



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

“ECOLOGÍA DE POBLACIONES Y ASOCIACIÓN  
NODRIZA-PROTEGIDO DE *Astrophytum ornatum*  
(DC.) F. A. C. WEBER *EX* BRITTON & ROSE  
(CACTACEAE) EN QUERÉTARO, MÉXICO”.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

ZEPEDA MARTÍNEZ VERÓNICA  
NOEMÍ



DIRECTORA DE TESIS: Dra. María del  
Carmen Mandujano  
Sánchez

Enero, 2010



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

## Hoja de Datos del Jurado

### 1. Datos del alumno

Zepeda  
Martínez  
Verónica Noemí  
55 85 36 00  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
303223494

### 2. Datos del tutor

Dra.  
María del Carmen  
Mandujano  
Sánchez

### 3. Datos del sinodal 1

M en C  
Irene  
Pisanty  
Baruch

### 4. Datos del sinodal 2

M en C  
Lucía María Teresa  
Plascencia  
López

### 5. Datos del sinodal 3

Biol.  
Gabriel  
Olalde  
Parra

### 6. Datos del sinodal 4

Biol.  
Víctor  
López  
Gómez

### 7. Datos del trabajo escrito

Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protégido de *Astrophytum ornatum*  
(DC.) F. A. C. Weber *ex* Britton & Rose (Cactaceae) en Querétaro, México  
60 p  
2010

## AGRADECIMIENTOS

Este proyecto se realizó gracias al apoyo de Conacyt-Semarnat A0350 de la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez y a la beca del proyecto “Filogeografía del género *Astrophytum* (Cactaceae) CONACyT CB 83790” del Dr. Jordan Golubov.

Esta tesis fue dirigida por la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, gracias por introducirme en el espinoso mundo de los cactus, en el maravilloso campo de la ecología de poblaciones, por la experiencia de pertenecer al laboratorio y por la libertad otorgada para cometer equivocaciones y aprender de mis errores.

Al jardín botánico regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”, al Ing. Emiliano Sánchez y todo el personal, por el apoyo y las facilidades otorgadas.

A Ruth Chávez Martínez por ayudarnos en la descripción e identificación de la vegetación en el sitio de estudio.

A mis sinodales (Irene Pisanty, Lucía Plascencia, Víctor López y Gabriel Olalde) por las sugerencias, comentarios y el tiempo otorgado para mejorar el escrito.

A los profes del taller de “Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos” y al laboratorio de “Dinámica de poblaciones y evolución de historias de vida” por los conocimientos adquiridos y por recordarme a cada instante mi pasión por la biología.

A todas las personas que me ayudaron a tomar mis datos en campo: Jordan, Meli, Coni, Syl, Habacuc, Gis, Juan, Leo, Hugo, Isra, Donají y alumnos de la UAM; mil gracias por arriesgar su vida en la parcela 1 y mil disculpas por los pantalones rotos, el vértigo y el desgaste de las rodillas (pero qué tal las gorditas, las resbaladillas de mármol, y sobre todo las risas, eehh).

A todos aquellos que me ayudaron con el riego y a tomar datos en el experimento de germinación y supervivencia: Coni, Hugo, Rosa, Erick, Gis, Martha, Caver, Chucho, Clau, Rubén (amigo de todos), Areli (en el servicio social), Leo, Juan, a mi mamá y Luis (primo).

A Mariana Rojas-Aréchiga por toda la ayuda con las semillas, el apoyo con los experimentos de fotoblastismo, las mediciones de RFA's y, ¿por qué no?, por ser tan buena onda y alivianada.

A todos los profes del taller que revisaron mi tesis: Zenón Cano-Santana, Iván Castellanos, Víctor López, Irene Pisanty, Israel Carrillo-Ángeles (como profe del taller y por petición mía) y por último pero no menos importante, a Erick García-Morales por las conclusiones (que no es profe del taller pero igual me hecho la mano).

También a todos los que nutrieron el trabajo durante el proceso de elaboración, ya sea con ideas o guiándome en el oscuro mundo de la estadística: Gis, Coni, Chucho (J. Joshua P. Hirata) y especialmente a Erick e Isra por la tortura de los datos, muy especialmente a Isra por la paciencia y el tiempo invertido en mis dudas con varios de los análisis de mis datos y en el desarrollo de mis habilidades (quesque!!) en Excel y en el JMP.

Un super agradecimiento a Zenón Cano-Santana e Iván Castellanos por los conocimientos que me brindaron en la materia de Ecología I (la mejor materia que he cursado en mi vida!!!!) y por mostrarme lo maravilloso, versátil y apasionante que es esta disciplina. Iván: seguro no te acuerdas pero tienes razón, esta es “la década”. De verdad que chido que sean como son, con ustedes me divertí y aprendí como nunca.

A mis compañeros de taller, Erandi y Gálvez, por compartirnos el estrés, y a Dany y Adriana por el apoyo.

Al H. cuadro por todas las risas, enojos, lloriqueos, histerias, borracheras, las pre-cenas navideñas, las cenas en la fac, nuestra pobreza, etc., en especial a Chucho (porque a pesar de nuestro carácter y las mil discusiones seguimos siendo buenos amigos), a Clau (eres una gran persona), a Martha (tengo tanto porque agradecerte que no acabaría nunca así que mil gracias por existir y permitirme ser tu amiga) y a Rubén (por todas las ocasiones en que te metía en aprietos, por aguantar mis peleas con Chucho, mi estrés, por no enojarte tanto cuando borre las correcciones de tu tesis :P, en fin, gracias por soportarme). Los quiero un chingo a todos!!!!

Le agradezco a mi mamá por involucrarse tanto en todos mis proyectos y por apoyarme esta gran aventura de estudiar lo que quería y a mi papá porque sus tropiezos me ayudaron a formar lo que ahora soy.

Por último quiero recordar la memoria de la profesora Ana María Palazón (gracias por ampliar mi horizonte en esto de la biología y por creer en mí), y de dos de mis compañeros en la carrera, Edgar Molina y Miguel Blanco.



FACULTAD DE CIENCIAS  
Secretaría General  
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ  
Jefe de la División de Estudios Profesionales  
Facultad de Ciencias  
**Presente**

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

**Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protégido de *Astrophytum ornatum* (DC.) F. A. C. Weber ex Britton & Rose (Cactaceae) en Querétaro, México.**

realizado por **Zepeda Martínez Verónica Noemí** con número de cuenta **3--0322349-4** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario M. en C. Irene Pisanty Baruch

Propietario Biól. Gabriel Olalde Parra

Propietario Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez  
Tutora

Suplente Biól. Víctor López Gómez

Suplente M. en C. Lucía María Teresa Plasencia López

Atentamente,

"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"

Ciudad Universitaria, D. F., a 28 de septiembre de 2009

EL COORDINADOR DEL COMITÉ ACADÉMICO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

DR. PEDRO GARCÍA BARRERA

## Contenido

Resumen	8
1.- INTRODUCCIÓN	
1.1 Demografía, una herramienta útil en la ecología de poblaciones	9
1.2 Las cactáceas, una familia particular	10
1.3 Patrones demográficos en cactáceas	11
1.4 Interacción nodriza-protégido en cactáceas	12
1.5 Conservación de cactáceas	14
1.6 La especie de estudio	16
1.6.1 Ecología poblacional de <i>Astrophytum ornatum</i>	17
1.6.2 Factores de riesgo de <i>Astrophytum ornatum</i>	18
2.- OBJETIVOS	19
3.- MATERIALES Y MÉTODOS	
3.1 Sitio de estudio	20
3.2 Sistema de estudio.	21
3.3 Ecología de poblaciones	24
3.4 Patrón de distribución	26
3.5 Nodricismo	28
3.6 Germinación y establecimiento de <i>A. ornatum</i> en tres distintas condiciones de luz	28

4.- RESULTADOS	
4.1 Densidad poblacional	30
4.2 Patrón de distribución espacial	30
4.3 Asociación nodriza-protegido	31
4.4 Experimento de germinación y supervivencia en tres distintas condiciones de luz	32
4.5 Análisis demográfico	
4.5.1 Estructura poblacional	33
4.5.2 Probabilidades de transición y tasa finita de crecimiento	35
4.5.3 Estructura estable de tamaños	37
4.5.4 Valor reproductivo y mortalidad	37
4.5.5 Elasticidades	38
5.- DISCUSIÓN	
5.1 Patrón de distribución e interacción nodriza-protegido	41
5.2 Estructura de tamaños	44
5.3 Demografía	45
6.- CONCLUSIONES	50
7.- LITERATURA CITADA	51

## RESUMEN

Las cactáceas son un grupo de plantas con características biológicas y ecológicas particulares que las hacen vulnerables a diversos factores de perturbación natural y antropogénica, se presentan en áreas de distribución restringida, y están limitadas a ambientes muy específicos formando poblaciones pequeñas. Debido a ésto actualmente esta familia corresponde a la de mayor número de especies en peligro de extinción. La dificultad que existe para evaluar el estado de conservación de muchas especies de cactáceas y clasificarlas según los lineamientos en la norma oficial vigente en México se debe a la falta de información biológica, y sobre todo a la ausencia de estudios demográficos. *Astrophytum ornatum* presenta un estatus A (amenazada) en la NOM-059-SEMARNAT-2001. Su situación ecológica general no ha sido evaluada, por lo que no se conoce exactamente cuál es su condición local y regional. En este trabajo se analizó la estructura poblacional, el patrón de distribución espacial, la asociación de *A. ornatum* con especies nodriza potenciales, así como su dinámica poblacional para comprender algunos de los factores que influyen en el mantenimiento de sus poblaciones con el fin de aportar información que permita determinar su estatus de conservación. Se determinó que la especie presenta un patrón de distribución espacial agregado, relacionado con la presencia de especies nodriza, cuya influencia hace que las condiciones ambientales sean menos extremas. El 20% de los individuos se encontraron en grietas o rocas que les proporcionaban sombra, las cuales podrían desempeñar una función similar a las plantas nodrizas sin interferir con la radiación que en etapas juveniles y adultas requiere la planta. La mayoría de los individuos se concentran en las primeras categorías de tamaño, hay un menor número de individuos reproductivos, los individuos de tallas grandes presentan un mayor número de estructuras reproductivas y un menor número promedio de semillas por fruto. La categoría uno (de individuos no reproductivos) presentó el mayor valor de elasticidad, y el proceso demográfico al que la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) fue más sensible es el crecimiento, lo cual sugiere una asignación de recursos importante destinado a aumentar la talla de la planta.

## 1.- INTRODUCCIÓN

### 1.1 Demografía, una herramienta útil en la ecología de poblaciones

La ecología de poblaciones intenta explicar el origen de la estructura de una población así como su dinámica numérica a través del tiempo y el espacio (Franco, 1990). El propósito no es simplemente describir esta dinámica en sí misma, sino fundamentalmente generar hipótesis e inferencias que expliquen cómo se distribuyen las diferentes especies en la naturaleza, y cuáles son los mecanismos de regulación numérica de las poblaciones, así como sus posibles consecuencias evolutivas, resultado de las diferentes presiones de selección que han moldeado la historia de vida de cada especie en particular a través del tiempo (Stearns, 1992; Silvertown y Lovet-Doust, 1993).

La demografía constituye una herramienta de trabajo fundamental para la ecología de poblaciones, pues comprende una serie de métodos que permiten analizar y describir de manera numérica la estructura y dinámica de las poblaciones a través del tiempo, a partir del conocimiento de las tasas vitales de nacimiento, crecimiento y mortalidad, las cuales describen el desarrollo de los individuos durante su ciclo de vida (Soberón, 1987; Franco, 1990). La respuesta de estas tasas al ambiente particular en el que se desarrollan los organismos determina la dinámica poblacional en un tiempo ecológico (Caswell, 1989), mientras que en un contexto evolutivo, las predicciones acerca de estas respuestas permiten analizar la intensidad de la selección natural sobre algunas características de la historia de vida de las especies estudiadas (Stearns, 1992).

Los estudios demográficos permiten conocer no sólo el número de individuos de una población, sino cómo y por qué este número cambia a través del tiempo. El estudio de la dinámica de una población nos lleva al conocimiento de tres aspectos fundamentales:

- a) La tasa de crecimiento de la población como resultado de los nacimientos, las muertes, la inmigración y la emigración.
- b) Los atributos de la historia de vida de los organismos (edad a la primera reproducción, número de eventos reproductivos a través del ciclo de vida, número de descendientes en cada evento reproductivo y longevidad máxima).

- c) Proyecciones sobre el futuro de la población asumiendo que las condiciones iniciales permanecen constantes (Franco, 1990; Stearns, 1992).

## **1.2 Las cactáceas, una familia particular**

La familia de las cactáceas comprende aproximadamente 2000 especies, es endémica de América, en donde está distribuida desde Peace River, en el norte de Canadá, hasta la Patagonia, en Argentina, y desde el nivel del mar, en las dunas costeras, hasta los 5 100 m de altitud en Perú (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995). Las especies de esta familia se encuentran principalmente en las zonas áridas y semiáridas, pero también crecen en las zonas subtropicales y en las tropicales húmedas, donde algunas viven como epífitas (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

Esta familia ocupa el quinto lugar en diversidad en el ámbito nacional, con alrededor de 55 géneros y 850 especies (Rzedowski, 1988). México es el centro de diversificación de cactáceas más importante, pues en su territorio se presentan cerca del 45% de las especies de la familia y un alto porcentaje son endémicas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Hernández y Godínez (1994) calculan que el grado de endemismos de las especies es del orden de 78% y de 73% a nivel de géneros.

Las cactáceas son un grupo de plantas con características biológicas y ecológicas particulares que las hacen vulnerables a diversos factores de perturbación natural y antropogénica. Se presentan en áreas de distribución restringida, o bien, limitadas a ambientes muy específicos formando poblaciones pequeñas y de baja densidad (Hernández y Godínez, 1994). El crecimiento de la mayoría de los individuos es muy lento, y es una familia que posee ejemplares longevos que llegan a vivir más de 2000 años (Mandujano, 1995). El establecimiento y la supervivencia de los cactus al iniciar su vida son bastante improbables. Se ha estimado que sólo una semilla en 13 millones puede llegar a establecerse y reproducirse (Mandujano *et al.*, 2001).

Las cactáceas ocupan el primer lugar en el listado de la Norma Oficial Mexicana, con 260 taxa; también ocupan el primer lugar en la lista de la CITES (Convención sobre Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres) y en la IUCN (International Union for Conservation of Nature); debido a que

es una de las familias que más se detecta en el comercio nacional e internacional como plantas silvestres (Glass, 1998).

### **1.3 Patrones demográficos en cactáceas**

Los estudios de ecología de poblaciones son fundamentales para generar parte de la información necesaria para la evaluación del estado de riesgo y planeación de la conservación de las especies de esta familia ya que proveen de una herramienta muy útil para evaluar la situación actual de las poblaciones existentes, así como detectar los estadios vulnerables en el ciclo de vida de las especies en cuestión y finalmente para hacer estimaciones del futuro de la población bajo diferentes escenarios ecológicos potenciales (Esparza-Olguín *et al.*, 2002).

En los estudios demográficos y poblacionales que se han hecho hasta el momento con especies de esta familia de plantas destacan las siguientes características:

- a) Son especies muy vulnerables a diferentes tipos de perturbación humana como son:
  - El pastoreo por diferente tipo de ganado (del Castillo, 1982; Jordan y Nobel, 1982; Suzán, 1997; Huerta y Escobar, 1998; Jiménez-Sierra *et al.*, 1998).
  - La colecta ilícita de ejemplares y la sobrecolecta, cuando son un recurso alimenticio para poblaciones humanas y como plantas de ornato (del Castillo, 1982; Huerta y Escobar, 1998; Jiménez-Sierra *et al.*, 1998; Mandujano *et al.*, 1998; Martínez-Peralta y Mandujano, 2009).
  - La fragmentación del hábitat por actividades agrícolas (Martínez-Ávalos *et al.*, 1993; Suzán, 1997).
- b) Cuando han sufrido un daño físico severo, la recuperación es muy lenta y afecta la tasa de crecimiento individual y la edad a la primera reproducción (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995).
- c) Los periodos de germinación de las semillas, el establecimiento y la supervivencia de plántulas son particularmente vulnerables a variables ambientales como las heladas severas, sequías prolongadas, temperaturas extremas y variación en la humedad (Steenbergh y Lowe, 1969; Turner *et al.*, 1969; Steenbergh y Lowe, 1976,1977; Jordan y Nobel, 1982; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.*, 1998; Suzán *et al.*, 1998).

- d) Presentan tasas anuales de crecimiento individual y poblacional muy lentas (ciclos de vida frecuentemente muy largos y complejos) (Jordan y Nobel, 1982; Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995; Jiménez-Sierra *et al.*, 1998; Suzán *et al.*, 1998; Mandujano *et al.*, 2001).
- e) Presentan asociación con rocas y/o plantas que proveen condiciones microclimáticas adecuadas para el establecimiento y sobrevivencia de plántulas (McAuliffe, 1984; Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra., 1991; Suzán *et al.*, 1994; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Mandujano *et al.*, 1998; Leirana y Parra, 1999; Mandujano *et al.*, 2002).
- f) El tamaño y la estructura de edades de las poblaciones tiende a fluctuar marcadamente a través del tiempo (Martínez-Ávalos *et al.*, 1993).

