



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ESTUDIO DEMOGRÁFICO DE *Astrophytum capricorne*
(A. DIETRICH) BRITTON & ROSE EN CUATRO
CIÉNEGAS COAHUILA, 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:**

YOLOTZIN MAGDALENA BRAVO ESPINOSA



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO
SÁNCHEZ
2011**



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

Bravo
Espinosa
Yolotzin Magdalena
56451449
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
303190428

2. Datos del tutor

Dra.
María del Carmen
Mandujano
Sánchez

3. Datos sinodal 1

Dr.
José Jaime
Zuñiga
Vega

4. Datos sinodal 2

M. en C.
Irene
Pisanty
Baruch

5. Datos sinodal 3

M. en C.
Iván Israel
Castellanos
Vargas

6. Datos sinodal 4

M. en C.
Israel Gustavo
Carrillo
Ángeles

7. Datos del trabajo escrito

Estudio demográfico de *Astrophytum capricorne* (A. dietrich) Britton y Rose en Cuatro
Ciénegas, Coahuila, México

78
2011

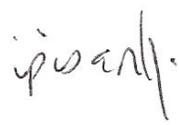


DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

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

Estudio Demográfico de *Astrophytum capricorne* (A. Dietrich) Britton y Rose en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México

realizado por **Bravo Espinosa Yolotzin Magdalena** con número de cuenta **3-0319042-8** quien ha decidido titularse mediante la opción de **tesis** en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario	Dr. José Jaime Zuñiga Vega	
Propietario	M. en C. Irene Pisanty Baruch	
Propietario Tutora	Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez	
Suplente	M. en C. Iván Israel Castellanos Vargas	
Suplente	M. en C. Israel Gustavo Carrillo Angeles	

Atentamente,
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, D. F., a 14 de abril de 2011
EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Un pedazo de sol

Baranda,M. 2006

Primero
una palabra
sola
como si fuera
la espina
de una rosa.

Una palabra
limón,
o una que sea
ciruela
para sentirla
cómo se mueve
en mi lengua.

Una palabra
en mi garganta
como un trago de mar
en la espesura,
como un rugido
abierto
de la luna
cayendo
hasta el fondo
de la selva.

Una palabra
de cristal
para mirar
su piel mojada
por la lluvia.

Una palabra
piedra,
otra río,
una aire
o sal
para cubrir
la arena
de los cielos.

Una palabra
abierta
como las alas
del insecto.

Alegre, ruidosa,
que gire
y de vuelta
en mi lengua
como si fuera
un mundo
infinito,
un pedazo de sol
para mi boca.

Una palabra viva
que trague
y demuela
a las otras
palabras secas,
con las que alguien
hace la guerra.

Una palabra raíz
para mí,
para ti,
para él,
para ella,
una
para ponerla
aquí
y empezar
un poema.

Imposible encerrar BIOLOGÍA en una palabra

A mis padres por las alas obsequiadas, por enseñarme a usarlas

y aún más por la libertad de dejarme volar a mi manera.

A mis hermanos por abrirlas, por mostrarme caminos diferentes

y soplar fuerte cuando el aire era bajo.

Y a mis amigos por acompañarme en el vuelo y no dejarme caer.

Índice

1. Resumen	7
2. Introducción	9
2.1 <i>Ecología de poblaciones</i>	9
2.2 <i>Demografía para la conservación</i>	10
2.3 <i>Las cactáceas en México</i>	11
2.4 <i>Importancia de las cactáceas</i>	12
2.5 <i>Cactáceas, un grupo en riesgo</i>	13
2.6 <i>Factores antropogénicos amenazan a las cactáceas</i>	14
2.7 <i>Facilitación en cactáceas</i>	15
2.8 <i>Aspectos demográficos</i>	17
3. Objetivos	19
4. Materiales y métodos	20
4.1 <i>El género <i>Astrophytum</i></i>	20
4.2 <i>Descripción de la especie</i>	20
4.3 <i>Área de estudio</i>	21
4.4 <i>Demografía</i>	23
4.4.1 <i>Análisis de perturbación prospectiva</i>	27
4.4.2 <i>Triángulo demográfico</i>	28
4.4.3 <i>Simulaciones del efecto de cambios en tasa vitales sobre λ</i>	29
4.5 <i>Composición Florística de la comunidad</i>	29
4.6 <i>Asociación de <i>A. capricorne</i> a nodrizas</i>	30
5. Resultados	32
5.1 <i>Demografía</i>	32
5.1.1 <i>Valor reproductivo y tasa de mortalidad</i>	37

5.1.2	<i>Estructura de la población</i>	39
5.1.3	<i>Elasticidades.....</i>	40
5.2	<i>Composición Florística de la comunidad</i>	43
5.3	<i>Asociación nodriza- protegido</i>	45
6.	Discusión	49
6.1	<i>Demografía</i>	49
6.1.1	<i>Estructura de la población y valor reproductivo</i>	52
6.1.2	<i>Importancia relativa de las tasas vitales</i>	55
6.2	<i>Composición Florística de la comunidad.....</i>	59
6.3	<i>Asociación nodriza-protegido</i>	60
7.	Conclusiones	63
8.	Literatura citada	65
9.	Agradecimientos	76

Bravo, Y. 2011. Estudio Demográfico de *Astrophytum capricorne* (A. Dietrich) Britton & Rose en Cuatro Ciénegas Coahuila, México. Tesis profesional, Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. 56 p.

Resumen

México es uno de los países con mayor biodiversidad, en su territorio alberga el mayor número de cactáceas en el mundo. Las cactáceas presentan una distribución geográfica restringida principalmente a las zonas áridas y su importancia se refleja en las tradiciones que las incluyen en distintas épocas y lugares, en la iconografía y en la aparición en códices, así como en las diferentes voces indígenas con las que son designadas. Las cactáceas presentan características biológicas y ecológicas que aumentan su vulnerabilidad demográfica a factores de perturbación natural y antropogénica. En consecuencia, la familia está bajo un *estatus* de protección en la norma oficial mexicana 059-SEMARNAT-2001.

