrica	Bajo impacto
<i>Opuntia robusta</i>	Sudáfrica	Impacto medio
<i>Opuntia cochenillifera</i>	Florida, Barbuda, Montserrat, Antigua, San Vicente, Puerto Rico, Guadalupe, Gran Caimán, Jamaica, República Dominicana, Santa Lucía, Dominicana y San Kitts,;	Bajo impacto, ,
<i>Opuntia auberi</i>	Cuba	Impacto medio
<i>Opuntia dejecta</i>	Cuba	Fuerte impacto

Anexo 2.

Matrices de elasticidad de la población de *Opuntia rastrera* para los años 2006-2007, 2007-2008 y 2008-2009 y para la población de *Opuntia ficus-indica* para los trimestres marzo, junio, septiembre y diciembre del año 2008.

Las matrices de elasticidad de *Opuntia rastrera* y *Opuntia ficus-indica* pueden ser separadas en diferentes componentes demográficos (Figura 2.1 y 3.1). Las matrices de elasticidad de *O. rastrera* cuenta con los procesos demográficos de permanencia (diagonal), crecimiento (subdiagonal), regresiones (supradiagonal), propagación vegetativa (supradiagonal) y fecundidad (primer renglón; Tabla 1, 2 y 3). Mientras que las matrices de elasticidad de la población de *O. ficus-indica* describen los procesos demográficos de permanencia (diagonal), crecimiento (subdiagonal), regresiones (supradiagonal) y fecundidad vegetativa o crecimiento cosechable (primer renglón; Tabla 4, 5, 6 y 7).

3.7E-07	0	0	0	2.6E-07	0	2.1E-06	0	1.1E-06	0
3.4E-06	1.9E-02	3.1E-03	2.7E-03	1.4E-03	1.7E-03	0	0	0	0
0	8.8E-03	1.2E-01	1.6E-02	5.7E-03	3.5E-03	1.1E-03	2.6E-03	0	0
0	0	3.2E-02	1.2E-01	1.6E-02	0	2.5E-03	2.8E-03	0	0
0	0	2.5E-03	3.0E-02	4.8E-02	1.2E-02	2.7E-03	0	0	0
0	0	0	4.6E-03	2.3E-02	1.0E-01	1.2E-02	1.7E-03	3.8E-03	0
0	0	0	0	0	2.6E-02	5.4E-02	1.3E-02	0	0
0	0	0	0	0	1.1E-03	1.9E-02	1.8E-02	2.3E-02	0
0	0	0	0	0	0	2.5E-03	2.1E-02	5.1E-02	2.3E-02
0	0	0	0	7.0E-04	8.6E-04	0	1.3E-03	2.0E-02	1.2E-01

Tabla 1. Matriz de elasticidad de *Opuntia rastrera* para la transición de 2006-2007. Los valores de elasticidad para la estasis o permanencia están marcados en **negritas** para facilitar la lectura de la matriz.

9.0E-06	0	2.0E-05	2.5E-05	1.7E-05	1.6E-05	1.3E-06	6.7E-08	2.1E-13	1.6E-18
7.9E-05	1.8E-01	2.3E-02	9.2E-04	2.6E-04	6.1E-05	5.8E-06	3.2E-07	0	0
0	2.0E-02	5.4E-01	2.4E-02	8.8E-04	3.5E-04	3.3E-05	0	1.4E-12	1.2E-17
0	0	2.1E-02	1.3E-01	9.6E-03	4.7E-04	7.6E-06	8.2E-07	0	3.5E-18
0	4.8E-03	0	6.9E-03	2.7E-02	2.0E-03	4.8E-05	0	0	0
0	0	0	0	3.0E-03	1.0E-02	2.5E-04	3.2E-06	1.0E-12	0
0	0	0	0	0	3.5E-04	4.0E-04	8.0E-06	1.2E-12	5.2E-18
0	0	0	0	0	0	1.2E-05	1.0E-05	2.1E-11	1.1E-17
0	0	0	0	0	0	0	2.5E-11	2.7E-11	4.9E-17
0	0	0	0	0	0	0	0	8.3E-17	2.1E-16

Tabla 2. Matriz de elasticidad de *Opuntia rastrera* para la transición de 2007-2008. Los valores de elasticidad para la estasis o permanencia están marcados en **negritas** para facilitar la lectura de la matriz.