#### **1.4 Interacción nodriza-protégido en cactáceas**

Dentro de la familia de las cactáceas, el fenómeno del nodricismo se ha estudiado sobre todo en especies columnares (Nobel, 1980; McAuliffe, 1984; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Turner *et al.*, 1996) y en otras especies de menor tamaño que requieren de condiciones particulares durante sus primeras etapas de desarrollo (Mandujano *et al.*, 2002). En general, las cactáceas presentan ciclos de vida muy largos, cuya duración va desde décadas hasta cientos de años (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995). A lo largo de su ciclo de vida los individuos están expuestos a diferentes factores de mortalidad relacionados con los altos niveles de radiación solar y con el estrés hídrico característicos de sus hábitats, además de las múltiples interacciones bióticas a las que están expuestas, tales como la herbivoría y la competencia por lo que presentan fuertes restricciones para el reclutamiento de nuevos individuos (Mandujano, 1998).

Uno de los aspectos más importantes que refleja la interacción entre las poblaciones de plantas y su ambiente es el patrón de distribución (Krebs, 1985), ya que se ha encontrado que varios cactus muestran una distribución espacial agregada como, por ejemplo, *Capiapoa cinerea*, *Ferocactus hystrix*, *Ariocarpus triogonus*, *Mammillaria gaumeri*, *M. magnimamma*, *M. oteroi*, *Turbiniocarpus pseudopectiantus*, *Trichocereus pasacana*, y *Neobuxbaumia macrocephala* (De Viana *et al.*, 1990; Valverde y Silvertown, 1999; Martínez *et al.*, 2001; Esparza-Olguín *et al.*, 2002), generalmente asociada a la interacción nodriza-protégido.

La asociación de los cactus con plantas nodriza es un factor que explica la distribución agregada de diversas especies. Muchos cactus crecen en asociación con estas plantas nodriza durante los primeros estadios de su ciclo de vida (Mandujano *et al.*, 2002). Formalmente el nodricismo se define como el reclutamiento y establecimiento no azaroso de los individuos de una especie bajo la copa de plantas de otras especies perennes en una comunidad (Cody, 1993). Tal relación tiene un origen multifactorial, como la protección contra herbivoría, la dispersión no azarosa de semillas, el incremento en la fertilidad del suelo, o bien el amortiguamiento de las condiciones ambientales extremas bajo el dosel de la nodriza (Nobel 1980; Mc Auliffe, 1984; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Carrillo-García *et al.*, 1999, Tewksbury *et al.*, 1999). Este último aspecto es fundamental en el caso de las plantas que crecen en zonas áridas, pues el dosel de plantas arbustivas perennes disminuye la radiación solar, la temperatura del suelo y evita el daño por congelamiento, generándose de esta manera un microambiente favorable para las plantas protegidas (Franco y Nobel, 1989; Suzán *et al.*, 1994; Mandujano *et al.*, 2002), y por lo tanto un incremento en la probabilidad de reclutamiento de las especies asociadas a la nodriza (Nobel, 1988; Suzán *et al.*, 1996; Mandujano *et al.*, 1998; 2002).

Los niveles de nitrógeno y nutrientes también tienden a ser mayores alrededor de los árboles y arbustos (García-Moya y Mckell, 1970; Franco y Nobel, 1989), además de que existe una mayor transferencia de agua y nutrientes de las capas profundas a las superficiales a través de los sistemas radiculares de las plantas adultas (Flores, 2001). Se ha reportado que en ciertas posiciones debajo de la nodriza, las plántulas reciben mejores condiciones de radiación a lo largo del día, lo que provoca preferencias de ubicación debajo del dosel (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000).

Sin embargo, en algunos casos esto puede tener un efecto negativo, dado que puede generar condiciones críticas de competencia por luz o agua debido a que la cercanía entre las plantas lleva a que sus sistemas radiculares se traslapen, y producen así una disminución en la tasa de crecimiento de la especie que se encuentra bajo el dosel (Franco y Nobel, 1989) o provocan un reemplazamiento de la nodriza por la especie suculenta con el paso del tiempo (Yeaton, 1978).

De acuerdo a los trabajos de Valiente-Banuet y Ezcurra (1991), las condiciones microclimáticas que se presentan a la sombra de una planta nodriza se reflejan en la supervivencia de plántulas del cactus *Neobuxbaumia tetetzo*, ya que sobreviven incluso dos años después de iniciado el experimento, en contraste con las plantas sembradas a cielo abierto que murieron en menos de 100 días. Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet (1998) reportan que las plantas nodriza disminuyen la incidencia de la radiación solar en un 97%, favoreciendo la supervivencia de las plántulas o juveniles de *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus*. Leirana y Parra (1999) muestran que la especie *Mammillaria gaumeri* necesita de plantas nodriza para poder establecerse, dado que su mortalidad es 18 veces más alta en espacios abiertos que bajo plantas nodriza. También Arriaga *et al.* (1993) reportan que el número de individuos de *Stenocereus thurberi* y *Ferocactus peninsulæ* fue significativamente mayor bajo el dosel de plantas perennes que en espacios abiertos en el bosque tropical del noroeste de México. En Sudamérica, el cactus columnar *Trichocereus atacamensis* muestra una asociación positiva con árboles y arbustos (De Viana, 1996-1997; De Viana *et al.*, 2001).

Aún así, algunos cactus globosos como *Ariocarpus fissuratus*, *Epithelantha bokei*, *Mammillaria magnimamma*, *M. lasiacantha*, *M. pectinifera* y *Trubanicarpus pseudopectinatus* pueden establecerse en ausencia de plantas nodrizas y crecen en espacios abiertos (Nobel, 1986; Arriaga *et al.*, 1993; Martínez-Ávalos *et al.*, 1994; Valverde y Silvetown, 1999; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000). En estos casos, las rocas y otras irregularidades del terreno podrían facilitar la germinación y el establecimiento, fungiendo como equivalentes de las plantas nodriza (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Alternativamente, las especies pueden presentar una cubierta cerosa más gruesa, espinación abundante, rápido tránsito en el metabolismo C3 a CAM, entre otras adaptaciones (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000).

### **1.5 Conservación de cactáceas**

El número de taxas en las listas rojas de especies en peligro de extinción han aumentado considerablemente en los últimos años (Chapin *et al.*, 2000). Desde sus inicios en 1948, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y Recursos Naturales (IUCN por sus siglas en inglés) y la Convención Internacional para el Tráfico y Comercio de Especies de Fauna y Flora Silvestre (CITES) creada en 1975, han publicado una serie de listas rojas de especies de fauna y flora amenazada de diversos

países (Vovides, 1981). En cuanto a plantas, se estima que existen alrededor de 287, 655 especies reconocidas, de las cuales 8,390 son consideradas en peligro de extinción en las diferentes categorías de riesgo. Entre estas listas, uno de los grupos con mayor número de especies mencionadas es la familia Cactaceae con aproximadamente 160 especies enlistadas (IUCN, 2006; Martínez-Ávalos, 2007). Para cactáceas mexicanas la CITES (2003) incluye a toda la familia Cactaceae en el Apéndice II y 44 (40 sin sinónimos) especies en Apéndice I (Guzmán *et al.*, 2003).

A partir del siglo pasado, el interés por las cactáceas se ha convertido en una seria amenaza para esta familia, por las toneladas de plantas que han sido extraídas de su hábitat (Sánchez-Mejorada, 1987a;1987b; Martínez-Peralta y Mandujano, 2009). De manera general existen dos grandes causas que amenazan a las especies: la explotación irracional con fines comerciales, ornamentales o tradicionales (Pierce *et al.*, 2005; Levin *et al.*, 2006) y la destrucción del hábitat lo cual incluye desarrollos urbanos, agrícolas, pecuarios y turísticos (Bry *et al.*, 2005; Cutler, 1991). Bárcenas (2003) menciona que durante los últimos años, se han colectado ilegalmente más de 60 especies de cactáceas mexicanas, principalmente especies de los géneros *Astrophytum*, *Ariocarpus* y *Turbincarpus*.

A pesar de que se han realizado esfuerzos para la protección de algunas especies de cactáceas, muchas de ellas continúan siendo altamente vulnerables debido a que los planes de conservación y manejo carecen de información sobre la biología de sus poblaciones (Mandujano *et al.*, 2001; Esparza-Olguín *et al.*, 2002). Debido a esta situación, es necesario obtener información sobre diversos aspectos ecológicos de las especies amenazadas a fin de contar con un panorama general de su estado actual de conservación (Palmer, 1987; Schemske *et al.*, 1994). Algunos de estos aspectos ecológicos pueden ser el patrón de distribución espacial, la estructura de tamaños de la población y la reproducción de los individuos, entre otros.

El patrón de distribución espacial se refiere a la relación que existe entre la especie y su ambiente (Krebs, 1985). La estructura de tamaños dentro de las poblaciones proporciona información sobre la composición de éstas en términos del sexo, la edad y la reproducción de los individuos; además, permite inferir si el reclutamiento en condiciones naturales ha ocurrido recientemente (Mandujano *et al.*,

2001; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). El análisis de la reproducción, particularmente de la germinación y la supervivencia de las plántulas, contribuye a conocer los factores que podrían afectar el reclutamiento de los individuos (Álvarez *et al.*, 2004).

Godínez-Álvarez *et al.* (2003) reportan que existe información demográfica para menos de 30 especies de cactáceas, lo cual resulta bastante contrastante tomando en cuenta que existen aproximadamente 2000 especies pertenecientes a esta familia. En este sentido, dada la carencia de estudios sobre ecología de poblaciones de este grupo, el presente trabajo contribuye al estudio demográfico de las especies de esta familia, en particular en el género *Astrophytum*. Se pretende evaluar la estructura poblacional, el patrón de distribución espacial y el establecimiento de *Astrophytum ornatum* en una localidad del municipio de Cadereyta, Querétaro, México, aspectos necesarios para comprender algunos de los factores que afectan el comportamiento demográfico de esta especie con el fin de aportar información que contribuya a evaluar su estado de conservación. Sin embargo, al igual que la mayoría de las especies de cactáceas, su situación ecológica general no ha sido evaluada, por lo que no se conoce exactamente cuál es su condición local y regional.

Cabe señalar que hasta el momento no existe un programa integral a nivel nacional para definir los criterios y trabajos prioritarios para cada región de alta diversidad de especies y toda esta información representa una base importante para la toma de decisiones que permitan apoyar la inclusión o exclusión de las especies amenazadas en las listas internacionales y nacionales.

## **1.6 La especie de estudio**

*Astrophytum ornatum*, comúnmente conocida como piojosa, biznaga algodoncillo o liendrilla es comercialmente importante principalmente por su atractivo ornamental, basado en las variaciones de los tricomas del tallo, la forma espiralada o recta de éste y su flor grande de color amarillo que aparece con precocidad (Arias, 1989). Biogeográficamente es importante por ser la especie de distribución más meridional del género *Astrophytum* (Arias, 1989). Se encuentra en el apéndice II de CITES, y en la NOM-059-ECOL-2001, esta catalogada como especie amenazada.

### **1.6.1 Ecología poblacional de *Astrophytum ornatum***

El tamaño y dinámica de las poblaciones de *A. ornatum* no son conocidos en conjunto. Se estima que aún existen varias poblaciones estables, aunque se aprecia un deterioro general de las mismas (Arias, 1989).

Según lo observado por Ortega (2004) en individuos de *A. ornatum* en la zona de la Presa de Zimapán, se producen 17 frutos viables por año. Éstos a su vez producen en promedio 42 ( $\pm$  24.2 d.e.) semillas por fruto, mientras que el porcentaje de germinación reportado es del 56%. Las semillas son la forma principal de dispersión de la especie y se ha detectado herbivoría por parte de hormigas del género *Iridomyrmex* que se alimentan de éstas, principalmente de su funículo después de que ha ocurrido la dehiscencia (Arias, 1989).

El establecimiento de estas semillas ocurre bajo el nodricismo de arbustos, huecos en las rocas o bajo plantas adultas a las que se agregan (Arias, 1989; Ortega, 2004). Arias (1989) confirma que el desarrollo inicial de los individuos de la especie es lento y comprueba que en la mayoría de las poblaciones estudiadas existen reemplazos en la población y menciona que durante sus recorridos en campo, en 16 de las 19 localidades valoradas, reporta la presencia de plántulas e individuos inmaduros.

Ortega (2004) menciona que *Astrophytum ornatum* mantiene su crecimiento en forma globosa hasta los 15 a 25 cm y posteriormente se desarrolla como columnar. Diez emplazamientos estudiados durante el año 2005 por el Jardín Botánico Regional de Cadereyta, en el centro de Querétaro, arrojaron tamaños poblacionales pequeños (menos de 50 individuos), pero en todas se encontraron plántulas (Sánchez, 2006). García-Manjares *et al.* (2008) indican, en un estudio realizado en la Barranca de Metztitlán, que las alturas de los individuos oscilan entre 1 y 119 cm lo que indica reclutamiento reciente. El intervalo de altura con mayor frecuencia es de 50 a 60 cm una población y de 30 a 40 cm para la segunda población de estudio. El crecimiento de los individuos alcanza hasta 12 cm/año. La época reproductiva es larga extendiéndose de noviembre a mayo.

### 1.6.2 Factores de riesgo de *Astrophytum ornatum*

Los factores que condicionan el desarrollo natural de *A. ornatum* son principalmente de origen humano. El género entero sigue siendo predilecto de los coleccionistas; particularmente esta especie atrae mucho interés debido, entre otros factores, a los nuevos hallazgos de poblaciones realizados durante el 2004 en la frontera guanajuatense-potosina que han permitido localizar formas intermedias entre *A. ornatum* y *A. myriostigma*. Las variaciones híbridas (consideradas variedades por los coleccionistas) de *Astrophytum ornatum* (conocidas como *A. glabrescens*, *A. niveum*, *A. mirbelii* y *A. virens*) presentan una alta demanda en el mercado (Sánchez, 2006). El saqueo de plantas, plántulas y semillas podría estar activo en estas poblaciones por lo que es necesario un monitoreo permanente (Sánchez, 2006).

Los peligros originados localmente están también presentes y de ellos, el pastoreo caprino, es relevante aunque no existen estudios que correlacionen la perturbación de este tipo de ganado con los disturbios de consecuencias para las poblaciones, en todo su ámbito de distribución (Arias, 1989). La carga animal aún en algunos sitios ya declarados como reservas ecológicas (Reservas de la Biosfera de Metztitlán y Sierra Gorda) es alta (Sánchez, 2006). Adicionalmente, existe desde varios años atrás un problema con los burros ferales que también destruyen las biznagas (INESEMARNAP, 1999; CONANP, 2003).

De acuerdo con la evaluación de la condición local de riesgo (MER Regional), *A. ornatum* es una especie relacionada con la Zona Árida Querétaro-Hidalguense que presenta especificidad de hábitat y se distribuye preferentemente en las cañadas de los ríos locales, y se asocia con el matorral micrófilo, rosetófilo y submontano de la región. Dada la extensión de los cauces de los ríos es posible que la especie encuentre sitios de resguardo para su establecimiento, pero algunos sitios ya se encuentran muy deteriorados o amenazados por ser zonas de extracción del mármol (Sánchez-Martínez *et al.*, 2006).

Las poblaciones más numerosas se han registrado en sitios con mayor pendiente. En poblaciones ubicadas en sitios de menor pendiente es notable el grado de deterioro que presentan ya que son dañadas por el sobrepastoreo, por la extracción de leña y por el ganado equino (burros) (Sánchez-Martínez *et al.*, 2006).

## **2.- OBJETIVO GENERAL**

Aportar información que contribuya a determinar el estado de conservación de *Astrophytum ornatum* en Cadereyta, Querétaro, México, mediante el uso de la ecología de poblaciones y el estudio de los requerimientos de reclutamiento de nuevos individuos asociados a nodrizas.

### **2.1 OBJETIVOS PARTICULARES**

#### **2.1.1 DEMOGRAFÍA**

- Determinar la estructura de tamaños de la población para establecer si hay reclutamiento y obtener la distribución de las densidades de los individuos en cada categoría.
- Elaborar una matriz de transición poblacional de tipo Lefkovitch para estimar su tasa de crecimiento.
- Elaborar análisis prospectivos (sensibilidad y elasticidad) para determinar la contribución de cada categoría de tamaño y procesos demográficos a la tasa finita de crecimiento poblacional.