La falta de información biológica y de estudios acerca de su demografía dificulta conocer su estado de conservación. Al igual que la mayoría de las cactáceas la información para *A. capricorne* es reducida. Debido a ello, en este estudio fueron utilizadas matrices de proyección poblacional y análisis de perturbación prospectiva para evaluar el estado de conservación de *A. capricorne*, cactácea globosa, endémica al Desierto Chihuahuense y considerada una especie amenazada. El estudio se llevó a cabo en la Sierra La Madera y La Sierra San Vicente dentro del ANP Cuatro Ciénegas en Coahuila con individuos censados en octubre del 2008 y 2009. Además se determinaron sus nodrizas potenciales y se evaluó su asociación usando la prueba de bondad de ajuste χ^2 . Esta prueba mostró una asociación significativa con *A. lechuguilla* que además es la especie más abundante en los sitios de estudio.

Bajo dos posibles escenarios, uno donde existe cierto reclutamiento (0.05) y otro en el que el reclutamiento es poco frecuente (0.0001), la población presentó una tasa finita de crecimiento poblacional por encima de la unidad ($\lambda = 1.63 \pm 0.435$) en el primer caso, y decrece 20% si el reclutamiento es casi nulo ($\lambda = 0.81 \pm 0.13$). Cuando existe reclutamiento, la elasticidad más alta la presenta la segunda categoría (2-5 cm) y la más baja la última categoría (20.1, = <40 cm), el mayor valor corresponde al crecimiento. Éste es un patrón contrario al de la mayoría de las cactáceas pero que coincide con el de su género, en el que la permanencia y las categorías de mayor tamaño suelen presentar los valores más altos de elasticidad. Por el contrario, en el escenario sin reclutamiento la elasticidad más alta la presentan la permanencia en la categoría C5 (15.1-20 cm).

El escenario con reclutamiento nulo es más probable y en consecuencia, las acciones de conservación deben ser enfocadas a mantener a los individuos reproductivos. Sin embargo, ambos escenarios pueden presentarse, por lo que si existe reclutamiento se sugiere conservar las primeras categorías dado que son más sensibles a los disturbios. Posiblemente sea necesario establecer un programa de introducción de juveniles, sin restar atención a los individuos maduros porque éstos contribuyen en mayor medida a las primeras etapas del ciclo de vida.

Palabras clave: Cactaceae, conservación, Cuatro Ciénegas, demografía, nodricismo,

Introducción

Ecología de poblaciones

La ecología de poblaciones a través de la demografía explica cuántos individuos hay en una población, cómo está estructurada, así como su dinámica numérica a través del tiempo y el espacio (Franco 1990; Begon *et al.* 1996). A través de la demografía se explican las causas que determinan la abundancia y la distribución de los individuos de una población, las cuales son el reflejo de factores intrínsecos como la densidad-dependencia y la estructura poblacional, así como las interacciones con otros individuos, especies, recursos, y de las presiones de selección que modelan una historia de vida particular (Krebs 1985; Armas y Pugnaire 2005).

La demografía se encarga del estudio de las poblaciones por medio de métodos cuantitativos, mediante censos que permiten conocer su estructura y parámetros como supervivencia, crecimiento y fecundidad, utiliza modelos matemáticos para describir cómo varía una población bajo condiciones específicas (Caswell 2001). Los números poblacionales cambian en el tiempo debido a sus tasas vitales: natalidad, mortalidad, migración y emigración determinando el crecimiento de una población (Begon *et al.* 1996; Gotelli 1998).

En el gráfico del ciclo vida de un organismo se representan las tasas vitales de los individuos de la población. Los gráficos de ciclo de vida tienen una matriz de transición asociada.

Los modelos matriciales representan una herramienta poderosa para el estudio de las poblaciones. Las matrices poblacionales parten de la base de que los individuos de una población no son iguales entre sí. Son un modelo que estructura a los individuos de la población en categorías, ya sea por edades (matrices de Leslie) o por talla (matrices de Lefkovich). Si las tasas vitales dependen del tamaño y los individuos cuentan con suficiente plasticidad adaptativa como para que individuos de la misma edad presenten grandes

diferencias de tamaño, la mejor opción es estructurar a una población con este criterio, que reflejará mejor su ciclo de vida (Caswell 2001).

Las entradas de la matriz de transición representan por un lado, la probabilidad media de todos los individuos incluidos en una clase determinada de permanecer en la misma clase o cambiar a otra en un periodo de tiempo determinado, y por otro lado la fecundidad media de todos los individuos de cada clase en ese mismo intervalo de tiempo (Caswell 2001).

Las proyecciones demográficas se basan en promedios poblacionales de las tasas de natalidad y mortalidad para estimar la trayectoria de la población. Los análisis matriciales nos permiten conocer la tasa de **crecimiento poblacional** y tienen la capacidad de proyectar su dinámica, suponiendo que las condiciones iniciales se mantienen en el tiempo. (Caswell 1989; Benton y Grant 1999).

Demografía para la conservación

El desarrollo de estrategias de conservación para especies amenazadas depende en gran medida del conocimiento de la dinámica de sus poblaciones.

Schemske *et al.* (1994) consideran fundamentales los siguientes puntos en el estudio de especies en riesgo: I) Conocer el estado biológico y de conservación de las especies a través del cambio en sus números poblacionales, es decir si éstos incrementan, decrecen o se mantienen constantes. II) Identificar qué etapas de su historia de vida tienen mayor impacto en el crecimiento de la población y cuáles son las causas de la variación en las etapas que tienen mayor impacto demográfico

Los modelos matriciales representan una buena herramienta en la evaluación de especies amenazadas o en peligro de extinción, pues proporcionan la información necesaria para

entender y analizar la dinámica poblacional (Benton y Grant 1999; Contreras y Valverde 2002; Rae y Ebert 2002; Hernández-Oria *et al.* 2006; Valverde y Zavala-Hurtado 2006). De la matriz de transición se obtiene la tasa de crecimiento poblacional, que indica si la población aumenta ($\lambda > 1$), disminuye ($\lambda < 1$) o permanece estable ($\lambda = 1$) a lo largo del tiempo (Caswell 2001).