2.5E-06	2.9E-08	7.0E-07	1.8E-06	3.2E-06	3.9E-06	5.0E-06	3.9E-06	1.1E-06	2.6E-06
2.2E-05	1.2E-02	2.3E-03	0	0	0	0	5.6E-04	0	0
0	1.0E-03	1.2E-01	1.9E-02	2.0E-03	3.9E-03	0	0	2.3E-03	1.1E-03
0	8.6E-04	2.3E-02	1.3E-01	1.6E-02	6.0E-03	1.6E-03	1.0E-03	0	4.7E-04
0	0	3.5E-03	2.3E-02	1.2E-01	2.2E-02	6.5E-03	0	7.7E-04	0
0	0	0	5.4E-03	3.0E-02	1.5E-01	3.3E-02	3.5E-03	2.9E-03	8.0E-04
0	0	0	2.8E-03	6.6E-03	4.2E-02	6.1E-02	1.8E-02	1.0E-03	0
0	0	0	0	0	1.9E-03	2.2E-02	3.4E-02	5.5E-03	9.1E-04
0	9.8E-04	0	0	0	0	3.6E-03	7.0E-03	1.6E-02	5.3E-03
0	0	0	0	0	0	4.2E-03	0	4.5E-03	1.7E-02

Tabla 3. Matriz de elasticidad de *Opuntia rastrera* para la transición de 2008-2009. Los valores de elasticidad para la estasis o permanencia están marcados en **negritas** para facilitar la lectura de la matriz.

7.6E-01	2.3E-02	2.8E-02	5.0E-02	6.2E-03	5.7E-03
2.7E-02	1.7E-03	7.5E-05	1.4E-05	0	0
2.7E-02	1.2E-03	2.6E-03	3.5E-04	0	0
4.8E-02	1.3E-03	1.1E-03	5.6E-03	4.0E-05	5.0E-05
4.9E-03	9.2E-04	0	3.3E-04	7.1E-04	1.5E-04
5.5E-03	2.9E-04	0	4.6E-05	5.2E-05	4.9E-04

Tabla 4. Matriz de elasticidad de *Opuntia ficus-indica* para la transición de marzo. Los valores de elasticidad para la estasis o permanencia están marcados en **negritas** para facilitar la lectura de la matriz.

9.3E-01	6.7E-03	2.4E-02	5.1E-04	7.6E-05	1.1E-06
7.3E-03	6.2E-04	5.0E-05	1.1E-07	5.5E-08	0
2.4E-02	5.2E-04	2.7E-03	4.6E-06	1.2E-07	0
0	1.0E-04	4.2E-04	5.9E-05	1.5E-06	1.8E-08
0	4.2E-05	3.5E-05	1.8E-06	7.2E-06	3.1E-08
0	0	0	6.4E-07	5.1E-07	1.0E-07

Tabla 5. Matriz de elasticidad de *Opuntia ficus-indica* para la transición de junio. Los valores de elasticidad para la estasis o permanencia están marcados en **negritas** para facilitar la lectura de la matriz.

9.5E-01	3.4E-07	1.4E-04	2.0E-02	4.2E-05	6.1E-07
1.6E-07	8.6E-08	1.9E-07	0	0	0
0	3.2E-09	3.4E-05	1.4E-04	0	0
2.1E-02	4.2E-09	1.1E-06	5.0E-03	7.1E-07	5.9E-09
0	0	0	4.3E-05	9.7E-06	1.1E-08
0	0	0	0	6.3E-07	1.3E-07

Tabla 6. Matriz de elasticidad de *Opuntia ficus-indica* para la transición de septiembre. Los valores de elasticidad para la estasis o permanencia están marcados en **negritas** para facilitar la lectura de la matriz.

9.27E-01	1.19E-02	3.11E-04	1.98E-02	9.72E-05	2.96E-05
1.20E-02	2.97E-03	3.21E-07	6.53E-06	0	0
0	1.45E-04	7.74E-05	1.69E-04	0	0
2.01E-02	0	1.61E-06	4.75E-03	4.76E-07	6.04E-07
0	0	6.03E-07	9.83E-05	2.35E-05	0
0	0	0	2.90E-05	1.26E-06	6.80E-06

Tabla 7. Matriz de elasticidad de *Opuntia ficus-indica* para la transición de diciembre. Los valores de elasticidad para la estasis o permanencia están marcados en **negritas** para facilitar la lectura de la matriz.