#### **2.1.2 INTERACCIÓN NODRIZA-PROTEGIDO**

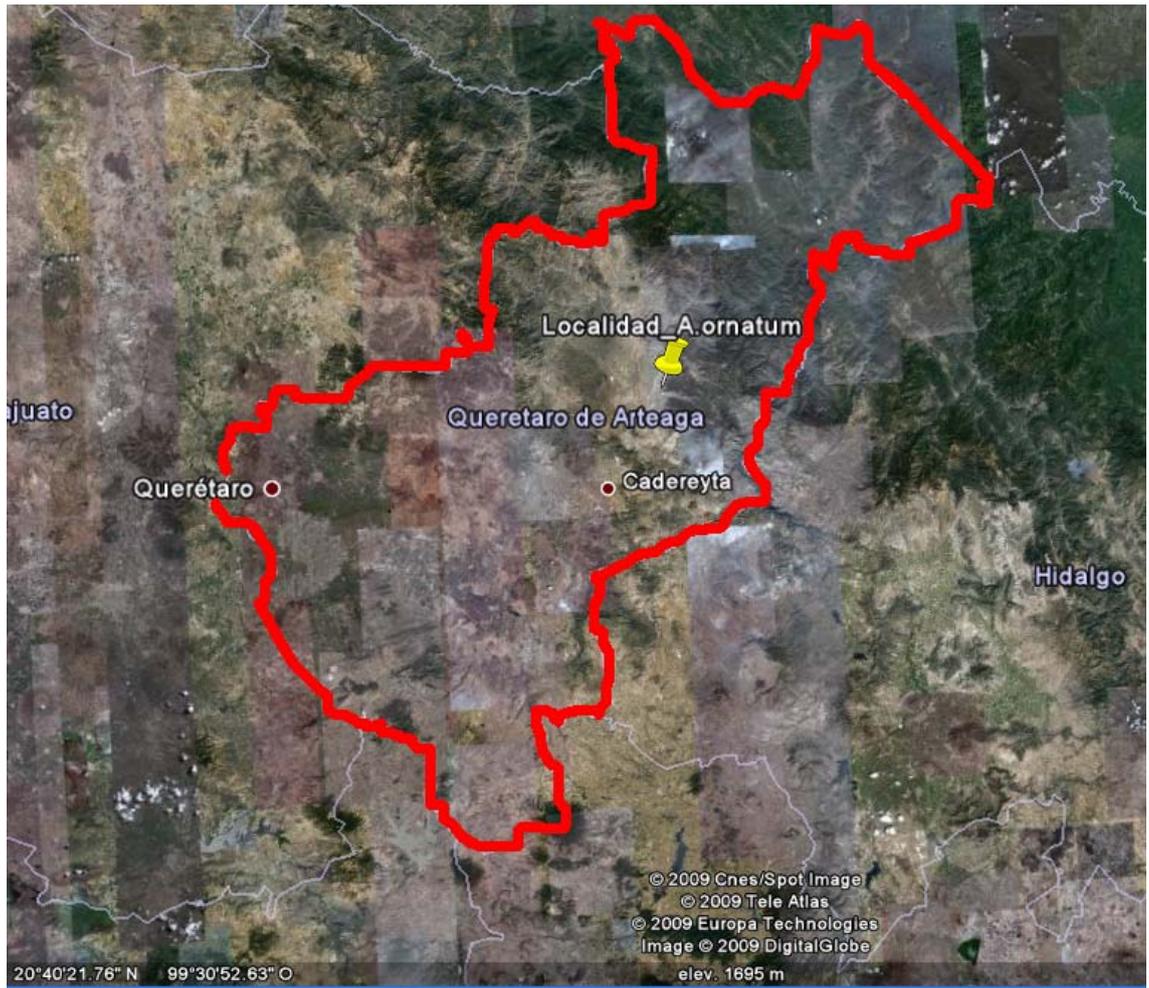
- Determinar si existe una asociación significativa de los individuos bajo el dosel de especies de plantas perennes de la comunidad.
- Determinar el patrón de distribución espacial de *A. ornatum* para establecer si es agregado y si éste es una consecuencia de la asociación con especies nodriza.
- Evaluar el efecto de las nodrizas sobre la germinación y el establecimiento de plántulas de *A. ornatum*.

### 3.- MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 Sitio de estudio

La investigación se llevó a cabo en la localidad de Agua Salada en el municipio de Cadereyta, ubicado en la parte central del estado de Querétaro (Fig. 1). Presenta una vegetación de tipo matorral xerófilo, clasificado como matorral submontano (Zamudio *et al.*, 1992), donde las especies identificadas fueron *Agave diformis*, *Agave striata*, *Ayenia rotundifolia*, *Bahia astinifolia*, *Bursera schlechtendallii*, *Caliandria eruphylla*, *Coryphanta erecta*, *Coryphanta radians*, *Cylindropuntia imbricata*, *Dasylirium acrotriche*, *Echinocereus pentalofus*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ephedra compacta*, *Eritrina coracoides*, *Ferocactus echidne*, *Fouquieria splendens*, *Jatropha dioica*, *Juniperus flaccida*, *Karwinskia humboltiana*, *Karwinskia mollis*, *Machaonia coulteri*, *Mammillaria elongata*, *Mammillaria permella*, *Mimosa aculiaticapsa*, *Mimosa depauperata*, *Opuntia stenopetala*, *Prosopis laenigata*, *Senna wisllisenni*, *Selaginella* sp., *Yucca filifera* y *Zapoteca formosa*.

En esta zona predomina el clima de tipo semiseco templado con lluvias en verano (BS<sub>1</sub> kw) de la clasificación de Köppen modificada por García (1988), con temperatura mínima promedio de 12 °C y una máxima promedio de 19.4 °C, la temperatura media anual es de 16 °C. La precipitación mínima promedio es de 309.3 mm y la máxima de 789.5 mm, la media anual es de 480 mm (INEGI, 1986).

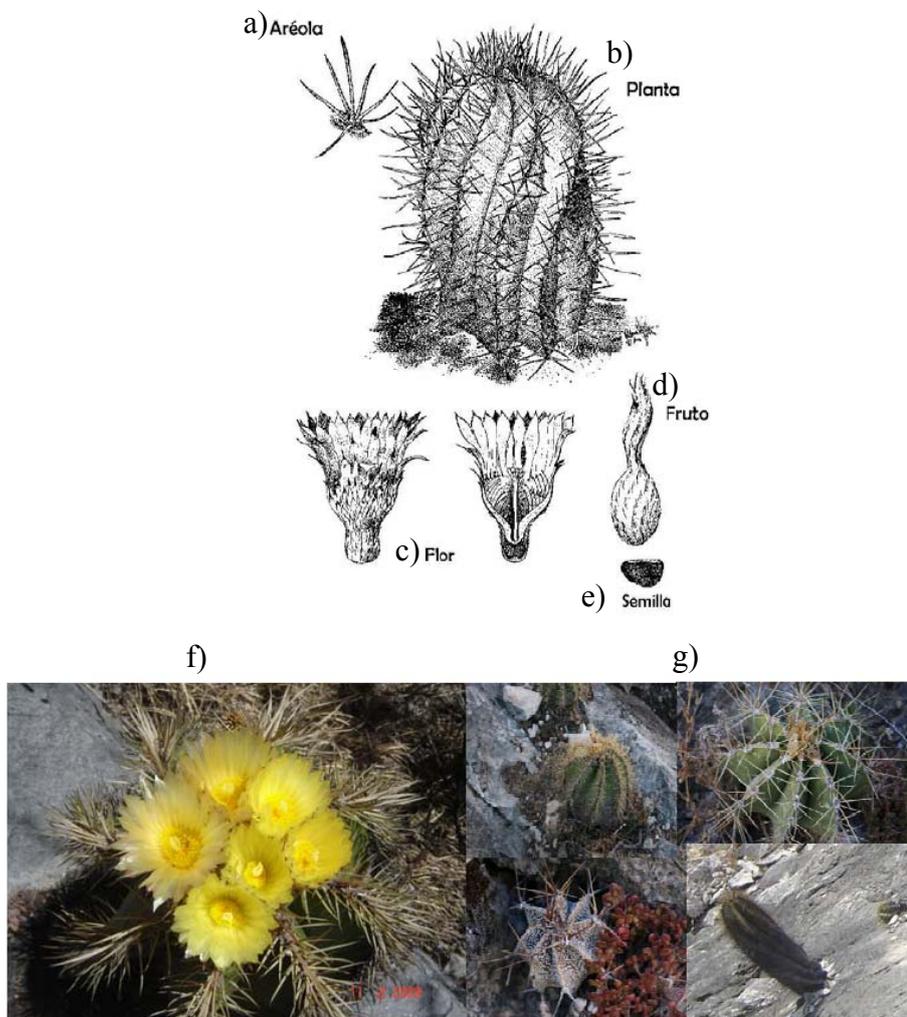


**Figura 1.** Ubicación del sitio de estudio de la población de *Astrophytum ornatum* en Cadereyta, Querétaro, México.

### 3.2 Sistema de estudio.

*Astrophytum ornatum* es una cactácea endémica de México, el tallo es al principio esférico y después columnar (de 30 a 35 cm de altura por 12 a 15 cm de diámetro), en su hábitat alcanza hasta 2 m de altura. Presenta ápice hundido con lana blanca. La epidermis es de color verde claro, oscuro o grisáceo con estigmas más o menos abundantes, faltando a veces. Presenta 8 costillas rectas o espiraladas (Gómez-Sánchez, 2001). La flor es diurna, solitaria y nace en la zona apical de la planta, es de 5 cm de largo y 4 cm de ancho, infundibuliforme, de color amarillo canario a pardo oscuro, con tépalos de borde dentado. El fruto es globoso, semiseco, con dehiscencia apical, de 2 cm de largo y 1.3 cm de diámetro. La semilla es navicular, de 2.5 a 3.1 mm de largo y de 1.5 a 1.7 mm de espesor, testa verrucosa de color pardo oscuro (Fig. 2; Arias, 1989).

Presenta dos periodos de floración, de marzo a junio (primavera) y de agosto a septiembre (verano), y dos periodos de fructificación, de julio a septiembre y de enero a febrero. Es una especie entomófila con vectores comúnmente del orden Hymenoptera. Se desarrolla en los matorrales desértico micrófilo y rosetófilo, presentándose también en el matorral submontano, crasicaule y en ciertas formaciones del tipo del bosque tropical caducifolio o matorral espinoso (Arias, 1989; Zamudio *et al.*, 1992). Presenta afinidad por los lugares con humedad dentro de los cañones fluviales. Es una especie calcícola con apego por las calizas y lutitas de edades geológicas cretácicas. Se concentra en laderas de pendientes medias a pronunciadas, con mayor abundancia en la parte inferior; los suelos son someros (10 a 70 cm de profundidad) y pedregosos, de tipo Regosol calcárico, Litosol y Feozem (Arias, 1989; Ortega, 2004).

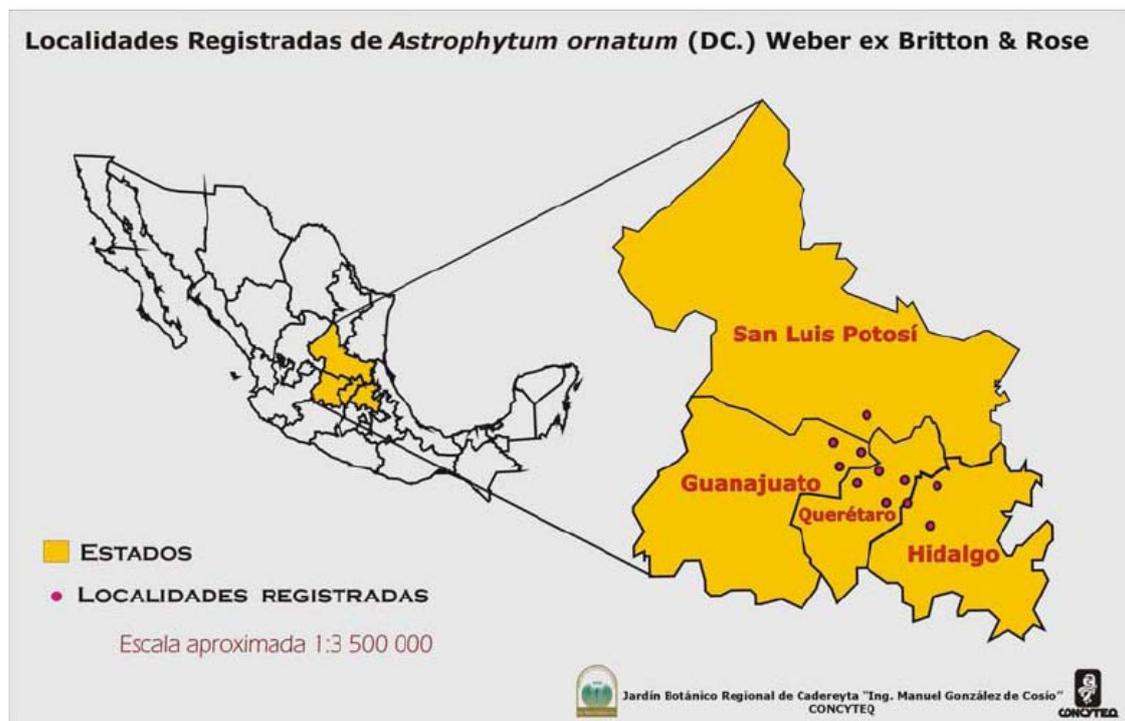


**Figura 2.** Esquemas (Sánchez, 2006) e imágenes de *Astrophytum ornatum* en donde se muestra la espinación (a), forma y ornamentación del tallo (b y g), flor (c y f), fruto (d) y semilla (e).

### 3.2.1 Distribución

Respecto a la distribución geográfica del género *Astrophytum* (Cactaceae) se considera como un género endémico de México (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001). Anderson (2001) reconoce cuatro especies, *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem., *A. capricorne* (A. Dietr.) Britton & Rose, *A. myriostigma* Lem., y *A. ornatum* (DC.) Weber ex Britton & Rose. Todas las especies actualmente con estatus de amenazadas (SEMARNAT, 2003).

En particular, *Astrophytum ornatum* ha sido considerada históricamente como una especie queretano-hidalguense (Sánchez, 2006). Arias (1989) reconoce a *A. ornatum* como una especie endémica de México, cuya distribución se extiende en dirección Sureste-Noroeste, casi paralela a la Sierra Madre Oriental, ocupando los valles y barrancas de Hidalgo, Querétaro y Guanajuato, entre los paralelos 20° 30' 10" y 21° 18' 40" de latitud Norte y los meridianos 98° 21' 10" y 100° 30' 10" de longitud Oeste. En los últimos 10 años se ha reportado la presencia de *A. ornatum* más hacia el Norte, en la cuencas del río Santa María, abarcando las porciones más septentrionales de Guanajuato y los territorios inmediatos de la parte media-sur del estado de San Luis Potosí (Fig. 3; Bárcenas, 1999).



**Figura 3.** Distribución geográfica de *Astrophytum ornatum* (Fuente: Sánchez, 2006).

### 3.3 Ecología de poblaciones

Se establecieron dos parcelas, la primera con una dimensión de 16 m × 30 m ubicada a los 20° 53.127' N y 99° 41.495' W, la cual presentaba 20° de inclinación; la segunda parcela fue de 30 m × 40 m ubicada a los 20° 52.844' N y 99° 41.495' W con 10° de inclinación; ambas a 1856 m s.n.m.

En cada parcela se realizó un censo de los individuos. Cada individuo fue etiquetado con alambre y chaquiras de vidrio para indicar una serie numérica y a cada uno de éstos se le midió, con ayuda de vernier y flexómetro, el diámetro y altura en centímetros. Con estos datos se estimó el volumen del cactus utilizando la fórmula:

$$V = (\pi \times r^2) h$$

,donde  $V$  es el volumen ( $\text{cm}^3$ ),  $r$  es el radio (diámetro  $\text{cm}/2$ ) y  $h$  la altura ( $\text{cm}$ ).

Posteriormente se agruparon en categorías para determinar la estructura de tamaños de la población. Además, se colectaron un total de 55 frutos (15 fuera de las parcelas de estudio) de plantas diferentes con el fin de evaluar el número promedio de semillas por fruto para obtener un valor aproximado de la fecundidad de la población estudiada.

El análisis demográfico se realizó mediante un modelo matricial de proyección poblacional de tipo Lefkovich (1965). La matriz de transición fue construida considerando la talla ( $\text{cm}^3$ ) de la planta al tiempo  $t$  (2008) y la talla al tiempo  $t+1$  (2009). La matriz de transición ( $A = \{a_{ij}\}$ , donde  $i$  son los renglones y  $j$  las columnas) contiene las probabilidades de transición y contribuciones de un promedio individual de los diferentes estadios del ciclo de vida durante una unidad de tiempo, en este caso un año. Una vez construida la matriz, se hizo una proyección de la población al tiempo  $t+1$ , para ello se multiplica la matriz  $A$  por el vector  $n_t$  (para el presente estudio, el vector de densidades de la población en cada categoría de tamaño que fue observado en el 2008) obteniendo las nuevas densidades de las categorías al tiempo  $t+1$ . Se continúa multiplicando la matriz  $A$  por el vector resultante hasta que las abundancias de las distintas categorías se mantengan proporcionalmente constantes, es decir, se alcance la estructura estable de la población ( $w$ ) y la población crezca a una tasa constante ( $\lambda$ ), satisfaciendo en el momento la condición  $i: Aw_i = \lambda_i w_i$ , donde  $\lambda$  es un escalar conocido como eigenvalor dominante; y  $w$  es el eigenvector derecho de  $A$ . Asociado con el

eigenvalor también hay un eigenvector izquierdo  $\mathbf{v}$ , conocido como valor reproductivo:  $\mathbf{v}_i^T \mathbf{A} = \lambda_i \mathbf{v}_i^T$ , donde  $\mathbf{v}^T$  es la traspuesta conjugada compuesta de  $\mathbf{v}$  (Caswell, 2001).