En el sentido de conservación, los análisis de perturbación prospectiva (matrices de elasticidad) identifican las tasas vitales que más afectan a λ . Es decir, indican sobre qué tasas vitales se puede actuar para cambiar λ en una dirección u otra (Benton y Grant 1999).

Los modelos matriciales nos permiten estimar cambios en el tamaño de las poblaciones a lo largo del tiempo. Éstos no predicen lo que pasará en el futuro con una población, sin embargo nos ayudan a entender la dinámica poblacional y así desarrollar estrategias de conservación.

Las cactáceas en México

Las cactáceas son nativas del Continente Americano, que es su centro de origen y diversificación (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978). Se distribuyen desde Canadá hasta la Patagonia. Después de la conquista europea fueron introducidas en otros continentes.

Las cactáceas tienen características que no comparten con otras plantas y cuentan con estructuras de adaptación altamente especializadas como la presencia de aréolas donde surgen las espinas, tallos, hojas y flores. Son suculentas, perennes y tienen simetría radial (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978).

La diversidad de cactáceas es alta, la familia se divide en tres subfamilias: Pereskioideae, Opuntioideae y Cactoideae, que muestran distintas formas de vida: columnares, arbóreas, trepadoras, epifitas y globosas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978; Anderson 2001; Nobel 2002).

México es uno de los países con mayor biodiversidad, su topografía hace que albergue el mayor número de cactáceas en el mundo, cuenta con aproximadamente 669 especies (Bravo-Hollis 1978; Guzmán *et al.* 2003; Ortega-Baes y Godínez-Álvarez 2005) de las cuales 80 % son endémicas. Es el país con mayor riqueza y endemismos¹ de cactáceas (Hernández y Godínez 1994; Ortega-Baes y Godínez-Álvarez 2005).

Las zonas áridas y semiáridas abarcan más de la mitad del territorio nacional, en ellas abundan los endemismos (Bravo-Hollis 1978; Rzedowski 1978; Toledo y Ordóñez 1998) y concentran el mayor número de cactáceas. Fuera de estas zonas la diversidad de cactáceas disminuye drásticamente, por lo que la distribución geográfica de la familia es restringida (Hernández y Godínez 1994; Baes y Godínez 2006). El desierto Chihuahuense presenta alta riqueza de cactáceas y un alto número de especies amenazadas (Hernández y Godínez 1994; Hernández y Bárcenas 1995; Hernández *et al.* 2007).

Importancia de las cactáceas

Las cactáceas han jugado un papel importante dentro de las sociedades desde épocas prehispánicas. En Norteamérica y Sudamérica su utilización es muy antigua. Para diversas culturas los cactus forman una parte importante de su cosmovisión e identidad (Schultes y Hofmann 1993).

Su importancia se refleja en las tradiciones que incluyen a esta familia en distintas épocas y lugares, en su iconografía, en la aparición en códices, así como en las diferentes voces con las que son designadas. Se han encontrado en excavaciones mesoamericanas evidencias del uso

¹ Un taxón es endémico a un área cuando todas sus poblaciones presentan distribución restringida a la misma (Villarreal y Encina 2005).

de cactus, restos de semillas, así como cerámicas y pinturas murales que los representan (Bravo-Hollis 1978; Bye y Linares 1999; Velasco 1999; Anderson *et al.* 2001; Nobel 2002).

Las cactáceas se emplean de diversas formas y se aprovechan diferentes partes de las plantas. Podemos encontrarlas en muchos ámbitos de la vida cotidiana, en la medicina, alimentación, en el comercio y en actividades espirituales en las que tienen un uso mágico-religioso (Bravo-Hollis 1978; Schultes y Hofmann 1993; Bye y Linares 1999; Anderson 2001; Nobel 2002). Además, las cactáceas son apreciadas por su belleza y utilizadas como plantas de ornato y su demanda en diversos países en los que son consideradas exóticas ha aumentado al grado de que actualmente existen diversas técnicas de propagación para su comercio (Robbins 2003; Ojeda *et al.* 2009).

Cactáceas, un grupo en riesgo

Actualmente muchas especies de cactus son consideradas raras, vulnerables, amenazadas o en peligro de extinción, por lo que se han incluido en listas rojas asignándoles una categoría para determinar su estado de conservación (Hernández y Godínez 1994; Lüthy 2001; UICN 2004; Arias *et al.* 2005). Se puede nombrar a una especie “rara” dependiendo de parámetros definidos, como el rango de distribución geográfica, la especificidad de su hábitat, la frecuencia local, el endemismo, la abundancia relativa, el área de ocurrencia y el número absoluto de los individuos en su población. Estos parámetros de rareza son los utilizados para catalogar especies en riesgo (Hartley; Kunin 2003).

En México la NOM-059-ECOL-2001 considera 239 especies (modificación de Arias *et al.* 2005) la mayoría de las cuales solo están sujetas a protección especial, mientras que la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) incluye a todas las cactáceas dentro del apéndice II. Las cuales no necesariamente están en

peligro de extinción, pero su comercio debe ser controlado a fin de no afectar su supervivencia (Lüthy2001).

Los organismos y documentos que se ocupan de las especies con algún grado de riesgo, como: UICN, CITES y la NOM-059-ECOL-2001 ubican al mayor número de cactáceas como vulnerables (37%) y en peligro crítico (36%) (SEMARNAT 2002; Arias *et al.* 2005).

Factores antropogénicos amenazan a las cactáceas

La mayoría de las cactáceas presentan características biológicas y ecológicas que las hacen más vulnerables a factores de perturbación, ejemplo de ello es que su distribución restringida a zonas particulares hace que la transformación y destrucción de su hábitat sea la principal causa de riesgo para la supervivencia de las especies de esta familia, muchas de las cuales enfrentan problemas de conservación ya que existe un deterioro continuo y acumulativo (Hernández *et al.* 2007) que deprime el tamaño poblacional y modifica otras características como la dispersión de polen y la variabilidad genética (Carrillo-Ángeles *et al.* 2005).