Bibliografía:

- Allendorf, F. y Lundquist, L. 2003. Introduction: population biology, evolution and control of invasive species. *Conservation biology*. 17. 24-30.
- Anderson, E. F. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland.
- Baker, H. 1974. The evolution of weeds. *Annual review of ecology and systematic*. 5.1-24.
- Bastrop, R., Juerss, K. y Sturmbauer, C. 1998. Cryptic species in marine polychaete and their independent introduction from North America to Europe. *Molecular Biology and Evolution*. 15:97-103.
- Bianchi, M.B., Gibbs, P., Prado, D. y. Vesprini, J. 2000. Studies on the breeding systems of understory species of a Chaco woodland in the NE Argentina. *Flora*. 195. 339-348.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Tomo 1. UNAM. México.
- Buckley, Y., Rees, M., Sheppards, W. y Smyth, M. 2005. Stable coexistence of an invasive plant and biocontrol agent: parameterized coupled plant-herbivore model. *Journal of applied ecology*. 42. 70-79.
- Bullock, S. y Martijena, N. 1998. Growth and Reproduction in Forest Trees of the Cactus *Opuntia excelsa*. *Biotropica*. 30: 4. 553-558
- Burger, J., Lee, S. y Ellstrand, N. 2006. Origin and genetic structure of feral rye in the western United States. *Molecular Ecology*. 15. 2527-2539.
- Cabin, R.J. Weller, S.G., Lorence, D.H., Flynn, T.W., Sakai, A. 2000. Effects of long-term ungulate exclusion and recent alien species control on the preservation and restoration of Hawaiian tropical dry forest. *Conservation Biology*. 14: 439-453.
- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology*. 14:215:230.
- Caswell, H., Naiman, R.J y Morin, R. 1984. Evaluating the consequences of reproduction in complex salmonid life cycles. *Aquaculture*. 43:123-124.
- Caswell, H. 2001, *Matrix Populations Models*. Construction, analyses and interpretation. Sinauer Associates. E.U.A.
- Caswell, H. Lensik, R. y Neubert, M. 2003. Demography and dispersal: Life table response experiments for invasion speed. *Ecology*. 84: 1968-1978.
- Cohen, A. y Carlton, J. 1998. Accelerating invasión rate in highly invaded estuary. *Science*. 279. 555-558.

- Colautti, R.I. y MacIsaac, H.J. 2004. A neutral terminology to define invasive species. *Diversity Distribution*. 10: 135–141.
- Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA) . Nov 12 08.
http://www.cec.org/soe/files/es/SOE_InvasiveSpecies_es.pdf.
- Cramer, C. 1992. Weeder geese boost berry profits \$222/a. *New Farm* 14:4 38-40.
- Crawley, M.J. 1986. The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 314: 711-729.
- Crouse, D., Crowder, L. y Caswell, H. 1987. A Stage-Based Population Model for Loggerhead Sea Turtles and Implications for Conservation. *Ecology*. 68:5. 1412-1423.
- Davis, A., Dixon, P y Liebman, M. 2004. Using matrix models to determine cropping system effects on annual weed demography. *Ecological applications*. 14. 655-668.
- Dehnen-Schmutz, K. y Williamson, M. 2003. Biological Invasions in Europe. *Diversity and Distributions*. 9. 485-491.
- de Kroon, H., Plaiser, A., van Groenendael, J. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*. 67: 1427-1431.
- de Kroon, H., van Groenendael, J. & Ehrlén, J. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*. 81: 617-618.
- Dodd, A.P. 1940. The biological campaign against prickly-pear. *Commonwealth Prickly-pear Board Bulletin*. Australia. 177 págs.
- Doll, C. 1981. Geese for weeding strawberries. 119.120. En Childers ed. *The strawberry: cultivars to marketing*. Horticultural Publications. U.S.A.
- Dunn, P. H. 1976. Distribution of *Carduus nutans*, *C. acanthoides*, *C. pycnocephalus*, and *C. crispus*, in the United States. *Weed Science*. 24:518–524.
- Ellstrand, N.C. y Schierenbeck, K.A. 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Science*. 97: 7043-7050.
- Estación climatológica Laboratorio del Desierto Mapimí. Inecol a.c. 2009.
- Facon, B., Genton, B., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A. y David, P. 2008. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in ecology and evolution*. 21:3. 130-136.