El modelo básico matricial que describe el crecimiento de una población está dado por la ecuación:  $n_{t+1} = \mathbf{A}n_t$ , donde  $\mathbf{A}$  es una matriz cuadrada con  $n$  dimensiones y  $n$  son los vectores de densidad poblacional en el tiempo  $t$  y  $t+1$ . La población crece si  $\lambda > 1$ , decrece si  $\lambda < 1$  y se estabiliza si  $\lambda = 1$  (Leslie, 1945; Lefkovitch, 1965). Una vez obtenida la tasa finita de crecimiento de la población de estudio, se realizó una simulación del comportamiento de  $\lambda$  al cambiar las entradas  $a_{11}$  (banco de semillas) y  $a_{21}$  (transición semilla-plántula) de la matriz  $\mathbf{A}$  por medio del software MATLAB.

Para determinar si existían diferencias estadísticamente significativas entre la estructura poblacional observada en el 2008 y 2009 se realizó una prueba de  $\chi^2$ , de igual manera se comparó la estructura poblacional observada en el 2008 y la estructura estable de tamaños obtenida con el modelo de proyección poblacional.

La probabilidad de mortalidad en cada categoría del ciclo de vida se calculó de la siguiente manera:  $m_i = 1 - p_x$ , donde  $m_i$  es la probabilidad de mortalidad en la clase  $i$  y  $p_x$  es la suma de probabilidades de permanencia, retrogresión y crecimiento en cada categoría.

### 3.3.1 Análisis de sensibilidad y elasticidad

El análisis de sensibilidad es una medida absoluta de los cambios producidos en la tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ) por una modificación en cada uno de los elementos de la matriz y se expresa en una nueva matriz de sensibilidad ( $\mathbf{S} = \{ s_{ij} \}$ ). Los elementos de esta matriz se pueden estimar directamente de los eigenvectores asociados a  $\lambda$ , como:

$$s_{ij} = \partial\lambda / \partial a_{ij} = v_i w_j / w v$$

,donde  $v_i$  y  $w_j$  corresponden al  $i$ -ésimo y  $j$ -ésimo elemento de los eigenvectores izquierdo y derecho respectivamente; y  $v w$  describe el escalar de los dos eigenvectores (van Groenendael *et al.*, 1988).

El análisis de elasticidad cuantifica los cambios proporcionales producidos en  $\lambda$  originados por cambios en cada uno de los elementos de la matriz, y se expresa en una nueva matriz de elasticidades, definida como:

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

Así, la elasticidad se obtiene dividiendo cada una de las entradas de la matriz original ( $a_{ij}$ ) entre  $\lambda$  y después multiplicando este resultado por la entrada correspondiente de la matriz de sensibilidades ( $S_{ij}$ ). Debido a que la suma de las elasticidades siempre es igual a la unidad ( $\sum e_{ij} = 1$ ) cada uno de los valores de elasticidad ( $e_{ij}$ ) corresponde a cada una de las entradas ( $a_{ij}$ ) de la matriz original y por consiguiente su contribución al valor de  $\lambda$  (De Kroon *et al.*, 1986). Silvertown y Lovet-Doust, (1993) proponen el uso del triángulo demográfico para observar la distribución de los recursos en tres procesos demográficos: supervivencia (L: elementos de la matriz  $E$  que indiquen probabilidades de permanencia y retrogresión), crecimiento (G: elementos de la matriz  $E$  que indiquen probabilidades de transición a las categorías siguientes) y fecundidad (F).

### 3.4 Patrón de distribución

Con el fin de determinar qué patrón de distribución presenta *A. ornatum*, se elaboró un mapa con cada uno de los individuos que se encontraba en las parcelas de estudio. Para ésto, en ambas parcelas, se tomó un punto de referencia y se midió el ángulo y la distancia, por medio de una brújula y cinta métrica, hacia el individuo más cercano y después de ese individuo al siguiente y así sucesivamente para posteriormente convertir esos datos en coordenadas  $x$ ,  $y$  (Tabla 1).

**Tabla 1.** Fórmulas usadas para transformar datos de ángulos y distancias en coordenadas  $x, y$ .

Coordenadas	$x$	$y$
Planta 1 (valores arbitrarios para partir de este punto)	$x_1 = 0$	$y_1 = 0$
Planta 2	$x_2 = x_1 + \text{Sen}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$	$y_2 = y_1 + \text{Cos}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$
Planta $n$	$x_{n+1} = x_n + \text{Sen}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$	$y_{n+1} = y_n + \text{Cos}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$

Con las coordenadas obtenidas, se analizó si los individuos de la población muestreada presentan un patrón de distribución espacial aleatorio o no, utilizando la prueba de Hopkins (1954). Esta prueba trabaja con el estadístico  $h$ , que se calcula como:

$$h = \Sigma (X_i^2) / \Sigma (r_i^2)$$

,donde  $X_i$  es la distancia de un punto aleatorio  $i$  al individuo más cercano y  $r_i$  es la distancia de un organismo aleatorio  $i$  al vecino más cercano. El estadístico  $h$  se distribuye como una  $F$  con  $2n$  grados de libertad en el numerador y lo mismo en el denominador, donde  $n$  para los grados de libertad es el número de puntos muestreados al azar. Si los organismos se encuentran agregados, la distancia de un punto al azar al organismo más cercano será mayor que la distancia entre individuos cercanos. Lo contrario ocurre si el patrón espacial es uniforme. Así, la prueba de  $F$  de dos colas, en la cual cuando  $h$  es muy pequeña, indica con certeza estadística que el patrón espacial es uniforme. El índice del patrón de distribución ( $I_H$ ) con un intervalo de variación de 0 a 1 puede ser estimado por:

$$I_H = h/1+h = \Sigma (X_i^2) / \Sigma (X_i^2) + \Sigma (r_i^2)$$

Este índice se aproxima a la unidad conforme se incrementa la agregación y a cero cuando la uniformidad es máxima. Bajo la hipótesis nula de aleatoriedad, el índice del patrón de distribución es de 0.5 (Krebs, 1985).

### 3.5 Nodricismo

Se midió la cobertura de las especies perennes de vegetación acompañante en las dos parcelas de estudio (1680 m<sup>2</sup>). Para determinar si existe un mayor número de individuos bajo sombra con respecto a los que se encuentran en espacios abiertos se realizó una prueba de  $\chi^2$  (Everitt, 1977).

Para determinar si *Astrophytum ornatum* se encuentra asociada a una nodriza, se registró el número de individuos encontrados bajo el dosel de cada planta perenne y se comparó con el número de individuos de *A. ornatum* que se esperaba estuvieran asociados a cada especie, proporcionalmente a su cobertura (Tewsbury *et al.*, 1999). El número de individuos esperados bajo una especie de nodriza en particular se determinó con la siguiente ecuación:

$$E_j = (C_j / C_{tot}) (O_{tot})$$

,donde  $C_j$  es la cobertura de la especie  $j$ ,  $C_{tot}$  es la cobertura total de todas las especies nodriza y  $O_{tot}$  es el número total de individuos de *A. ornatum* en la población observados en el sitio de estudio. El número de individuos esperado fue comparado con el número de individuos observados bajo el dosel de cada nodriza usando una prueba de  $\chi^2$ . Posteriormente, se evaluó la significancia estadística de la diferencia entre las frecuencias esperadas y las observadas para cada especie de nodriza por medio de un análisis de residuos ajustados de Haberman (Everitt, 1977).

### 3.6 Germinación y establecimiento de *A. ornatum* en tres distintas condiciones de luz

Para realizar la simulación de la protección de la nodriza, se realizó un experimento factorial en invernadero, completamente aleatorizado con respecto a la ubicación de cada una de las réplicas, en el cual se evaluó el efecto de la intensidad de luz sobre la germinación y el establecimiento de *A. ornatum*.

Los tratamientos consistieron en tres condiciones de radiación solar: malla doble, malla simple y sin malla. Se utilizaron un total de 1500 semillas por tratamiento, divididas en 15 réplicas de 100 semillas cada uno.

Para determinar la cantidad de agua que se necesitaba en cada riego en los distintos tratamientos de radiación solar, se llevó a cabo un experimento piloto en el cual, mediante una balanza digital, en 15 cajas de *pet* (cada una con 200 g de suelo) para cada tratamiento de condición lumínica se tomó el peso seco de la maceta, posteriormente se agregó agua hasta alcanzar la capacidad de campo (60 ml) y nuevamente se volvió a pesar. Diariamente durante 13 días se tomó el peso de cada una de las macetas para determinar la cantidad de agua evaporada en los distintos tratamientos. Con base en este experimento se determinó que el riego para cada tratamiento sería de 20 ml a cada repetición en los tratamientos de malla simple y doble malla y de 30 ml para el tratamiento sin malla, cada ocho días. La radiación fotosintéticamente activa (RFA) que incidía sobre la superficie del sustrato en las macetas de los tratamientos de luz fue medida con un cuantómetro (LI-COR modelo LI-189). Se llevó a cabo un registro del número de semillas germinadas para obtener el porcentaje de germinación en cada uno de los tratamientos y de la supervivencia de plántulas durante 6 meses. Para identificar si existían diferencias en cuanto a la germinación y supervivencia de las plántulas en los distintos tratamientos, el análisis de datos se realizó, una vez transformados los datos con el  $\arcsen \sqrt{\%}$ , mediante un análisis de varianza (ANOVA). Para el caso de la supervivencia, ésta fue medida como la proporción respecto al número inicial de plántulas en cada caso.

## 4.- RESULTADOS

### 4.1 Densidad poblacional

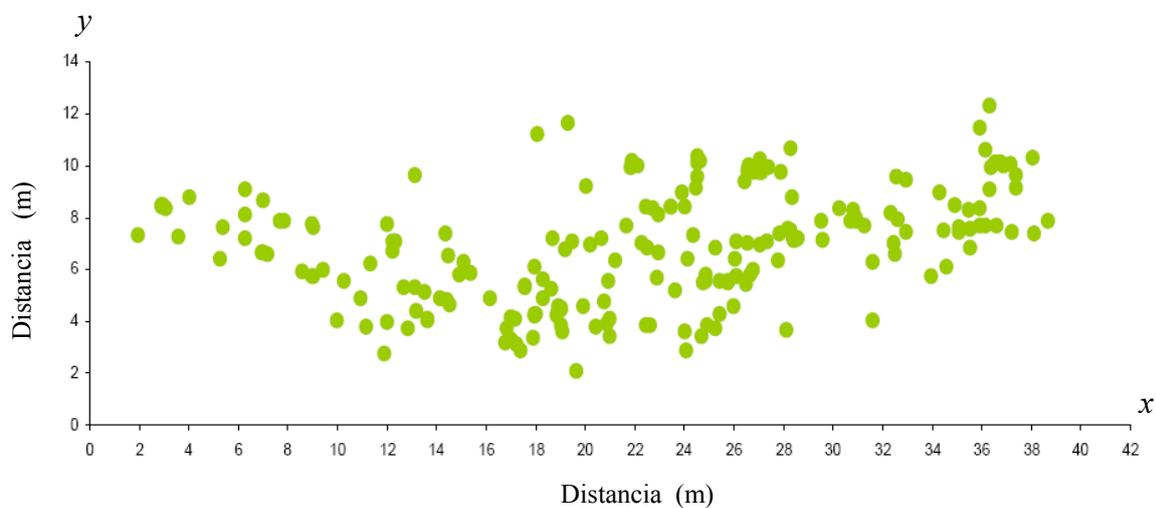
La densidad poblacional de *A. ornatum* en las dos parcelas muestreadas fue de 0.22 ind/m<sup>2</sup>, es decir, de un individuo por cada 4.5 m<sup>2</sup> (Tabla 2).

**Tabla 2.** Densidad poblacional de *Astrophytum ornatum* en las dos parcelas de estudio.

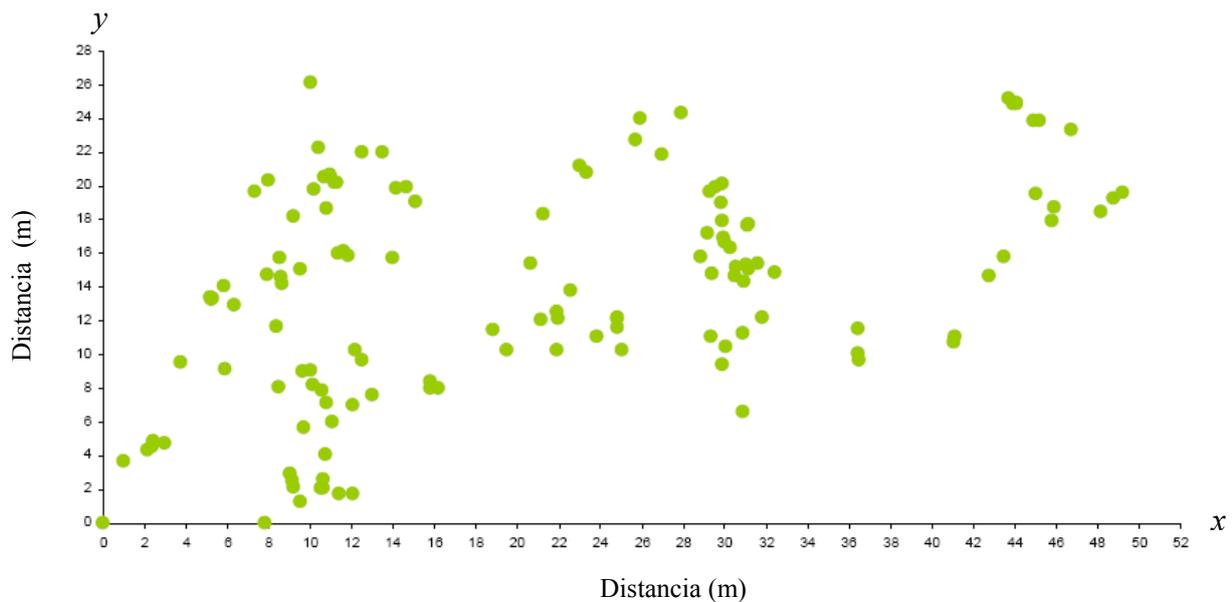
	Área m <sup>2</sup>	No. de individuos	Densidad ind/m <sup>2</sup>
Parcela 1	480	240	0.5
Parcela 2	1200	133	0.11
Total	1680	373	0.22

### 4.2 Patrón de distribución espacial

El índice de agregación obtenido a partir de la prueba de Hopkins fue  $I_H = 0.88$ , con  $n = 40$ ,  $h = 7.46$ ,  $F_{0.01} = 0.588$  y  $F_{0.975} = 1.7$  con 60 g.l. en el numerador y 120 g.l. en el denominador, por lo que se rechaza la hipótesis nula de aleatoriedad, determinando que *A. ornatum* presenta un patrón de distribución de tipo agregado (Fig. 4 y 5).



**Figura 4.** Distribución de individuos de *Astrophytum ornatum* en la parcela 1.



**Figura 5.** Distribución de individuos de *Astrophytum ornatum* en la parcela 2.

#### 4.3 Asociación nodriza-protégido

*Astrophytum ornatum* requiere de una nodriza para su establecimiento ( $\chi^2 = 82.95$ ,  $g.l.=1$ ,  $P < 0.0001$ ). De los 373 individuos muestreados, el 42% ( $N= 156$ ) se encontró en espacios abiertos, mientras que el 58% ( $N= 217$ ) se encontró bajo alguna nodriza. Los individuos establecidos bajo nodrizas, no se establecen al azar bajo las diferentes especies que cumplen con esta función ( $\chi^2 = 1360.47$ ,  $g.l.=18$ ,  $P < 0.0001$ ). El análisis de residuos ajustados de acuerdo a las coberturas de las nodrizas indicó que 17 de las 19 especies analizadas son significativas, en 14 existe una mayor frecuencia a la esperada por azar y en 3 (*F. splendens*, *M. depauperata* y Especie 3) menor frecuencia a la esperada por azar. Cabe destacar que del total de individuos muestreados, el 20% ( $N= 76$ ) se encontró en grietas o junto a rocas que les proporcionaban sombra.