Los estudios existentes sobre las cactáceas indican que la mayoría de las poblaciones están decreciendo o se encuentran en riesgo, además de que las cactáceas presentan condiciones intrínsecas como sus bajas tasas de crecimiento individual que las hacen más vulnerables a disturbios, muchas poblaciones de cactus se encuentran en sitios con altos grados de perturbación humana (López-González *et al.* 2004; Hernández-Oria *et al.* 2006; Flores *et al.* 2010)

Algunas de las actividades que afectan las poblaciones de cactáceas son: la colecta ilegal de las plantas o de partes de ellas por coleccionistas, dado que varias especies tienen una gran demanda y alto valor comercial (Lüthy 2001; Robbins 2003; Martínez-Avalos *et al.* 2004) y el

sobrepastoreo, principalmente por ganado equino, caprino y vacuno (Martínez-Ávalos *et al.* 1993; López-González *et al.* 2004; Martorell y Peters 2005; Chávez *et al.* 2007). Según Hernández *et al.* (2007) y Martínez-Ávalos *et al.* (2004) la expansión de la frontera agrícola y la presencia de centros de población urbana son los factores que afectan en mayor grado a los cactus. Para algunas poblaciones los factores que las afectan son otros, como la apertura de caminos y la presencia de minas o bancos de material. Muchas de estas actividades originan fenómenos como erosión hídrica y eólica, que aumentan la perturbación sobre las poblaciones (Nobel 2002; Robbins 2003; Álvarez *et al.* 2004; López-González *et al.* 2004; Chávez *et al.* 2007; Hernández 2007).

La fragmentación y pérdida de hábitat debido a los factores de perturbación recién mencionados son la causa de que algunos cactus presenten bajas densidades en zonas con disturbio antropogénico, así como tasas de crecimiento menores en comparación con zonas mejor conservadas, aunque algunas especies de cactáceas son favorecidas por la presencia de disturbio (Martorell y Peters 2005; Hernández-Oria *et al.* 2006; Chávez *et al.* 2007; Martínez-Ávalos 2007; Flores *et al.* 2010).

Facilitación en Cactáceas

Las zonas áridas y semiáridas presentan condiciones abióticas extremas y estresantes como la baja disponibilidad de agua, alta variación en las temperaturas y radiación solar intensa. El establecimiento y germinación de las semillas en cactáceas al igual que en todas las plantas tienen requerimientos específicos y dependen de características propias de la semilla y de diversos factores ambientales (Flores-Martínez *et al.* 2008). Para los cactus estos procesos representan presiones selectivas particularmente intensas ya que se enfrentan a un medio altamente estresante (Nobel 1988; Contreras y Valverde 2002).

En ambientes adversos la presencia de un vecino en etapas tempranas de crecimiento ayuda a reducir el estrés, por lo que es frecuente que las plántulas de las cactáceas se establezcan bajo la copa de plantas perennes a las que nos referimos como plantas nodriza, las cuales modifican las condiciones ambientales creando microhábitats que amortiguan las condiciones ambientales extremas y permiten el establecimiento de otras especies (Franco y Nobel 1989; Cody 1993; Armas y Pugnaire 2005; Zuñiga *et al.* 2005). El nodricismo se refiere entonces al establecimiento y reclutamiento no azaroso de una especie bajo el dosel de los adultos de otras plantas perennes (Cody 1993).

Las nodrizas facilitan el establecimiento de plántulas mediante la modificación de varios factores ambientales. Por ejemplo, influyen en la reducción de temperatura y de las variaciones de temperatura en el suelo bajo su dosel (Armas y Pugnaire 2005). En áreas abiertas la temperatura máxima es 20°C mayor y la mínima 1 o 2° C menor que debajo de una planta (Franco y Nobel 1989). La radiación solar fotosintéticamente activa (PAR) también decrece bajo las nodrizas y el decremento depende de las características del tipo de nodriza, el tamaño de la plántula y su localización bajo la nodriza (Franco y Nobel 1989). Las plantas nodriza también proveen una humedad adecuada para el establecimiento de cactáceas (Armas y Pugnaire. 2005; Martínez-Berdeja; Valverde 2008). En este microambiente, además se acumula materia orgánica, aumenta el contenido de nitrógeno y otros nutrientes en el suelo (Harper 1977; Franco y Nobel 1989; Nobel 2002).

Las condiciones que facilitan el establecimiento aumentan las tasas de supervivencia y crecimiento de las plántulas (Martínez-Berdeja y Valverde 2008; Flores-Martínez *et al.* 2008; Peters *et al.* 2008). La supervivencia de las plántulas obedece a las condiciones que le proporcione la nodriza, éstas condiciones dependen de las características que cada nodriza, es decir, que la diversidad de nodrizas crea diferentes tipos de microhábitats.

Los parámetros como la arquitectura y permanencia del follaje de las nodrizas potenciales hacen que las plantas perennes les proporcionen a los cactus condiciones más constantes y homogéneas, por lo que generalmente los individuos establecidos de muchas especies de cactáceas se encuentran asociadas a especies nodrizas, sin embargo esto no es una regla, ya que algunas especies prefieren plantas deciduas (Mandujano *et al.* 2002; Drezner 2006; Suzán-Aspiri y Sosa 2006). Estas relaciones de nodricismo han sido estudiadas de formas diferentes para las cactáceas. Muchos de los estudios se han hecho en especies columnares (Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Suzán-Aspiri y Sosa 2006) mostrando que esta interacción puede tener un efecto negativo en sus nodrizas, las cuales son reemplazadas por los cactus cuando crecen (Cody 1993; Flores-Martínez *et al.* 1994).

Estos estudios concuerdan en que el nodricismo es un proceso sumamente importante en el establecimiento de muchas cactáceas, sin embargo no todas se establecen debajo de una nodriza biótica, pues hay especies que se establecen en espacios abiertos (Golubov *et al.* 2010) y algunas cactáceas globosas utilizan rocas como agentes de protección, las cuales funcionan como nodriza abiótica (López *et al.* 2009).