- Fenton, A., Norman, R., Fairbairn, J.P. y Hudson, P.J. 2001. Evaluating the efficacy of entomopathogenic nematodes for the biological control of crop pests a nonequilibrium approach. *158:4*. 408-425.
- Firbank, L.G. y Watkinson, A.R. 1986. Modelling the population dynamics of an arable weed and its effects upon crop yield. *Journal of Applied Ecology*. 23. 147-159.
- Flores-Moreno, H. 2007. Predicción de la distribución potencial de especies de *Opuntia* susceptibles ala taque de *Cactoblastis cactorum*. UNAM- F. Ciencias. Tesis. 85 págs.
- Flores-Moreno, H., Mandujano, M.C. y Golubov, J. 2006. *Cactoblastis cactorum* en México. *Cactáceas y suculentas mexicanas*. 51:4.
- Golubov, J. M.C. Mandujano, F. Mandujano. 2005. Diversidad alfa y beta en *Opuntia* y *Agave*. *Monografías tercer milenio*. 21 págs.
- González-Espinosa, M. y P.F. Quintana-Asensio. 1986. Seed predation and dispersal in a dominant desert plant: *Opuntia*, ants, birds, and mammals. En A. Estrada and T. H. Fleming [eds.] *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Gordon, D.R. 1998. Effects of invasive , nonindigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Journal of Applied Ecology*. 8:975-989.
- Gotelli, N. 2008. *A primer of ecology*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, E.U.A. 291 págs.
- Grant, A. y Benson T. 2000. Elasticity analysis for density-dependent population in stochastic environments. *Ecology*. 81: 680-693.
- Guzmán, U., S. Arias, P. Dávila. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. CONABIO-UNAM. México. 315pp.
- Habeck, D. H. y Bennett, F.D. 1990. *Cactoblastis cactorum* Berg (*Lepidoptera: Pyralidae*), a phycitine new to Florida. Department of agriculture and consumer services division of plant industries, entomology Circular 333.
- Harrington, T.C. y Wingfield, M.J. 1998. Diseases and the ecology of indigenous and exotic pines. En Richardson, D.M. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University. Cambridge, Inglaterra. pp 381-404.
- Heppel, S., Caswell, H. y Crowder, L.B. 2000. Life Histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*. 81:654-665.

- Hernández Apolinar, M., Valverde, T. y Purata, S. 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management*. 223. 139-151.
- Hill, D.S. 1987. *Agricultural insect pests of temperate regions and their control*. Cambridge University. Inglaterra. 659 págs.
- Hobbs, R. y Humpries, S. 1995. An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation biology*. 9:4. 761-770.
- Hoffmann, J.H., Moran, V.C. y Zeller, D.A. 1998a. Long term studies and the development of an integrated management programme for control of *Opuntia stricta* in Kruger National Park, South Africa. *Journal of applied ecology*. 35. 156-160.
- Hoffmann, J., Moran, V. y Zeller, D. 1998b. Evaluation of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Phycitidae) as a Biological Control Agent of *Opuntia stricta* (Cactaceae) in the Kruger National Park, South Africa. *Biological Control*. 12: 20-24.
- Holdgate, M. W. 1986. Summary and conclusions: characteristics and consequences of biological invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 314: 733-742.
- Holt, J.S., Boose, A.B. 2000. Potential for spread of *Abutilon theophrasti* in California. *Weed Science*. 48:43-52.
- Jensen, A.L. 1974. Matrix models for fisheries studies. *Biometrics*. 30: 547-551.
- Jordan, N. 1993. Prospects for weed control through crop interference. *Ecological Applications*. 3:1. 84-91.
- Jordan, N., Mortensen, D., Prenzlow, D. y Curtis Cox, K. 1995. Simulation analysis of crop rotation effects on weed seedbanks. *American Journal of Botany*. 82:3. 390-398.
- Kareiva, P. 1996. Developing a predictive ecology for non-indigenous species and ecological invasions. *Ecology*. 77:6. 1651-1652.
- Kasasian, L. 1969. Weed control in cotton. *Cotton Growing Review*. 46: 165-173
- Kerstupp, F., Sheinvar, L., Bye, R., González, L., Pérez, M.C., Mendoza, M., Hidalgo, M. y Juárez, J. 2001. Producción y comercialización de frutos comestibles de *Opuntia sp.* En el Valle del Mezquital. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 1:####
- Kolar, C. S. y Lodge, D.M. 2001. Progress in invasions biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*. 16:199- 204.