**Tabla 3.** Especies nodriza a las que se asoció *Astrophytum ornatum*

Espece nodriza	Área (m <sup>2</sup> )	Proporción de cobertura	No. individuos esperados	No. individuos observados	Residuales ajustados
<i>Agave difformis</i>	19.607	0.012	4.353	13	*7.12
Espece 1	0.119	7×10 <sup>-5</sup>	0.027	1	*10.12
<i>Brickellia sp.</i>	4.724	0.003	1.049	2	1.58
<i>Bursera schlechtendallii</i>	15.102	0.009	3.353	6	*2.47
Compositae <sup>+</sup>	1.574	0.001	0.350	9	*24.95
<i>Dalea sp.</i>	6.871	0.004	1.525	9	*10.33
<i>Echinocereus pentalopus</i>	2.553	0.002	0.567	13	*28.27
<i>Fouquieria splendens</i>	84.792	0.050	18.826	11	*-3.13
<i>Ferocactus equidne</i>	0.614	3×10 <sup>-4</sup>	0.136	1	*3.96
<i>Jatropha dioica</i>	20.888	0.012	4.638	4	-0.50
<i>Karwinskia humboltiana</i>	79.783	0.047	17.714	52	*14.65
<i>Lipidium sp.</i>	1.562	0.001	0.347	2	*4.76
<i>Mimmosa depauperata</i>	264.768	0.158	58.785	15	*-10.31
<i>Maithenus sp.</i>	0.102	6.5×10 <sup>-5</sup>	0.023	1	*11.01
<i>Mammillaria sp.</i>	0.265	1.5×10 <sup>-4</sup>	0.059	1	*6.57
<i>Opuntia stenopetala</i>	9.857	0.006	2.189	5	*3.24
Espece 3 (Poaceae <sup>+</sup> )	60.417	0.036	13.414	3	*-4.88
<i>Stipa sp.</i>	0.012	1×10 <sup>-4</sup>	0.003	1	*32.36
Espece 2 (Urticaceae <sup>+</sup> )	3.888	0.002	0.863	15	*26.09
Área con cobertura vegetal	598.037	0.356	132.778	217	25.303
Área expuesta	1081.963	0.644	240.222	156	-15.571

valores absolutos &gt;1.96

significativos\*

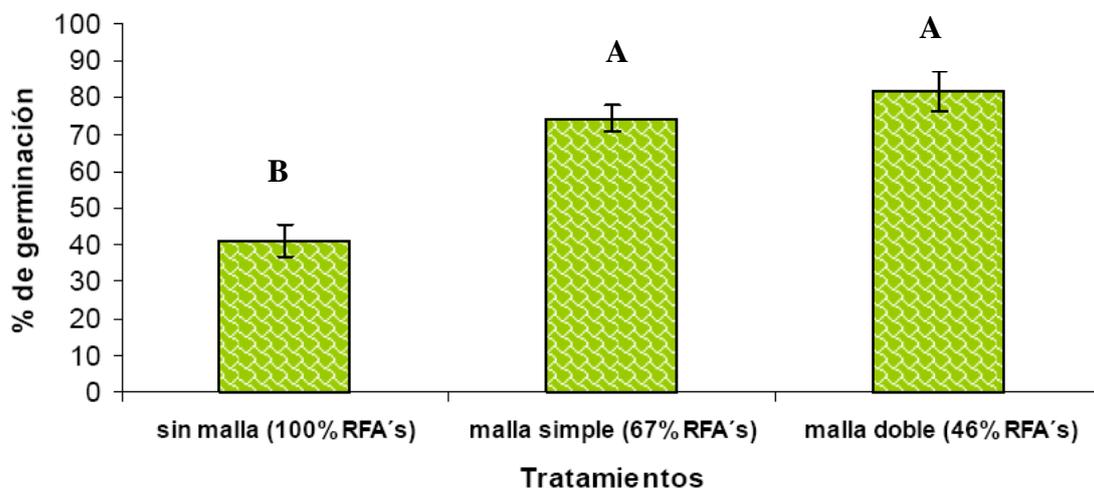
<sup>+</sup> Familia

#### 4.4 Experimento de germinación y supervivencia en tres distintas condiciones de luz

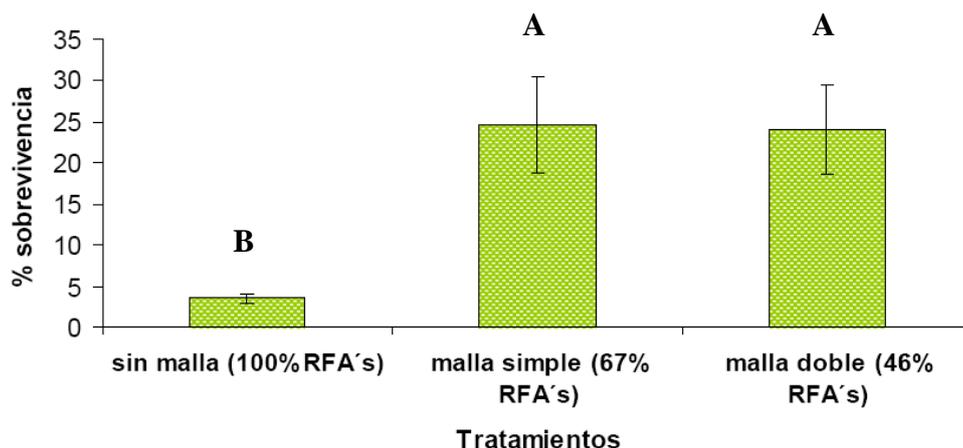
El tratamiento con malla doble obtuvo un 81.8% ± 5.66 e.e. de germinación, seguido del tratamiento con malla simple, con un 74.2% ± 3.57 e.e. y por último, el tratamiento sin malla, con 41.13% ± 4.44 e.e. (Fig. 6). Con respecto a la supervivencia, el tratamiento sin malla fue el que presentó el menor porcentaje (3.56% ± 0.53 e.e.) mientras que los tratamientos con malla presentaron porcentajes muy similares: el tratamiento de malla simple con 24.61% ± 5.94 e.e. y el de malla doble con 24.04% ± 5.42 e.e. de supervivencia (Fig. 7).

El análisis de varianza mostró que existe un efecto significativo de los tratamientos en la germinación ( $F=17.7$ , g. l.= 2,  $P=0.000003$ ) y en la supervivencia ( $F=5.5481$ , g. l.= 2,  $P=0.007371$ ). Así mismo, la prueba de Tukey realizada, indica que

los tratamientos que difieren entre sí, tanto en la germinación como en la supervivencia, fueron los tratamientos con malla con respecto al tratamiento sin malla (Fig. 6).



**Figura 6.** Porcentaje promedio de germinación  $\pm e.e.$  en los distintos tratamientos de luz.



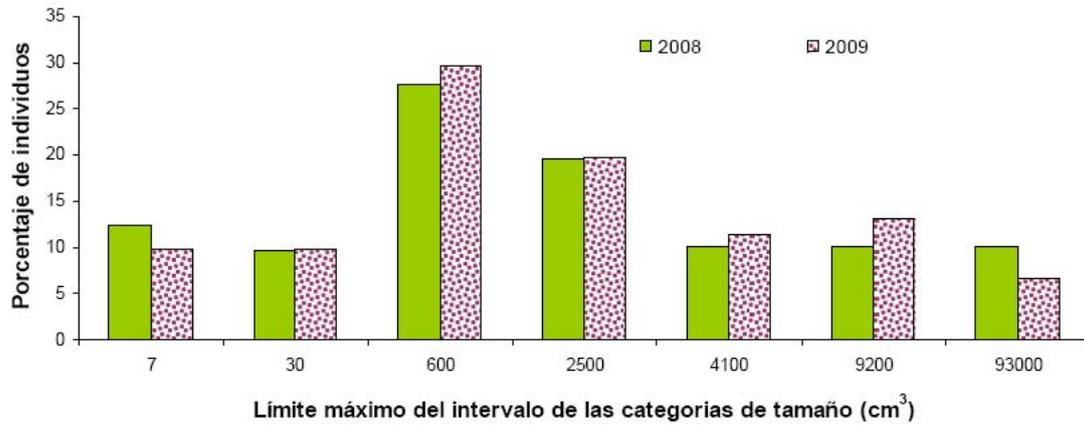
**Figura 7.** Porcentaje promedio de supervivencia  $\pm e.e.$  en los distintos tratamientos de luz.

## 4.5 Análisis demográfico

### 4.5.1 Estructura poblacional

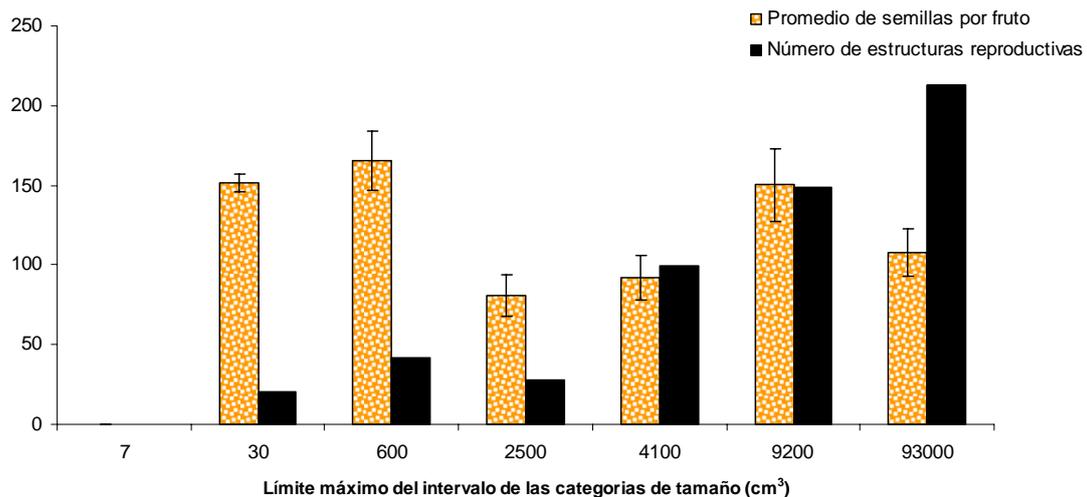
El análisis de la distribución de frecuencias, sin considerar la categoría de semilla, muestra que las categorías uno, tres y cuatro presentan un mayor porcentaje de individuos con respecto al resto. En el año 2008, el 27.69% de los individuos se encontraba en la categoría tres (30.001-600 cm<sup>3</sup>), 19.62% en la categoría cuatro

(600.001-2500 cm<sup>3</sup>) y el 12.37% en la primera categoría (no reproductivos, de 0.006-7cm<sup>3</sup>). Esta estructura no difirió significativamente en el año 2009 ( $\chi^2 = 12.36$ ,  $g.l.=6$ ,  $P = 0.0542$ ; Fig.8).



**Figura 8.** Estructuras poblacionales de *Astrophytum ornatum* observadas en campo 2008-2009.

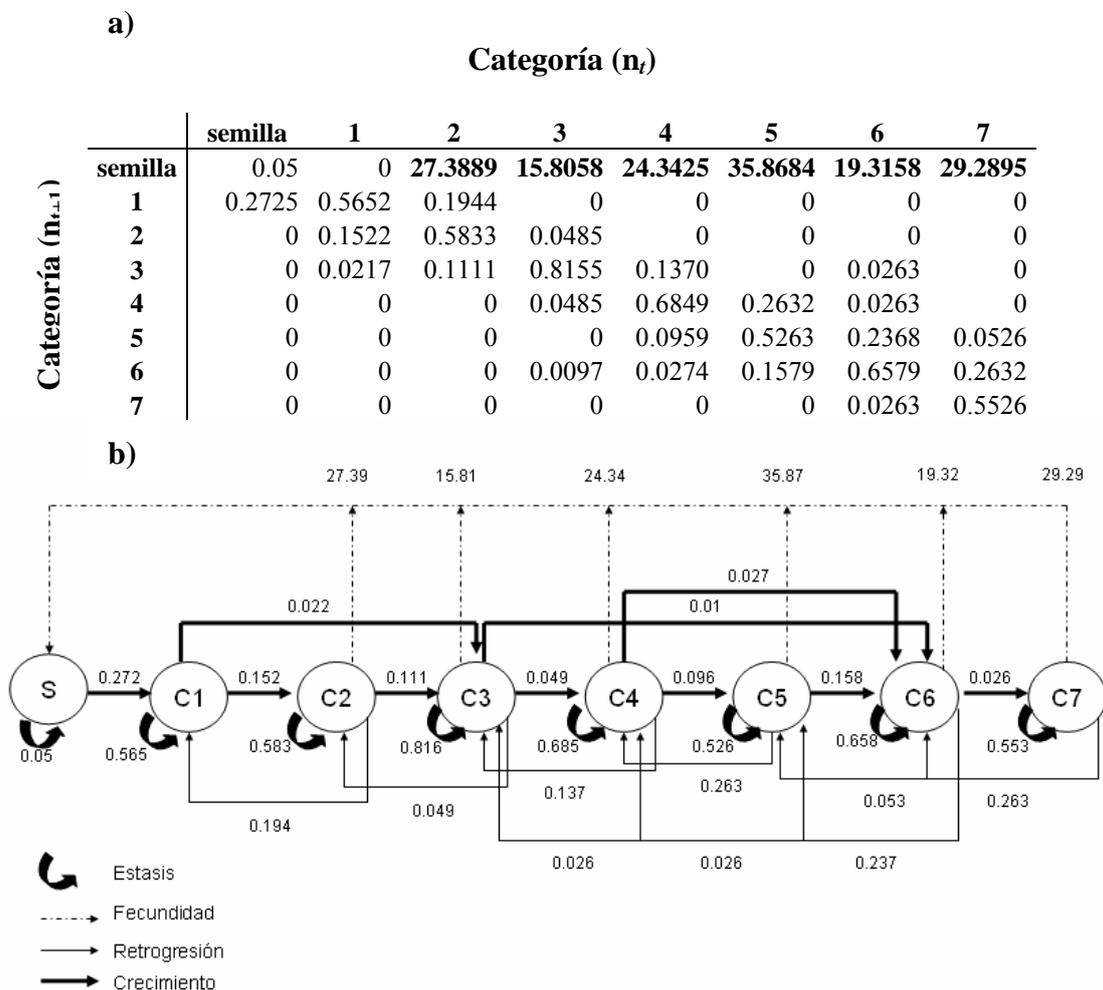
Sólo el 34 % del total de individuos son reproductivos, y se presentan un mayor número de estructuras reproductivas en las últimas categorías del ciclo de vida (Fig. 9). Sin embargo, las categorías dos y tres presentan un mayor número promedio de semillas por fruto (Fig. 9).



**Figura 9.** Distribución del número de estructuras reproductivas y promedio de semillas por fruto en cada una de las categorías de volumen (cm<sup>3</sup>). (Datos de fecundidad tomados en dos temporadas, 28 de Febrero y 16 de Julio de 2008).

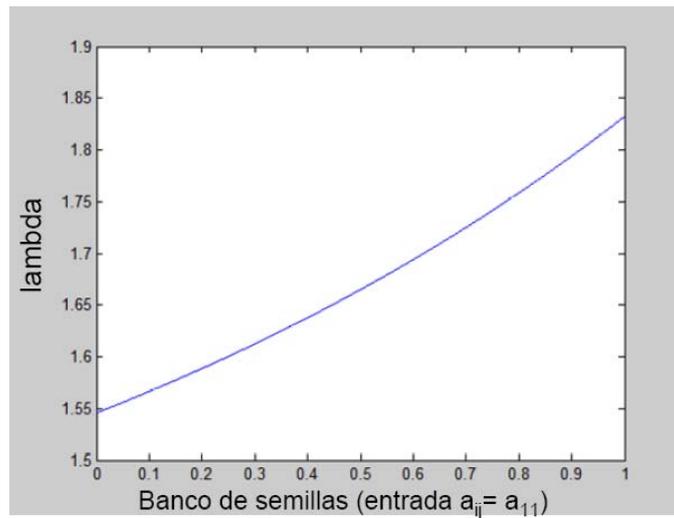
#### 4.5.2 Probabilidades de transición y tasa finita de crecimiento

El diagrama de ciclo de vida de la población muestra que hubo crecimiento en todas las categorías. En las categorías uno y cuatro hubo transiciones de dos categorías y en la categoría tres hasta de tres categorías. Los retrocesos se presentaron a partir de la categoría dos, en las dos últimas cuatro individuos presentaron retrogresiones de hasta tres categorías. El valor generado para la transición de la categoría de semilla a la categoría uno fue calculada a partir de los experimentos de germinación de semillas (promedio de germinación de las tres condiciones/ suma de las fecundidades de la matriz), la entrada  $a_{11}$  en la matriz (categoría semilla a la categoría semilla) es un valor modelado arbitrariamente (Fig. 10).

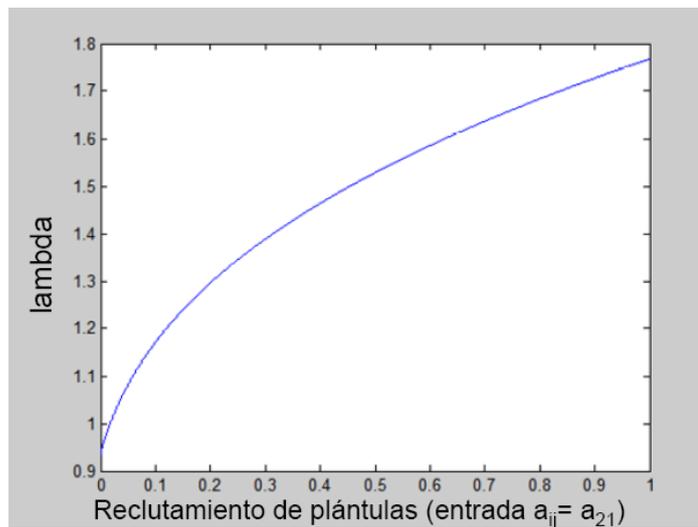


**Figura 10.** Matriz  $A$  de transiciones (a) que representa el diagrama de ciclo de vida (b) de *Astrophytum ornatum* para la población de Agua Salada en Cadereyta, Querétaro.

La tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ) obtenida fue de 1.5557, lo que indica que la población tienen un potencial de crecimiento de más del 50%. Al aumentar o disminuir el banco de semillas ( $a_{11}$ ),  $\lambda$  oscila entre 1.5 ( $a_{11}= 0$ ) y 1.83 ( $a_{11}= 1$ ) sugiriendo siempre grandes incrementos en la población (Fig. 11). Sin embargo al aumentar o disminuir la proporción de individuos que pasan de semilla a plántula ( $a_{21}$ ) el valor de  $\lambda$  presenta valores de entre 0.95 ( $a_{21}=$  valores muy cercanos a cero) y 1.78 ( $a_{21}= 1$ ), reflejando decremento en la población de hasta un 5% o un aumento de casi 80% (Fig. 12).



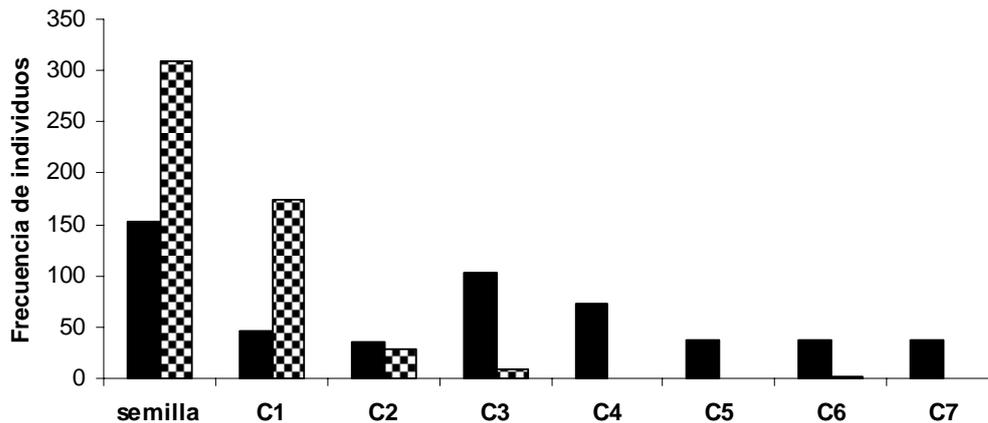
**Figura 11.** Simulación de cambios en  $\lambda$  al modificar el valor de  $a_{11}$  (banco de semillas) en la matriz  $A$ .



**Figura 12.** Simulación de cambios en  $\lambda$  al modificar el valor de  $a_{21}$  (transición semilla-plántula) en la matriz  $A$ .

### 4.5.3 Estructura estable de tamaños

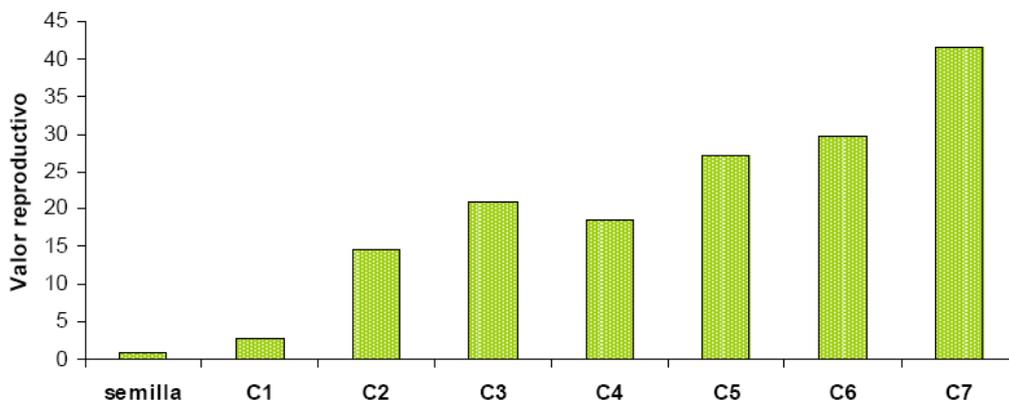
Existen diferencias significativas entre la estructura poblacional observada en el año 2008 y la estructura estable de tamaños ( $\chi^2 = 38374.83$ ,  $g.l.=7$ ,  $P < 0.0001$ ). La estructura poblacional estable da un mayor peso a las primeras categorías, mientras que la estructura observada en el año 2008 se mantiene una distribución con menor variación en cada una de las categorías, aunque se observa un mayor peso a la categoría de semilla y la categoría tres (Fig. 13).



**Fig. 13.** Comparación de patrones de la estructura poblacional observada en el año 2008 (barras lisas) y la estructura estable de tamaños (barras cuadriculadas).

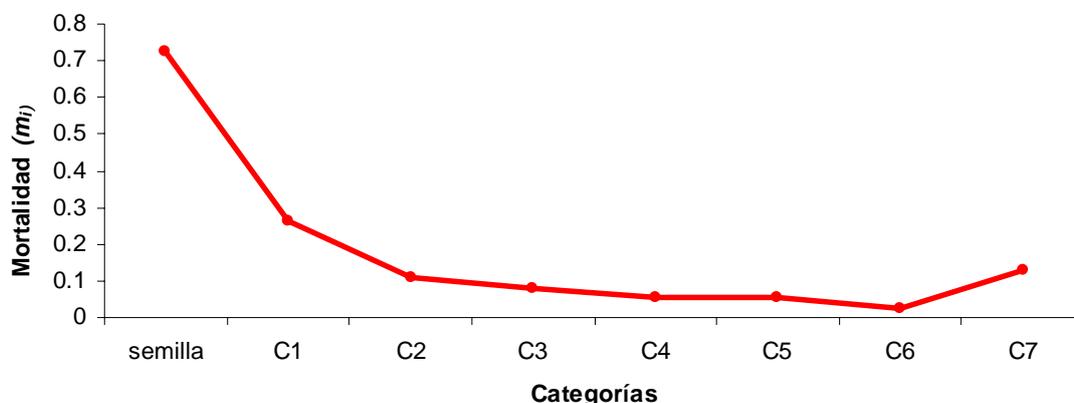
### 4.5.4 Valor reproductivo y mortalidad

El valor reproductivo calculado para las primeras dos categorías es notoriamente menor comparado con el resto. La categoría con el valor más alto es la número siete. En general se observa que las categorías con individuos de mayor tamaño presentan valores reproductivos mayores (Fig.14).



**Figura 14.** Valores reproductivos obtenidos de la matriz de transiciones 2008-2009 de la población de *Astrophytum ornatum* en el municipio de Cadereyta, Qro.

Las primeras categorías presentan una mayor probabilidad de mortalidad, la cual va disminuyendo en las categorías con individuos de mayor tamaño. La categoría de semillas presentó el valor más alto (0.72), seguido de la categoría uno (0.26) y las categorías siete (0.13) y dos (0.11) (Fig. 15).



**Figura 15.** Probabilidades de mortalidad de los individuos de *Astrophytum ornatum* de acuerdo a su categoría de tamaño.

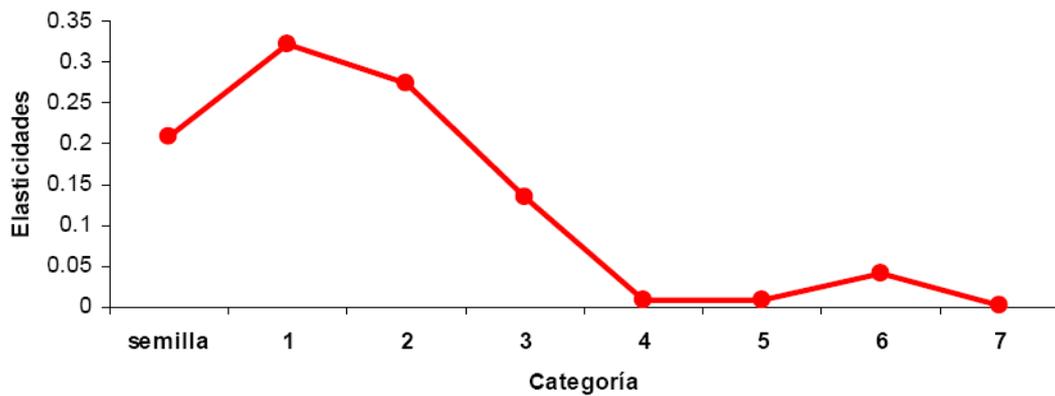
#### 4.5.5 Elasticidades

Los valores más altos de elasticidad se presentaron en las permanencias de las categorías uno y dos; así como en el crecimiento de los individuos de las categorías uno y semilla y la fecundidad de la categoría dos (Tabla 5).

**Tabla 5.** Matriz de elasticidades de la matriz *A* 2008-2009.

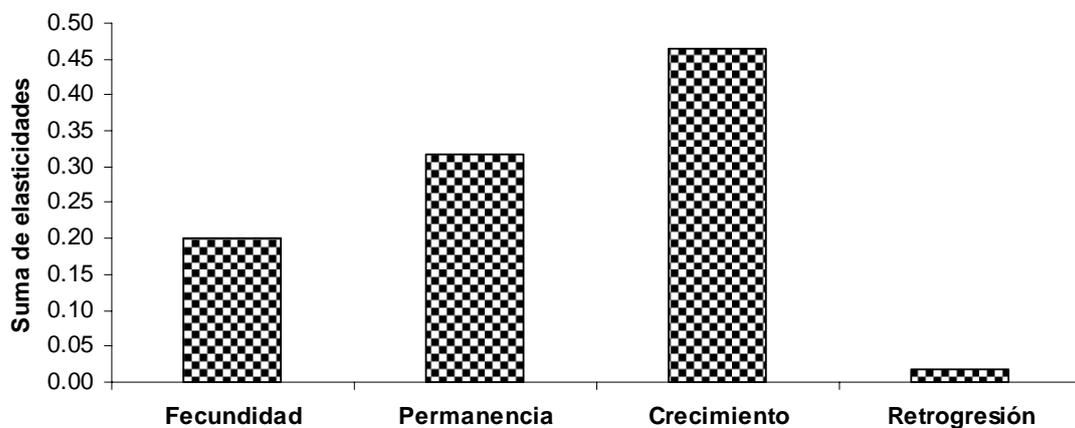
		Categoría ( $n_i$ )							
		semilla	1	2	3	4	5	6	7
Categoría ( $n_{i+1}$ )	semilla	0.0067	0	<b>0.1223</b>	0.0551	0.0031	0.0042	0.0159	0.0008
	1	<b>0.2014</b>	<b>0.1149</b>	0.0054	0	0	0	0	0
	2	0	<b>0.1715</b>	<b>0.1002</b>	0.0029	0	0	0	0
	3	0	0.0352	0.0274	0.0706	0.0009	0	0.0005	0
	4	0	0	0	0.0037	0.0040	0.0011	0.0004	0
	5	0	0	0	0	0.0008	0.0031	0.0057	0
	6	0	0	0.0193	0.0024	0.0004	0.0012	0.0172	0.0002
	7	0	0	0	0	0	0	0.0010	0.0005

En el análisis por categoría del ciclo de vida, el valor más alto de elasticidad se presenta en la categoría uno (0.32), seguido de la categoría dos (0.27), semilla (0.21) y la categoría tres (0.13), el resto presentan valores menores a 0.05 (Fig. 16).

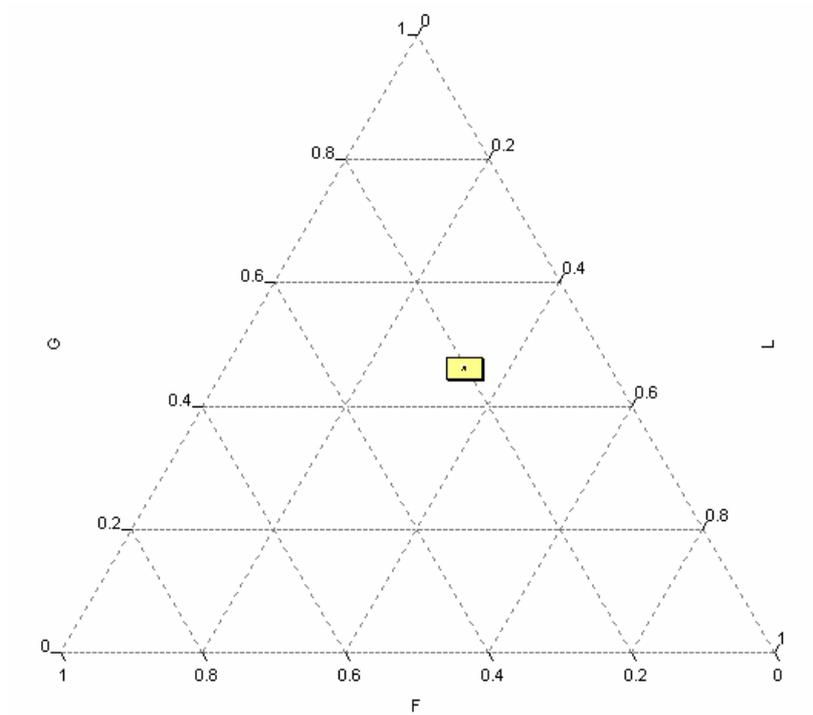


**Figura 16.** Valores de elasticidad por categoría de ciclo de vida de *A. ornatum* 2008-2009.

Respecto a los procesos demográficos, el valor más alto de elasticidad es para el crecimiento (0.4644), seguida de la condición de permanencia (0.3172), la fecundidad (0.2014) y por último la retrogresión (0.0171) (Fig.17). La asignación de recursos de *Astrophytum ornatum* a los distintos procesos demográficos exteriorizan un comportamiento herbáceo en el triángulo demográfico (Fig. 18).



**Figura 17.** Valores de elasticidad por proceso demográfico de *Astrophytum ornatum*.



**Figura 18.** Triángulo demográfico mostrando las elasticidades por proceso demográfico (F: fecundidad, G: crecimiento y L: supervivencia) de *Astrophytum ornatum* en la población de Agua Salada en Cadereyta, Qro.

## **5.- Discusión**

### **5.1 Patrón de distribución e interacción nodriza-protegido**

El rango de distribución de las cactáceas se encuentra determinado tanto por la heterogeneidad ambiental como por los requerimientos fisiológicos particulares de cada especie (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Los factores como la temperatura media anual, altitud, precipitación y propiedades del suelo resultan muy importantes en la determinación de la distribución y abundancia diversas especies de cactus (Ruedas *et al.*, 2000).

A una escala local, se reconocen tres patrones espaciales de distribución (aleatorio, uniforme y agregado; Krebs, 1985), los cuales han sido encontrados en diversas poblaciones de cactáceas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Se ha visto que comúnmente las cactáceas presentan un patrón de distribución de tipo agregado, independientemente de la forma de vida del cactus, probablemente debido a que las condiciones que facilitan el establecimiento y supervivencia de estas plantas se encuentran distribuidas siguiendo el mismo patrón (Valverde y Silvertown, 1999; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Mandujano *et al.*, 2007).

No existe una tendencia general en cuanto a los patrones de abundancia de las poblaciones de cactáceas ya que sus densidades pueden variar en rangos muy amplios desde muy pocos individuos a cientos por hectárea (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Tabla 6).

**Tabla 6.** Densidad (individuos/Ha) de diferentes especies de cactáceas.

Especie	Densidad (ind/Ha)	Fuente
<i>Ariocapus scaphirostris</i>	2,500	Mandujano <i>et al.</i> , 2007
<i>A. kotschoubeyanus</i>	102,400	Aguilar-Morales, datos no publicados
<i>Astrophytum asterias</i>	1,625-2,825	Martínez-Ávalos, 2007
<i>Coryphanta cornifera</i>	2	Golubov <i>et al.</i> , 2000
<i>C. macromeris</i>	36	Golubov <i>et al.</i> , 2000
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	516	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> , 2007
<i>Echinocereus merckerii</i>	154	Golubov <i>et al.</i> , 2000
<i>Ferocactus hamatacanthus</i>	50	Golubov <i>et al.</i> , 2000 García Naranjo Ortiz de la
<i>Lophophora williamsii</i>	3,500	Huerta, 2004
<i>Mammillaria heyderi</i>	18	Golubov <i>et al.</i> , 2000
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	130-200	Esparza-Olguin <i>et al.</i> , 2002
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	1,500-2,000	Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991
<i>Opuntia leptocaulis</i>	400	Yeaton, 1978
<i>O. macrocentra</i>	140-596	Mandujano <i>et al.</i> , 2007 Carrillo-Ángeles, datos no publicados
<i>O. microdasys</i>	500-1,800	publicados
<i>O. rastrera</i>	197-3,574	Mandujano <i>et al.</i> , 1998
<i>O. schotti</i>	126	Golubov <i>et al.</i> , 2000
<i>O. violacea</i>	232	Golubov <i>et al.</i> , 2000

El análisis del tipo de distribución que presentan los individuos de *A. ornatum* refleja un patrón de distribución de tipo agregado, el cual, ha sido explicado por la asociación con plantas nodriza. Se sabe que el reclutamiento de muchas especies de cactáceas ocurre debajo de plantas perennes (nodrizas), las cuales modifican el ambiente bajo su dosel logrando que las condiciones físicas y/o bióticas sean benéficas para el establecimiento y crecimiento de nuevos individuos. Se ha reportado que diferentes especies de plantas, que incluyen arbustos, árboles, pastos, agaves e incluso otros cactus, pueden desempeñar esta función (Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.*, 1998).