Aspectos demográficos de las cactáceas

Las cactáceas poseen bajas tasas de reclutamiento y germinación, en su hábitat estos fenómenos son escasos y poco frecuentes. La probabilidad de supervivencia de las plántulas también es baja, por lo que las primeras etapas del ciclo de vida son importantes para mantener viable una población debido a las altas tasas de mortalidad que presentan (Contreras y Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Nobel 2002; Rae y Ebert 2002; Godínez y Valverde 2003; Mandujano *et al.* 2007; Flores *et al.* 2010).

Las diversas especies de cactáceas presentan estrategias variadas según su particular historia de vida, sin embargo en todas ellas la persistencia de los individuos en su misma categoría de

tamaño (estasis) y la supervivencia son los procesos demográficos que contribuyen en mayor grado a la tasa de crecimiento poblacional y la fecundidad es el proceso de menor aporte. Por ejemplo en la cactácea globosa *Mammillaria pectinifera* los procesos demográficos que más aportan a λ son la estasis (82%) seguido del crecimiento (10%) y fecundidad (1.3%) (Valverde y Zavala-Hurtado 2006). En el cacto columnar *Neobuxbaumia macrocephala* el aporte es similar; estasis (88%), crecimiento (9%) y fecundidad (1%) (Esparza-Olguín *et al.* 2002).

En poblaciones estructuradas por edades, son los adultos o estadios de mayor tamaño los que contribuyen más al incremento de la tasa de crecimiento de la población (Barrera y Mandujano 2002; Contreras y Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Rae y Ebert 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Valverde y Zavala-Hurtado 2006; Mandujano *et al.* 2007; Flores *et al.* 2010).

Las tasas de crecimiento individual y poblacional también son bajas, los cactus presentan ciclos de vida largos y algunas globosas presentan periodos reproductivos prolongados. De manera general, en los cactus el aumento de tamaño implica un aumento en la fecundidad, es decir que el valor reproductivo aumentan con la talla (Contreras y Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Valverde y Zavala-Hurtado 2006).

OBJETIVOS

El objetivo general del trabajo es examinar la dinámica poblacional de *Astrophytum capricorne*.

Los objetivos particulares son:

- Conocer la estructura de tamaños de la población.
- Estimar las tasas vitales de los individuos de la población: fecundidad, crecimiento y supervivencia.
- Proporcionar información demográfica por medio de modelos matriciales que pueda ser usada en la elaboración de planes de conservación.
- Conocer la composición florística del área de estudio.
- Determinar si *A. capricorne* presenta nodricismo
- Conocer cuáles son las especies a las que se encuentra asociada.

MATERIALES Y MÉTODOS

El género Astrophytum

El nombre de este género es griego y significa estrella, y reúne a plantas de globosas a cilíndricas con pocas costillas muy prominentes, cubiertas por vellosidades blancas, en algunas especies las espinas están ausentes. Las flores nacen en el ápice de la planta y son de color amarillo con el centro rojo, son persistentes con forma campanulada, su fruto es globoso de color café al igual que sus semillas. Las cuatro especies que pertenecen a este género se distribuyen en el Desierto Chihuahuense y tres de ellas son endémicas a México, una más, *A. asterias* se distribuye solo en México y Texas. Las especies son: *A. myrostigma* Lemaire, *A. asterias* (Zuccarini) Lemaire, *A. capricorne* (Dietrich) Britton & Rose y *A. ornatum* (D.C) Weber (Britton y Rose 1937). Todas se encuentran bajo alguna categoría de riesgo, según la NOM-059-SEMARNAT-2001 *A. asterias* está en peligro de extinción y las otras tres especies se encuentran amenazadas.

Descripción de la especie

Astrophytum capricorne (A. Dietrich) Britton & Rose 1922 también llamada biznaga o algodoncillo de estropajo pertenece a la familia Cactaceae, tiene una forma globosa-cilíndrica, crece aproximadamente 25 cm de alto y tiene entre 7 y 8 costillas. Sus aréolas distan entre sí 2 y 3 cm, tiene muchas espinas flexibles de color café curvadas y lisas, parecidas al cuerno de un caprino (de ahí el nombre la especie) que van de 3 a 5 cm y su flores de 6 a 7 cm de longitud, sus semillas miden 2.5 mm (Britton y Rose 1937) su epidermis es cubierta por velludas motas

blancas que caracterizan a su género (Figura1; Bravo-Hollis 1978; International Names Index 2008).

Los registros de la distribución de la especie incluyen los estados de Coahuila, Nuevo León y San Luis Potosí (Guzmán *et al.* 2003). Se considera una especie con distribución relativamente extendida, es decir que se encuentra en más de 4 localidades (Hernández y Godínez 1994). Es endémica del desierto chihuahuense y es considerada una especie amenazada, pero no prioritaria para su conservación (NOM-059-ECOL-2001, CITES apéndice II).



Figura 1 Ejemplares de campo de *Astrophytum capricorne*, muestran la forma espiralada del tallo, flor, y espinas.

Área de estudio

Cuatro Ciénegas está situado en el centro del estado de Coahuila. El Área Natural Protegida de Cuatro Ciénegas con carácter de Área de Protección de Recursos Naturales se localiza entre las coordenadas 26° 45' 00" - 27° 00' 00" Norte; 101° 48' 49" y 102° 17' 53" Oeste y es parte del municipio Cuatro Ciénegas de Carranza (SEMARNAT 1999).

Forma parte de la Provincia de la Sierra Madre Oriental, Subprovincia Sierras y Llanuras Coahuilenses, conformadas de roca caliza de origen del Mesozoico. El ANP Cuatro Ciénegas

presenta climas muy secos, semicálidos, con lluvias en verano y temperaturas altas e inviernos frescos, BSo y BShw (SEMARNAT 1999; García 1998). Su precipitación anual es de 125-400 mm y su temperatura media anual es de 22° C, se encuentra a 700 m s.n.m. y la vegetación dominante es matorral xerófilo (Vidal 1990; García 1998; SEMARNAT 1999).