- Koop, A. y Horwitz, C. 2005. Projection matrix analysis of the demography of an invasive, nonnative shrub (*Ardisia elliptica*). *Ecology*. 86: 2661-2672.
- Kremer, R. 1993. Management of weed seed banks with microorganisms. *Ecological Applications*. 3:1. 42-52.
- Le Baron, H.M. y Gressel, J. 1982. *Herbicide resistance in plants*. Wiley-Interscience. Chichester, Inglaterra. 401 págs.
- Lefkovitch, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*. 21: 1-18.
- Liebman, M. y Dyck E. Crop rotation and intercropping strategies for weed management. *Ecological applications*. 3:1. 92-122.
- Lodge, D.M., Taylor, C.A., Holdich, D.M., Skurdal, J. 2000. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lessons from Europe. *Fisheries*. 25: 7-20.
- Lonsdale, W., Farrel, G. Wilson, C. 1995. Biological control of a tropical weed: A population model and experiment for *Sida acuta*. *Journal of applied ecology*. 32:2. 391-399.
- Louda, S.M., Pemberton, R.W., Johnson M.T. y Follett P.A. 2003. Nontarget effects—the Achilles' Heel of biological control? Retrospective analyses to reduce risk associated with biocontrol introductions, *Annual Review of Entomology* 48: 365–396.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, and F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications*
- Mandujano, M.C., Golubov, J. y Montaña, C. 1997. Dormancy and endozoochory dispersal of *Opuntia rastrera* in the southern Chihuahuan desert. *Journal of Arid Environments*. 36. 259-266.
- Mandujano, M. C., Montana, C., Mendez, I., & J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. *Journal of Ecology*. 86: 911-921.
- 10: 689-710.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J. y Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*. 82: 344-359.
- Mandujano, M.C. Verhulst, J.M., Carrillo-Angeles, I y Golubov, J. 2007 a. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): Evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Science*. 168: 1035-1044.

- Mandujano, M.C., Mandujano, M., M. Pérez, Flores, H., Aguilar, G. y Golubov, J. 2007 *b*. Las diez plagas de Egipto y la undécima en México: la plaga del nopal. *Ciencias*. 88:50-58.
- Mayton, E., Smith, E. y King, D. 1945. Nutgrass eradication studies: IV. Use of chickens and geese in the control of nutgrass. *Journal of American Society of Agronomy*. 37:785-790.
- Menges, E. 2000. Population viability analysis in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*. 15: 51-56.
- Mertens, S., van den Bosch, F. y Heesterbeek, J.A.P. 2002. Weed populations and crop rotations: Exploring dynamics of a structured periodic system. *Ecological applications*. 12:4. 1125-1141.
- Mollison, D. 1986. Modelling biological invasions: chance, explanation, prediction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 314: 675-693.
- Montiel, S. y Montaña, C. 2000. Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan desert cactus. *Plant ecology*. 146. 221-229.
- Morris, W., Doak, D., Groom, M., Kareiva, P, Fieberg, J., Gerber, L., Murphy, P. y Thompson, D. 1999. A practical handbook for population viability analysis. *The Nature Conservancy*. 80 págs.
- Morris, W. y Doak, D. 2002. *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates Inc. Massachussets, E. U.A. 480 págs.
- Mortimer, A.M. y Firbank, L.G. 1983. Towards a rationale for the production of weed infestations and the assessment of control strategies. En *Proceedings of the 10th International Congress on Plant Protection*. British Crop Protection Council, Brighton, Inglaterra. pp 146-153
- Neubert, M. y Caswell, H. 2000. Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology*. 81: 1613-1628.
- Nobel, P.S. 1994. *Remarkable agaves and cacti*. Oxford University. New York, U.S.A. 166 págs.
- Nobel, P. S. 2002. *Cacti Biology and uses*. University of California. Londres. Inglaterra.
- Parish, S. 1990. A review of non chemical weed control techniques. *Biological Agriculture and Horticulture*. 7:117-137.
- Ramaley, F. 1940. Control of Prickly Pear in Australia. *Science*. 92:528-529
- Reinthal, P.N. y Kling, G.W. 1997. Exotic species, trophic interactions, and ecosystems dynamics: a case study of Lake Victoria. En *Strouder, D.J. Theory and Application in Fish Feeding and Ecology*. University of South Carolina. E.U.A. pp 295-313.