Los resultados obtenidos en este trabajo indican que los individuos de *A. ornatum* presentan asociación con plantas nodriza. Así, posiblemente las características particulares de las especies con las que se asocia o con las que no se asocia podrían

explicar el patrón de asociación detectado (Callaway, 1995). Uno de los mecanismos de facilitación que explica los altos niveles de asociación detectados entre cactáceas y sus nodrizas está relacionado con la protección de la radiación, lo que permite mayor disponibilidad de humedad en los sitios bajo la copa de las plantas leñosas que en los espacios abiertos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). En este contexto, ciertas plantas nodrizas posibilitarían una mayor humedad bajo sus copas por presentar características más favorables para ello, relacionadas con la forma de vida, arquitectura, tamaño y fenología foliar, entre otras (Mandujano *et al.*, 2002). Este establecimiento preferencial sugiere que los individuos de la población se ven favorecidos en sus primeras etapas de establecimiento por las condiciones generadas en estos micrositos.

Es importante recordar que el 20% de los individuos se encontraron en grietas o junto a rocas que les proporcionaban sombra, y que se ha visto que las rocas que se encuentran con frecuencia en ecosistemas áridos pueden reemplazar a las plantas nodriza sin interferir con la radiación que luego requiere la planta adulta (Reyes *et al.*, 2002). De esta forma actúan como facilitadores del establecimiento y sobrevivencia de las plántulas de cactáceas, pues proveen de un ambiente húmedo y fresco sin reducir la radiación fotosintéticamente activa (Peters *et al.*, 2008).

La germinación es un proceso muy importante en el ciclo de vida de las plantas, pues marca la transición de un estado en el que el embrión latente se encuentra relativamente seguro dentro de la testa, a una forma metabólicamente activa y vulnerable, la plántula (Bewley y Black, 1994; Rojas-Aréchiga, 1995). La etapa del ciclo de vida que comprende germinación y establecimiento se considera de alto riesgo para la supervivencia y permanencia de una especie dentro de una comunidad. Es en esta etapa donde la respuesta de la especie a diferentes tratamientos se espera que sea más sensible y también cuando la influencia de los diferentes factores ambientales puede ser más fácilmente detectada (Rincón y Huante, 1989; Rojas-Arréchiga, 1995)

En el experimento de germinación y supervivencia en diferentes condiciones de luz se observa una alta tasa de germinación y supervivencia bajo sombra que en condiciones expuestas, lo cual podría explicar el mecanismo inicial por el cual se encuentra un mayor número de individuos establecidos bajo la sombra. El factor luz está estrechamente relacionado con la temperatura y, por consecuencia, con la evaporación

del agua por lo que encontrarse bajo una planta nodriza tiene un efecto positivo en las etapas más sensibles (germinación y establecimiento de plántulas) del ciclo de vida de la especie, aunque también implica un costo sobre la tasa de crecimiento, pues la sombra disminuye la radiación fotosintéticamente activa (Franco y Nobel, 1989). Sin embargo, también se existen individuos que se establecieron en condiciones expuestas, aunque en mucho menor proporción, tal y como se puede observar en campo.

## 5.2 Estructura de tamaños

La estructura de una población ayuda a comprender los procesos históricos y probablemente actuales que determinan la dinámica poblacional de una especie. La variedad de estructuras poblacionales que se pueden encontrar en la naturaleza es resultado de diferencias entre la producción de semillas, la tasa de germinación, la formación de bancos de semillas, el crecimiento clonal, la sobrevivencia y la fecundidad de los individuos, dependiendo así de la interacción de todos estos procesos (Mandujano *et al.*, 2001; Martínez-Ávalos, 2007).

En el caso de la población estudiada de *A. ornatum*, la alta proporción de individuos en las tres primeras categorías de tamaño sugiere que ha habido un reclutamiento constante. Esto concuerda con lo reportado para una población de la misma especie ubicada en Zimapán (Ortega, 2004) y otra en Meztlán (García-Manjares *et al.*, 2008), ambas en el estado de Hidalgo. Sin embargo, Arias (1989) reporta que en 2 de 3 poblaciones de *A. ornatum* estudiadas en la zona árida queretano-hidalguense, observó una relación inversa a la mencionada anteriormente.

En este estudio se observó que sólo el 34% de los individuos de la población son reproductivos y que se presentan una mayor cantidad de estructuras reproductivas en las últimas categorías de la estructura de tamaños pero, en promedio, un mayor número de semillas por fruto en las primeras categorías reproductivas (dos y tres). Esto refleja un pequeño panorama de la historia de vida de la especie en la localidad de estudio, ya que podría indicar una asignación de recursos diferencial en las distintas categorías del ciclo de vida.

La historia de vida de un organismo puede definirse como la historia evolutiva de las características que componen su ciclo de vida, las cuales sintetizan los procesos

de reproducción, crecimiento y supervivencia, las cuales determinan su adecuación en el ambiente que habita (Stearns, 1992). Los atributos de historias de vida son aquellos caracteres relacionados con el crecimiento, la supervivencia y la reproducción, entre los que se encuentran las tasas de crecimiento corporal, el tamaño en el que se alcanza la madurez sexual y el número y tamaños de los vástagos producidos. El principio de asignación de recursos, el cual es la base primordial para el análisis de historias de vida, menciona que los organismos disponen de una cantidad finita de recursos que deben asignar diferencialmente entre los procesos fundamentales de crecer, sobrevivir y reproducirse, de tal manera que el número de descendencia viable que puedan aportar a las siguientes generaciones sea el mayor posible (Fisher, 1930; Cody, 1966).

En el caso de la especie de estudio y bajo el contexto descrito anteriormente, si los individuos de mayor tamaño asignan más recursos a la producción de estructuras reproductivas entonces el tamaño de los frutos disminuirá, mientras que en las categorías en las que en promedio se producen menor número de estructuras reproductivas la asignación de recursos estará enfocada a producir frutos de mayor tamaño y por lo tanto una mayor producción de semillas.

### **5.3 Demografía**

De la matriz de transiciones poblacionales obtenida para el ciclo 2008-2009 se generó una  $\lambda$  con valor de 1.55, sugiriendo que la población en estudio presenta un gran potencial de crecimiento. Sin embargo, al modificar el valor de la entrada  $a_{11}$  en la matriz (categoría semilla a la categoría semilla) el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional puede llegar a tomar valores aún más altos ( $\lambda=1.83$ ), mientras que al modificar el valor de la entrada  $a_{21}$  de la matriz (semilla a plántula) al presentar una transición de individuos por debajo de 0.04 la población tiende a decrecer hasta un 5%. Cabe destacar que en el censo correspondiente al año 2009 no se encontró reclutamiento en campo, por lo que el escenario descrito anteriormente podría estar ocurriendo en la población.

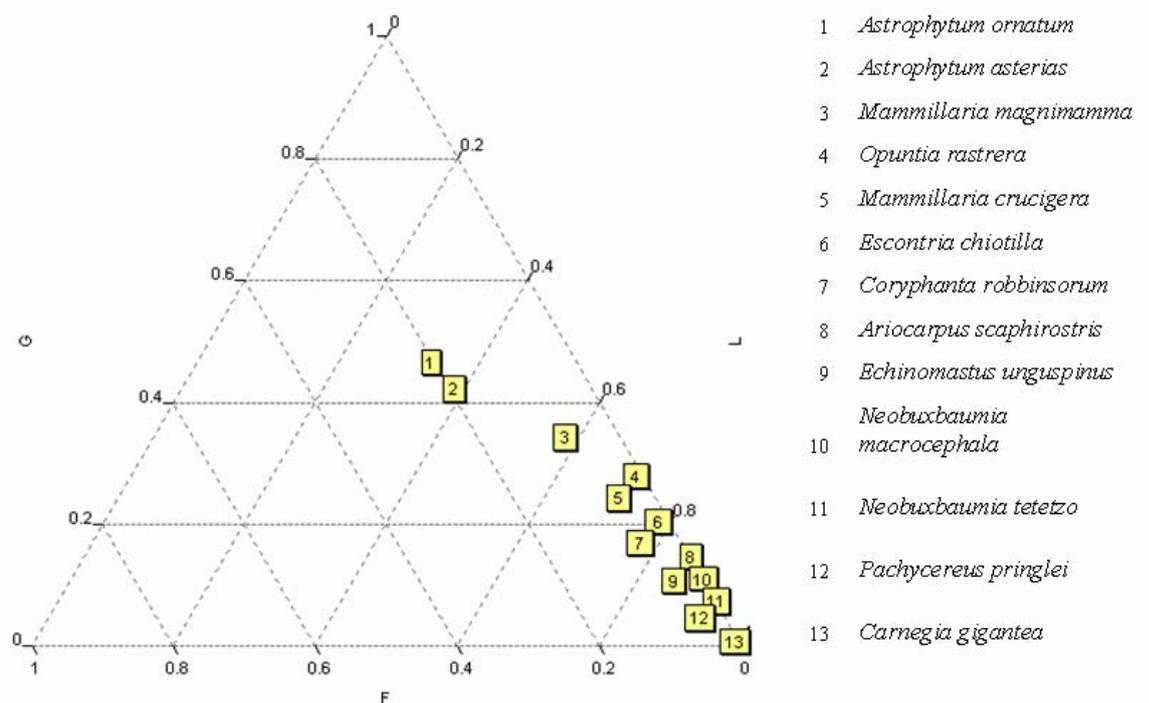
Con base en los estudios demográficos que se han realizado en la familia Cactaceae, se ha visto que en varias poblaciones la tasa finita de crecimiento se encuentra muy cercana a la unidad (*Neobuxbaumia tetetzo*, *Neobuxbaumia macrocephala*, *Escontria chiotilla*, *Mammillaria magnimamma*, *Mammillaria*

*crucigera*, *Coryphanta robbinsorum*, *Opuntia rastrera*), sólo en dos poblaciones es significativamente menor a la unidad (*Carnegiea gigantea*,  $\lambda=0.540$ , y *Mammillaria crucigera*,  $\lambda=0.896$ ), y sólo en algunas poblaciones es significativamente mayor a la unidad (*Mammillaria magnimamma*,  $\lambda=1.33$ ) (Silvertown y Lovet-Doust, 1993; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Ortega-Baes, 2001; Contreras y Valverde, 2002; Schmalzel *et al.*, 1995; Mandujano *et al.*, 2001). Sin embargo, probablemente las matrices de proyección anual sean una herramienta limitada para detectar incrementos o decrementos en las poblaciones a largo plazo, especialmente en especies con lento crecimiento como es el caso de *A. ornatum*, dado que los procesos relevantes en las poblaciones se dan a escalas de décadas o de mayor tiempo (Pierson y Turner, 1998; de Kroon *et al.*, 2000).

La población de *A. ornatum* en Cadereyta, Querétaro, no ha alcanzado la estructura estable de tamaños, lo que se puede explicar a través de los supuestos del modelo matricial de proyección poblacional, dado que en esta clase de modelos el concepto de equilibrio está basado en que el ambiente y los parámetros demográficos se mantienen constantes. Sin embargo la heterogeneidad en estos parámetros existe tanto en el tiempo como en el espacio, por lo que la mayoría de las poblaciones en condiciones naturales no se encuentra en equilibrio en lo que se refiere a estructura poblacional (Caswell, 2001; Mandujano *et al.*, 2001).

El valor reproductivo por categoría de tamaño se incrementó con el tamaño de los individuos, teniendo la categoría siete el valor más alto. Cabe destacar que la probabilidad de mortalidad que presenta esta categoría es muy similar al valor que refleja la categoría dos. Sin duda este es un comportamiento bastante peculiar ya que en general se ha observado que la mortalidad decrece y la reproducción incrementa conforme aumenta la talla de la planta en todas las especies (Mandujano *et al.*, 2001; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Mandujano *et al.*, 2007). Posiblemente esto se deba a que al incrementar su tamaño y dado que la localidad en la que se realizó el estudio presenta una pendiente pronunciada y con un desarrollo de suelo muy escaso, llega un punto en que el peso de la planta es demasiado y termina cayendo por el acantilado. Esto fue constatado al realizar un recorrido a lo largo de la cañada que rodea la localidad de estudio donde se encontraron varios ejemplares muertos (observaciones personales).

La categoría uno fue la que presentó el valor más alto de elasticidad indicando una alta contribución de juveniles a  $\lambda$ . Esto sólo se ha observado en dos poblaciones de *Escontria chiotilla* (Ortega-Baes, 2001). Contrario a lo que se esperaba debido a que *A. ornatum* es una especie con un ciclo de vida largo, el proceso demográfico que presentó mayor contribución a la tasa finita de crecimiento fue el crecimiento, lo cual sugiere que existe una asignación de recursos importante enfocada a aumentar la talla de la planta, y que se destine un menor porcentaje para producir descendencia. De acuerdo a la posición en el triángulo demográfico, la especie refleja un comportamiento herbáceo muy diferente con respecto a otros cactus (Fig. 19), dado que comúnmente en la familia de las cactáceas el mayor porcentaje de elasticidad está representado por la supervivencia (permanencia+retrogresión), mientras que la población de estudio se sitúa casi al centro del triángulo demográfico al igual que *Astrophytum asterias* (Martínez-Ávalos, 2007).



**Figura 19.** Ubicación de diferentes especies de cactus en el triángulo demográfico. Fuentes: 2 = Martínez-Ávalos, 2007; 3 = Valverde *et al.*, 2004 ; 4 = Mandujano *et al.*, 2001; 5 = Contreras y Valverde, 2002; 6 = Ortega-Baes, 2001; 7 = Schmalzel *et al.*, 1995; 8 = Mandujano *et al.*, 2007; 9 = Ruiz-González, datos no publicados; 10 = Esparza-Olguín *et al.*, 2002; 11 = Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; 12 = Silva, 1999; 13 = Steenbergh y Lowe, 1977.

En plantas perennes, los cambios relativos en los procesos demográficos obedecen principalmente a interacciones con el medio ambiente durante periodos distintos, por ello es importante tomar en cuenta el periodo del ciclo de vida. En plantas anuales la supervivencia no contribuye de manera importante a los valores de  $\lambda$  y los procesos demográficos más importantes son la fecundidad y el crecimiento, contrario a lo que sucede en plantas perennes, donde el proceso demográfico que más contribuye a la tasa finita de crecimiento es la supervivencia (Mandujano *et al.*, 2001).

Para fines de conservación, los resultados de elasticidad obtenidos por categoría sugieren que se debe poner especial atención en las primeras categorías del ciclo de vida de la especie, particularmente en la categoría de semilla. Sin embargo, no hay que olvidar que para asegurar su existencia también es necesario conservar las categorías de mayor tamaño dado que son las de mayor fecundidad. Por lo anterior, se recomienda decretar áreas de conservación en donde la especie se encuentre creciendo de manera natural, ya que los factores que condicionan el desarrollo natural de la especie son particularmente de origen antropogénico (Sánchez, 2006). En los últimos años las poblaciones de *A. ornatum* han sufrido severos decrementos, como por ejemplo la población ubicada en la presa Zimapán, Hidalgo; o que han sido afectadas por el ganado caprino y los burros ferales aún cuando no existen estudios que correlacionen la perturbación de este tipo de ganado con los disturbios ocasionados para estas poblaciones (Arias, 1989; Sánchez, 2006).

Un ejemplo de las consecuencias que pueden causar los daños físicos a los individuos reproductivos es el caso del *Cephalocereus senilis*, mejor conocido como “viejito”, que genera un solo tallo del que surgen flores que permiten la producción de frutos y semillas (Robbins, 2003). El daño o amputación de este tallo en plantas sexualmente maduras puede impedir la producción de estructuras reproductivas, lo cual puede afectar considerablemente la capacidad de regeneración de las poblaciones.

Para entender un poco más acerca de la ecología de esta especie, se requiere llevar a cabo trabajos de germinación y establecimiento en campo, así como un monitoreo de las plantas durante un intervalo de tiempo más amplio para asegurarnos que la población se encuentra creciendo. Este estudio es una primera aproximación al conocimiento poblacional de *Astrophytum ornatum*, sin embargo contribuye a obtener

una visión del comportamiento poblacional de la especie en el sitio de estudio. Aún se deben realizar más estudios en las diferentes poblaciones que se han reportado para lograr una mejor evaluación ecológica de la especie.