Cuatro Ciéneas pertenece al Desierto Chihuahuense, donde el aislamiento y condiciones extremas hacen que exista la mayor abundancia de cactáceas, el mayor endemismo y el mayor número de cactáceas en riesgo, lo que lo hace un sitio prioritario para la conservación. (Bravo-Hollis *et al.* 1978a; Bravo-Hollis *et al.* 1978b; SEMARNAT 1999; Arriaga *et al.* 2000).

El muestreo se llevó acabo en dos sitios, uno en las faldas de Sierra La Madera a 26°58'50" N y 102°06'30' O y otro en la Sierra San Vicente, cerca del poblado San Juan Boquillas a 26°59'38" N y 101°52'13" O (Figura 2).



Figura 2 Cuatro Ciéneas de Carranza, Coahuila. Se muestran los dos sitios de muestreo en las sierras La Madera y San Vicente.

Demografía

En los dos sitios de estudio, La Madera y San Vicente, se hicieron recorridos para localizar la mayor cantidad posible de plantas de *A. capricorne*. En cada localidad, cada planta de *A. capricorne* se contó y etiquetó con un número construido con alambre y cuentas de chaquiras formando una serie numérica. Los individuos marcados fueron referenciados con un GPS (marca Garmín con precisión de 5 m) y se les tomó la altura (cm) con un flexómetro. La altura se consideró como medida del tamaño para poder evaluar el crecimiento de t a $t + 1$ (Figura 3) y si el individuo presentaba frutos o flores también se contaron y registraron. Los individuos fueron censados en el mes de octubre del año 2008 y 2009. Se marcaron un total de 229 individuos entre ambos sitios, que se utilizaron en conjunto en los análisis para tener un tamaño de muestra significativo.

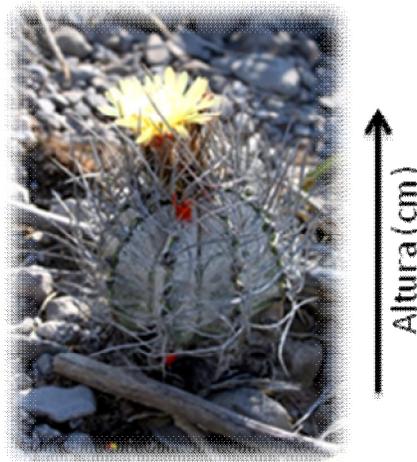


Figura 3 Medición de la altura de *A. capricorne*.

El ciclo de vida busca clasificar a los individuos de una población en categorías que reflejen la importancia de los procesos biológicos que pasan en cada una de sus etapas, con estos se construyen matrices de proyección poblacional (Figura 4; Caswell 2001). La población se

estructuró en 7 categorías, seis de tamaño (altura) y una de semillas (Tabla 1). El individuo más pequeño encontrado tiene una altura de 0.5 cm y el más grande 34 cm.

**Tabla 1 Categorías de tamaño (cm)
para la construcción de una matriz 7x7**

Categoría	S	cm
Semillas	S	Semillas
1	C1	0-1.99
2	C2	2- 5
3	C3	5.1-10
4	C4	10.1-15
5	C5	15.1-20
6	C6	20.1-40

El análisis demográfico se realizó mediante una matriz de proyección poblacional de tipo Lefkovitch basada en el tamaño (altura). Es un modelo denso-independiente que asume que los recursos disponibles son ilimitados y que todos los individuos tienen igual probabilidad de sobrevivir y dejar descendencia (Caswell 2001).

Las entradas de la matriz a_{ij} (donde j son las categorías en el tiempo t (columnas) e i en el tiempo $t+1$ (renglones)) representan la contribución promedio *per capita* de una categoría (j) a otra (i) de un año (2008) al siguiente (2009). Estas probabilidades de transición se obtuvieron del cálculo de la frecuencia relativa de los individuos de la clase i al tiempo t , que contribuyen a la clase j en el tiempo $t+1$ (Caswell 2001).

La matriz de transiciones representa diferentes procesos demográficos y éstos se ubican en varias regiones, así el primer renglón representa las fecundidades, la diagonal la permanencia de los individuos en su misma categoría, las subdiagonales el crecimiento y las supradiagonales las probabilidades de regresar a las categorías anteriores (retrogresión) (Tabla 2; Caswell 2001).

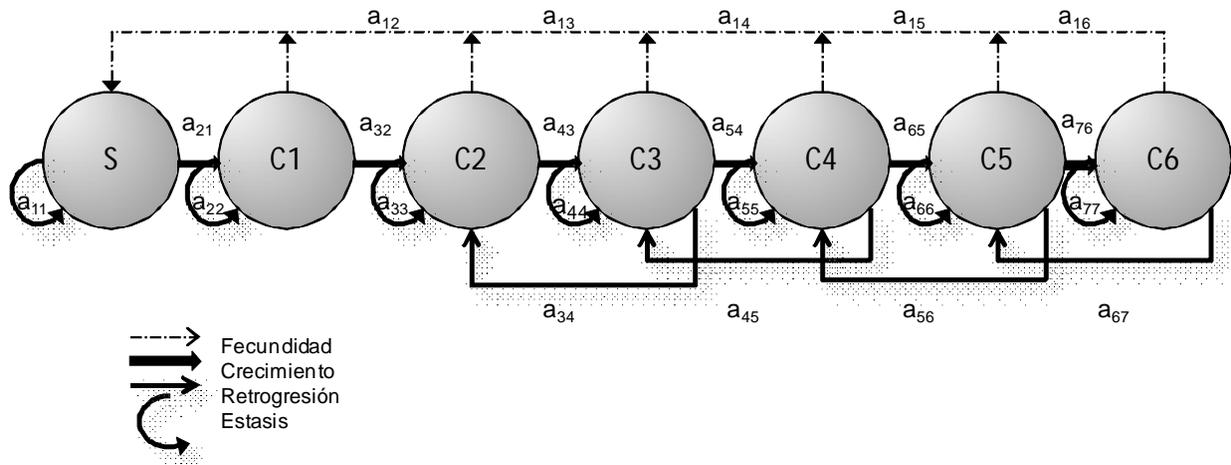


Figura 4 Ciclo de vida. Se muestra una categoría de semillas(S) y 6 categorías de tamaño, así como las transiciones que corresponden a las entradas de la matriz.