- Réjmanek, M. y Richardson, D.M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*. 77:1655-1661.
- Rinker, D., Olthof, T., Dano, J. y Alm, G. 1995. Effects of entomopathogenic nematodes on control of a mushroom-infesting sciarid fly and on mushroom production. *Biocontrol Science and Technology*. 5. 109-119.
- Roy, J. 1990. In search of the characteristics of plant invaders. En di Castri, F., Hansen, A.J. y Debussche, M. *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer, Academics. Holanda. 463 págs.
- Russell, E.C y P.Felker. 1987. The prickly pears (*Opuntia spp. Cactaceae*): a source of human and animal food in semiarid regions. *Economic Botany* 41:433-445.
- SAGARPA. 2007. Anuario Estadístico de la Producción Agrícola de los Estados Unidos Mexicanos. SIAP. Mexico D.F. www.siap.gob.mx
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. y Weller, S.G. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review on Ecology and Systematics*. 32: 305-332.
- SENASICA. 2006. Ubicación y situación actual del brote de Palomilla del nopal *Cactoblastis cactorum* en Quintana Roo, México
- Shea, K. y Kelly, D. 1998. Estimating biocontrol agent impact with matrix models: *Carduus nutans* in New Zealand. *Ecological Applications*. 8: 824-832.
- Shea, K. y Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*. 17: 170-176.
- Shea, K., Kelly, D., Sheppard, A. y Woodburn, T. 2005. Context-dependent biological control of an invasive thistle. *Ecology*. 86: 3174-3181.
- Silvertown, J., Franco, M. y Mc Conway, K. 1992. A demographic interpretation of Grime's triangle. *Functional Ecology*. 1992. 6. 130-136.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography - relative importance of Life-Cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. [Journal of Ecology](#). 81: 465-476.
- Simberloff, D. 2003. How much information on population biology is needed to manage invasive species. *Conservation biology*. 17:1. 83-92.

- Smith, G. y Trout, R. 1994. Using Leslie matrices to determine wild rabbit population growth and the potential for control. *Journal of Applied Ecology*. 31: 223-230.
- Soberón, J., J. Sarhukán y J. Goluvob. 2001. The importance of *Opuntia* in Mexico and routes of invasion and impact of *Cactoblastis cactorum* (*Lepidoptera: Pyralidae*). *Florida Entomologist* 84:4. 486-492.
- Tuduri, J.C., Martorell, L.F. y Gaud, S.M. 1971. Geographical distribution and host plants of the cactus moth, *Cactoblastis cactorum* (Berg), in Puerto Rico and the United States Virgin Islands. *Journal of the Agricultural University of Puerto Rico* 58:130-134.
- Walker, B., and W. Steffen. 1997. An overview of the implications of global change for natural and managed terrestrial ecosystems. *Conservation Ecology*. [en línea] 2: 2. URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss2/art2/>.
- Wapshere, A.J., Del Fosse, E.S. y Cullen J.M. 1989. Recent development in biological control of weeds. *Crop Protection*. 8. 227-250.
- Wiens, J y Graham, C. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology and conservation biology. *Annual review on ecology evolution and systematics*. 36. 519-539.
- Williamson, M y Brown, K.C. 1986. The analysis and modelling of British invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 314: 505-512.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman y Hall. Inglaterra. 244 págs.
- Williamson, M. y Fitter, A. 1996. The varying success of invaders. *Ecology*. 77: 1661-1666.
- Wurtz, T. 1995. Domestic geese: Biological weed control in an agricultural setting. *Ecological Applications*. 5:3. 570-578.
- Zimmermann, H.G., Moran, V.C. y Hoffmann, J.H. 2000. The renowned cactus moth, *Cactoblastis cactorum*: its natural history and threat to native *Opuntia* floras in Mexico and the United States of America. *Diversity and distribution* 6:259-269.
- Zimmermann, H.G., Bloem, S. y Klein, H. 2004. *Biología, historia, amenaza, monitoreo y control de la palomilla del nopal, Cactoblastis cactorum*. Transcontinental, México, DF. 61pp.
- Zuidema, P. y Boot, R. 2002. Demography of the Brazil Nut Tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: Impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. *Journal of Tropical Ecology*. 18:1. 1-31.