## 6.- CONCLUSIONES

- Los individuos de *Astrophytum ornatum* presentan un patrón de distribución agregado, existe un mayor número de individuos que el que se esperaría sólo por azar bajo la sombra de especies perennes de la comunidad, y la germinación y establecimiento en condiciones controladas fue más alta cuando se encontraban bajo sombra, lo cual indica que la especie utiliza preferencialmente las plantas nodriza.
- La estructura de tamaños refleja que la mayoría de los individuos se encuentran en las primeras categorías, sugiriendo que ha habido un reclutamiento constante.
- La talla que presentan los individuos de la categoría tres (de 30.001 a 600 cm<sup>3</sup>), es el tamaño umbral a partir del cual la mortalidad disminuye considerablemente.
- La categoría uno (individuos no reproductivos de 0.006 a 7 cm<sup>3</sup>) presenta el mayor valor de elasticidad, mientras que el proceso demográfico que más contribuye a  $\lambda$  es el crecimiento, por lo que justo en esta categoría y en este proceso demográfico es donde se presenta mayor presión por selección para esta población.
- La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), obtenida durante el periodo de estudio, indica que la población tiene un potencial de crecimiento alto (55% anual), sin embargo un sólo año de monitoreo no necesariamente refleja el comportamiento demográfico de la especie, por lo que se requiere de periodos más largos de evaluación que provean información más precisa acerca del comportamiento de la población de tal manera que sea útil para la toma de decisiones para su conservación.
- El análisis de elasticidad muestra que las categorías a las que  $\lambda$  es más sensible son las que se encuentran en las primeras etapas del ciclo de vida (categoría de semilla, C1 y C2), por lo que es necesario enfocar esfuerzos de conservación en estas categorías, por ello, se sugiere decretar áreas de protección en donde la especie se encuentre creciendo de manera natural.

## 7.- LITERATURA CITADA

- Anderson, E. F. 2001. The Cactus Family. Timber Press Portland, Oregon. 776 pp.
- Álvarez, R., H. Godínez-Álvarez, U. Guzmán y P. Dávila. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 75: 7-16
- Arias, M. S. 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México. En: Diversidad biológica en México. Eds. Raúl Gio-Argáez y Eucario López-Ochoterena. Vol. Esp. XLIV. *Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Pág. 109-116.
- Arias, S. 1989. Variación morfológica de *Astrophytum ornatum* (DC.) Web. (Cacataceae) en cuatro poblaciones de las zonas áridas queretana e hidalguense. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 75 pp.
- Arriaga, L., Y. Maya, S. Díaz y J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science* 4: 349-356
- Bárcenas, R. T. 1999. Patrones de distribución de Cactáceas en el estado de Guanajuato. Tesis (licenciatura). Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Bárcenas, R. T. 2003. Los cactus del Desierto Chihuahuense en México: Una evaluación del comercio, la administración y las prioridades de conservación. TRAFFIC Norteamérica. Fondo Mundial para la Naturaleza, 1250 24 th Street NW Washington DC 20007 en Comercio Espinoso. Comercio y conservación de cactus en el Desierto Chihuahuense Christopher S. Robbins, Editor.
- Bewley, J. D. y M. Black. 1994. Seeds, physiology of development and germination. Plenum Press, N. Y. y Londres. 445 pp.
- Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar 1995. El interesante mundo de las cactáceas. Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 233 pp
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991. Las Cactáceas de México, Vol. 2. UNAM. México.
- Bry, R., H. Jacquemyn, P. Endels, G. De Blusth y M. Hermy. 2005. *Conservation Biology* 19: 1633-1643.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland. M. A. 722 p.

- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306 – 309.
- Carrillo-García, G. A., J. L. León de la Luz y Bashan, y G. J. Bethlenfalvay. 1999. Nurse plants, mycorrhizae and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 4: 321–335.
- Chapin, F.S., III, Zavaleta, E.S., Eviner, V. T., Taylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., D. U. Hooper, S. L., O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack y S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 105: 234-242.
- CITES. 2003. <http://cites.org/eng/resources/species>.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174-184.
- Cody, M. L. 1993. Do Cholla cacti (*Opuntia spp.*, subgenus *cylindropuntia*) use or need nurse plant in the Mojave Desert. *Journal of Arid Environments* 24: 139-154.
- Contreras, C y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51: 89-102.
- Cutler, A. 1991. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. *Conservation Biology* 5: 496-505.
- Del Castillo, S.R.F. 1982. Estudio ecológico de *Ferocactus histrix* (DC.) LIDSAY. Tesis (licenciatura). Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM.
- de Kroon, H. A. Plaisier; J. van Groenendael, H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- de Kroon, H., H. Plaiser y J. Ehrlén. 2000. Elasticities.: A review of methods and model limitations *Ecology* 81: 607-618.
- De Viana M. L. 1996-1997. Distribución espacial de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en relación al espacio disponible y al banco de semillas. *Revista de Biología Tropical*. 44: 95-103
- De Viana, N. Acreche, R. Acosta y L. Moraña. 1990. Población y asociaciones de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en Los Cardones, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 38: 383-386.
- De Viana, S. Sühling y B. F. J. Manly. 2001. Application of randomization methods to study the association of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) with the potencial nurse plants. *Plant Ecology* 156: 193-197.

- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103: 349-359.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y M. C. Mandujano. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47: 229-245.
- Everitt B. S. 1977. The analysis of contingency tables. Chapman and Hall, Londres.
- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon, Oxford, Reino Unido.
- Franco, A. C., y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870–886.
- Franco, M. 1990. Ecología de Poblaciones. *Ciencias*. 4:4-9
- Flores, J. D. 2001. Dinámica del establecimiento de plantas de diferentes formas de vida del desierto de Tehuacan, México. Tesis doctoral. Instituto de Ecología. A.C. Xalapa, Veracruz. 123 pp.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). México.
- García-Moya, E. y M. Mckell. 1970. Contributions of shrubs to the nitrogen economy of a desert wash plant community. *Ecology* 51: 81-88.
- García Naranjo Ortiz de la Huerta, A. 2004. Estructura poblacional, sitios de establecimiento y clonalidad de *Lophophora williamsii* (Lem ex. Salm-Dyck) J. M. Coult en Cuatrociénegas, Coahuila, México. Tesis de Licenciatura.
- Glass, C. 1998. Guía para la identificación de Cactáceas amenazadas de México. CONAIO, CANTE. México.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173-203.
- Godínez-Álvarez, H., y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination an early seedling growth of Tehuacan Valley cacto species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Enviroments* 39: 21-21.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.

- Golubov, J., M. C. Mandujano y C. Montaña. 2000. Cactáceas asociadas a pastizales de *Hilaria mutica* (Bucal.) Benth. en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 4:84-89.
- Gómez-Sánchez, A. 2001. Enciclopedia ilustrada de los cactus y otras suculentas (descripción de las especies, hábitat y cuidados de cultivo). Floramedia, Barcelona. 224 pp.
- Guzmán, U., Arias, S. y P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 111 pp.
- Hernández, H. M. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento e las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botanica Mexicana* 26: 33-52.
- Huerta, M. F. M. y S. V. E. Escobar. 1998. Estatus ecológico actual de *Ferocactus histrix* (DC) Lindsay en los llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* XLIII: 57- 64.
- Hunt, D. 1999. CITES. Cactaceae checklist. Royal Botanical Gardens Kew/Internacional Organization for Succulent Plant Study. Inglaterra.
- INEGI, 1986. Síntesis geográfica nomenclator y anexo cartográfico del estado de Querétaro. Secretaría de Programación y Presupuesto, México. 141 pp.
- INE-SEMARNAP. 1999. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Sierra Gorda, México. SEMARNAP. México.
- IUCN. 2004. *IUCN Red List of Threatened Species*. <http://www.iucnredlist.org>.
- Jiménez-Sierra,C., L. Eguiarte, R. Cerritos, O.R. Torres y H.A. Pérez. 1998. Demografía y biología reproductiva de *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, en el Valle de Tehuacán, Puebla. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. p. 79.
- Jiménez-Sierra, C., M. C. Mandujano y L. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk? Populations projection matrix and life table response analysis. *Biological conservation* 135: 238-292.
- Jordan, P.W. y P.S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment and growth. *Botanical Gazzete* 143: 511-517.
- Krebs, J. 1985. Ecología: Estudio de la distribución y abundancia. Harla. Segunda edición. México. 753 p.

- Leftkovitch, L. P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- Leirana J. y V. Parra. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments* 41:421-428.
- Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33:183-212.
- Levin, P., E. E. Colmes, K. P. y C. J. Harvey. 2006. Shifts in a Pacific Ocean fish assemblage: the potencial influence of exploitation. *Conservation Biology* 20:1181-1190.
- Mandujano, M.C. 1995. Establecimiento por semilla y propagación vegetativa de *Opuntia rastrera* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, México. Tesis doctoral, Centro de Ecología-UNAM, México.
- Mandujano, M. C., Montaña C., Mendez, I. y Golubov, J. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 86: 911-921.
- Mandujano, M. C., M. Franco, J. Golubov, C. Montaña y A. Flores Martínez. 2001. Integration of interannual variability in the demography of a clonal cacti. *Ecology* 82: 344–359.
- Mandujano, M. C., A. Flores-Martínez, J. Golubov y E. Ezcurra. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist* 131: 459–490.
- Mandujano, M. C., J. A. Verhulst, I. G. Carrillo-Angeles y J. Golubov. 2007. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): Evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences* 168: 1035-1044.
- Martínez-Ávalos, J. G., H. Suzán y C. A. Salazar 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* XXXVIII: 30-38.
- Martínez-Ávalos, J. G., H. Suzán y C. A. Salazar. 1994. Aspectos ecológicos y demográficos de *Neolloydia pseudopectinata* (Backeberg) E. F. Anderson. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 39: 27-33.
- Martínez-Ávalos, J. G. 2007. Dinámica poblacional del “falso peyote” *Astrophytum asterias* (Zucc) Lem. (Cactaceae), una especie amenazada del Noreste de México.

- Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, Nuevo León. 107 pp.
- Martínez, D., A. Flores-Martínez, F. López y G. Manzanero. 2001. Aspectos ecológicos de *Mammillaria oteroi* Glass y R. Foster en la región mixteca de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46: 32-39.
- Martínez-Peralta, C. y M. C. Mandujano. 2009. Saqueo en poblaciones naturales de *Ariocarpus*: el caso de *A. agavoides*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 54: 60-62.
- McAuliffe, J. R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert cacti. *Oecologia* 65: 82–85.
- Nobel, P. S. 1980. Morphology, surface temperatures and northern limits of a columnar cacti in the Sonoran Desert. *Ecology* 61: 1–7.
- Nobel, P. 1986. Form and orientation in relation to PAR interception by cacti and agaves. En T. J. Givnish (Ed.). *Economy of plant form and function*. pp. 120. Cambridge University Press.
- Nobel, P. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press.
- Nobel, P. S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil-consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botany* 76: 1486-1492.
- NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación Marzo de 2002, México.
- Ortega-Baes, P. E. 2001. Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. Tesis de Maestría. UNAM, México.
- Ortega, V.R. A. 2004. Rescate y caracterización ecológica de especies vegetales en estatus crítico de conservación, en el área del proyecto hidroeléctrico Zimapán, México. Tesis (licenciatura). Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México, 72 pp.
- Palmer M. E. 1987. A critical look at rare plant monitoring in the United States. *Biological Conservation* 39: 113-127.
- Peters, E. M., C. Martorell y E. Ezcurra. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti

- (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72: 593-601.
- Pierce, S., R. M. Ceriani, M. Villa y B. Carbolini. 2005. Quantifying relative extinction risks and targeting internacional for the orchid flora of a natural park in the European Prealps. *Conservation Biology* 20:1804-1810.
- Pierson, E.A. y R.M. Turner. 1998. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology* 79: 2676-2693.
- Reyes, S.J., C. Brachet, J. Pérez y A. Gutiérrez. 2002. Cactáceas y otras plantas nativas de la Cañada, Cuicatlán, Oaxaca. CFE-Sociedad Mexicana de Cactología, A.C-Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión de Nacional de Áreas Naturales Protegidas-Cuicatlán, A. C. – México. 196 pp.
- Rincón, E. y P. Huante. 1989. Nutrición mineral. Boletín de la Sociedad Botánica de México 49:7-17.
- Robbins, Christopher. 2003. Saqueo de cactus — un comercio espinoso que amenaza al Desierto Chihuahuense. USA: Traffic Org.
- Rodríguez-Ortega, C. E., y E. Ezcurra. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlan Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 45: 4–14.
- Rojas-Aréchiga, M. 1995. Estudios sobre la germinación de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. 125 pp.
- Ruedas, M., T., Valverde y S. Castillo-Arguero. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones. Boletín de la Sociedad Botánica de México 66:25-35.
- Rzedowski, J. 1988. Vegetación de México. Limusa, México, D.F. 432 pp.
- Sánchez, E. 2006. Ficha técnica de *Astrophytum ornatum*. Apuntes técnicos para el conocimiento de la situación de conservación de especies de la familia Cactaceae en el estado de Querétaro. Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío" Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro- (CONCyTEQ). Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. CK016. México.
- Sánchez-Martínez, E., R. J. Chávez-Martínez, J. G. Hernández-Oria y M. M. Hernández-Martínez. 2006. Especies de Cactaceae prioritarias para la conservación en la zona árida queretano-hidalguense. CONCy TEQ. México.

- Sánchez-Mejorada, H. 1987a. Sanciones por violación del CITES. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 32: 19-20.
- Sánchez-Mejorada, H. 1987b. Observación sobre el estado de conservación de doce especies de cactáceas amenazadas del norte de México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 32:19-20.
- Schamalzel, R.J., F. W. Reichenbacher y S. Rutman. 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* 42: 332-348.
- Schemske, D. W.; B. C. Husband; M. H. Ruckelshaus; C. Goodwillie; I. M. Parker; J. G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- SEMARNAT. 2003. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2003, que determina las especies y subespecies de fauna y flora silvestre terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. Diario Oficial de la Federación 438: 2-60.
- Silva, P. C. R. 1999. Demografía comparativa de *Pachycereus pringlei* en dos unidades geomórficas contrastantes del paisaje en Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Silvertown, J. W. y J. Lovet-Doust. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Publications. Oxford, U.K.
- Soberón, J. 1987. Ecología de poblaciones. Fondo de Cultura Económica. Serie La Ciencia desde México. No. 82.
- Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press. Oxford, U.K.
- Steenbergh, W.F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the Saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825-834.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1976. Ecology of the Saguaro: I. The role of freezing weather in a warm-desert plant population. In Research in the Parks. National Park Service Symposium Series No. 1. Washington, D. C.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1977. Ecology of the Saguaro: II. Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant. National

- Park Service Scientific. Monograph Series, B. U. S. Government Printing Office, Washington, D. C.
- Suzán, H., G. P. Nabhan, y D. T. Patten. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming *Cereus*, *Peniocereus striatus* (Brandege) F.Buxbaum. *Conservation Biology* 8: 461–470.
- Suzán, H., G. P. Nabhan, y D. T. Patten. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science* 7: 635–644.
- Suzán, A. H. 1997. Análisis de viabilidad poblacional de *Ariocarpus trigonus*. I Congreso Nacional sobre Cactáceas, México. Programas y resúmenes. p. 56
- Suzán, A. H., D. J. García, H. S. Álvarez, S. C. González, A. C. Juárez y N. M. Pazaron. 1998. Monitoreo de *Lophophora difusa*, cactácea endémica a la región árida de Querétaro. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, México. p.59.
- Tewksbury, J. J., G. P. Nabhan, D. Norman, H. Suzán, J. Tuxill, y J. Donovan. 1999. In situ conservation of wild chiles and their biotic associates. *Conservation Biology* 13: 98–107.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn y G. Olin. 1969. Mortality of transplanted Saguaro Seedlings. *Ecology* 50: 835-844.
- Turner, R. M., Alcorn, S. M. Alcorn, G. Olin y J. Booth. 1996. The influence of shade, soil, and water on Saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127: 95-102.
- Valiente-Banuet, A., y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961–971.
- Valverde, T. y J. Silvertown. 1999. Patrón de distribución y abundancia de *Mammillaria magnimamma* en la reserva del pedregal de San Ángel, México D.F. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 44: 64-74.
- Valverde, T., S. Quijas, M. López-Villavicencio y S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170: 167-184.
- van Groenendael, J. , H. de Kroon and H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 264-269.
- Vovides, A. P. 1981. Lista preliminar de plantas mexicanas raras o en peligro de extinción. *Biotica* 6:219-228.

- Yeaton, R. I. 1978. A ciclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 66: 651-656.
- Zamudio, S., J. Rzedowski, E. Carranza y G. Calderón. 1992. La vegetación en el estado de Querétaro. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro e Instituto de Ecología A. C. 92 pp.
- Zavala-Hurtado, J. A. y A. Díaz-Solís. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cacti *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 31: 21-31.