Tabla 2 Categorías basadas en la altura (cm) para la construcción de una matriz 7x7. Elementos a con el mismo subíndice son las permanencias, $a_{i<j}$ son retrogresiones y $a_{i>j}$ son crecimiento, el primer renglón representa las fecundidades.

Categoría		Semillas	0-1.99 cm	2-5 cm	5.1-10 cm	10.1-15 cm	15.1-20 cm	20.1-40 cm
1	Semillas	a_{11}	a_{12}	a_{13}	a_{14}	a_{15}	a_{16}	a_{17}
2	0- 1.99 cm	a_{21}	a_{22}					
3	2- 5 cm		a_{32}	a_{33}	a_{34}			
4	5.1-10 cm			a_{43}	a_{44}	a_{45}		
5	10.1-15 cm				a_{54}	a_{55}	a_{56}	
6	15.1-20 cm					a_{65}	a_{66}	a_{67}
7	20.1-40 cm						a_{76}	a_{77}

La fecundidad por categoría se calculó a partir de 13 individuos adquiridos del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM, ya que no se encontraron frutos maduros en campo. Se obtuvieron 20 frutos en 2010 y se generó un promedio de semillas por fruto (116 semillas/individuo). Se contó el número de flores totales que había en cada categoría para tener una medida de esfuerzo reproductivo. Suponiendo que cada flor diera origen a un fruto, éstas se multiplicaron por el número promedio de semillas de un fruto y se distribuyeron entre

el número de individuos de cada categoría, obteniendo así el número de semillas promedio por individuo (Tabla 3).

Tabla 3 Cálculo de fecundidades de *Astrophytum capricorne* a partir de frutos colectados de trece individuos del Jardín Botánico, Universidad Nacional Autónoma de México.

	Total	C1	C2	C3	C4	C5	C6
Contribución de flores por categoría	442	0	14	128	183	100	17
Núm. promedio de semillas por fruto* Núm. de flores por categoría		0	1624	14848	21228	11600	1972
Núm. de individuos por categoría en t	211	7	20	74	70	30	10
Núm. promedio de semillas por individuo		0	81	201	303	387	197

Para estimar la tasa de crecimiento poblacional al tiempo $t+1$, la matriz de transiciones **A** se proyectó siguiendo el modelo matricial:

$$n_{t+1} = \mathbf{A}n_t,$$

n_t representa el vector columna, cuyos elementos son el número de individuos en cada clase al tiempo t y $t+1$ en lo sucesivo, puesto que la matriz **A** se multiplica por el vector resultante hasta que la población crezca a una tasa constante (λ) y la población alcance una estructura estable (**w**) (Caswell 2001). La matriz de transición se transpone y se proyecta obteniendo otro vector columna que es el valor reproductivo por categoría (**v**) el cual crece a la misma tasa constante ($\lambda = n_{t+1} / n_t$), cumpliendo con $\mathbf{A}\mathbf{w} = \mathbf{w}\lambda$, donde **w** es un vector propio de la matriz **A**. La multiplicación de la matriz **A** por un vector propio es equivalente a la multiplicación de la misma matriz **A** por un factor escalar (λ). Lamda (λ) es la tasa finita de crecimiento poblacional, por lo que, si $\lambda > 1$ la población está creciendo, decrece si $\lambda < 1$ y se mantiene estable si $\lambda = 1$.

La tasa de mortalidad en cada categoría del ciclo de vida (m_i) se calculó de la siguiente manera

$m_i = 1 - px$, donde px es la probabilidad de supervivencia vista como la suma de las probabilidades de permanencia, retrogresión y crecimiento en cada categoría (Caswell 2001).

El intervalo de confianza para la matriz de transición se calculó utilizando el método propuesto en Caswell (2001), en el que la varianza de lambda es

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} (S_{ij})^2 V(a_{ij}).$$

La varianza de lambda es $V(\lambda)$, (S_{ij}) corresponde a las estimaciones de las sensibilidades y la varianza de las entradas de la matriz de transiciones es $V(a_{ij})$. Como las probabilidades de transición tienen una distribución binomial, la varianza se calcula como

$V(a_{ij}) = a_{ij} (1 - a_{ij}) / n$, donde n corresponde al número de individuos en la estructura poblacional observada en cada clase. El error estándar (SE) de λ es la raíz cuadrada de $V(\lambda)$, y los intervalos de confianza al 95% son $\lambda \pm 2 \text{ SE}(\lambda)$ (Caswell 2001).

Análisis de perturbación prospectiva

El análisis de sensibilidad estima un cambio absoluto en lambda (λ) resultado de pequeños cambios absolutos en las tasas vitales (s_{ij}) de la matriz **A**. Los elementos de la matriz de sensibilidad **S** = $\{s_{ij}\}$, se estiman mediante los vectores propios asociados a λ de la siguiente forma:

$$S_{ij} = \partial \lambda / \partial a_{ij} = v_i w_j / wv$$

donde: w_j y v_i = j -ésimo valor del vector derecho propio y el i -ésimo valor del vector izquierdo de la matriz, respectivamente; y wv es el producto de ambos vectores que resulta en un escalar. Las sensibilidades son medidas en escalas diferentes, puesto que las probabilidades de crecimiento y supervivencia son proporciones no son mayores a uno y las fecundidades

pueden alcanzar valores mayores pues representan el número de vástagos (Caswell 2001). Lo que nos impide hacer una comparación entre las entradas de la matriz **S**.

Las elasticidades (e_{ij}) son una medida de la sensibilidad proporcional de lambda a cambios proporcionales de las tasas vitales (a_{ij}), éstas se estiman de la forma:

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

mediante el producto de la sensibilidad por las entradas de la matriz de transición ajustadas por λ (Caswell 2001).

Puesto que la suma de las elasticidades de cada una de las entradas de la matriz es igual a uno ($e_{ij} = 1$), éstas cuantifican la contribución relativa de cada tasa vital (a_{ij}) así como de los procesos demográficos a lambda. Ésta característica nos permite hacer comparaciones entre especies o formas de vida (Silvertown *et al.* 1993; Silvertown *et al.* 1996).

Triángulo demográfico

El triángulo demográfico es un gráfico propuesto por Silvertown *et al.* (1993; 1996) que nos permite observar la distribución de recursos mediante las elasticidades, entre tres procesos demográficos: fecundidad (F), crecimiento (G) y permanencia (L) y comparar diferentes estrategias de historia de vida. Cada uno de los ejes representa las elasticidades para cada proceso, graficadas en un espacio triangular que, al interceptarse, nos muestran la localización de la población dentro del triángulo demográfico. Para la construcción del triángulo demográfico se consideraron las elasticidades correspondientes a las entradas a_{ij} ; a_{02} , a_{03} , a_{04} , a_{05} y a_{06} para F, a_{10} , a_{21} , a_{32} , a_{43} , a_{54} y a_{65} para G y a_{11} , a_{22} , a_{33} , a_{44} , a_{55} y a_{66} para L (Tabla 2). Para la permanencia se suman las retrogresiones (celdas a_{23} , a_{34} , a_{45} y a_{56})

Simulaciones del efecto de cambios en tasa vitales sobre λ

Después de realizar el análisis de sensibilidad, se realizaron una serie de simulaciones a través del programa Simulacambio (Mandujano y Mandujano 2005) en MATLAB (TheMathWorks, 1995). Se modificaron aquellas entradas de la matriz que presentaron altos valores de sensibilidad y que no fueron observados en el campo durante los dos años de los censos en el campo. La finalidad fue evaluar el efecto que éstas entradas tienen sobre la tasa de crecimiento poblacional, ya que a través de los análisis de sensibilidad se puede inferir sobre qué categorías recaen las mayores presiones selectivas. De esta manera se obtiene como resultado un gráfico donde se observa el comportamiento de λ con respecto a los diferentes valores modificados en dichas entradas de la matriz **A**.

Composición florística de la comunidad

Tomando como centroide a cada individuo de *A. capricorne* se trazó un círculo con un radio de un metro. Dentro de este círculo se contaron y midieron las especies encontradas, las cuales fueron posteriormente identificadas. Para cada planta se tomó con un flexómetro la medida de dos diámetros de la copa del dosel y se estimó la cobertura foliar, vista como el área de una elipse siguiendo la fórmula

$$C(i) = \pi * a * b$$

donde $C(i)$ es la cobertura de cada especie, a y b los radios de la planta (Cox 1980). A partir de esta medida también se estimó la cobertura relativa de cada especie

$$(Cr_i = C_i / \Sigma C)$$

ponderando la cobertura relativa de cada especie (Cr_i), entre la sumatoria de todas las coberturas (Cox 1980).

Se tomaron un total de 176 muestras en las cuales se calculó la frecuencia de cada especie como:

$$F_i = k_i / m,$$

donde F es la frecuencia, k_i es el número de veces que aparece la especie (i), m es el número total de sitios muestreados. Después se calcularon las frecuencias relativas ($Fr_i = f_i / \Sigma f$). La densidad de las especies se consideró como el número de individuos por especie entre el total de individuos ($Dr = n_i / n$) (Cox 1980).

Por medio de estas medidas se obtuvo el valor y proporción de importancia para cada especie, dado que el valor de importancia es la suma de la frecuencia relativa, cobertura relativa y densidad relativa ($VI_i = Dr_i + Fr_i + Cr_i$) que toma valores entre cero y tres, cuando se divide el valor de importancia entre tres se obtiene la proporción de importancia, que toma valores entre cero y uno (Cox 1980).

Asociación de A. capricorne a nodrizas

En cada muestra se tomó la distancia de los individuos de *A. capricorne* a las plantas que se encontraban a su alrededor. Se consideraron nodrizas potenciales a los individuos que estuvieran a una distancia menor a 20 cm de cada individuo, suponiendo que éste se encuentren bajo su dosel. Se contó el número de individuos asociados a cada especie y se comparó con el número de individuos de *A. capricorne* que se esperaba estuvieran asociados a cada especie proporcionalmente con su cobertura.

El número de individuos esperados para cada nodriza en particular se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$E_i = Cr_{ia} (O_t)$$

Donde Cr_{ia} es la cobertura relativa ajustada de cada especie y O_t es el número total de individuos de *A. capricorne* observados en el sitio de estudio (Mandujano *et al.* 1998).

La cobertura relativa para cada especie fue ajustada al porcentaje de cobertura que ocupa la vegetación con relación a los espacios abiertos (Mandujano *et al.* 1998), donde el 39% del área es ocupada por vegetación y el 60% corresponde a espacios abiertos (sin vegetación aparente). El porcentaje correspondiente a cada uno fue obtenido de un estudio previo (Rosas-Barrera y Mandujano datos no publicados).

Así $Cr_{ia} = Cr_i (0.39)$, donde Cr_i es la cobertura relativa y 0.39 es el porcentaje de cobertura vegetativa visto como proporción.

Se comparó el número de individuos esperados con el número de individuos observados bajo el dosel de cada nodriza usando una prueba de bondad de ajuste χ^2 (Zar 1974). Las diferencias para cada categoría se evaluaron mediante una prueba de residuos ajustados (Everitt 1977).

RESULTADOS

Demografía

En el diagrama de ciclo de vida de *A. capricorne* podemos observar que todas las categorías muestran crecimiento, es decir, un porcentaje de sus individuos pasa a la categoría superior, y en particular observamos que pocos individuos pasan de la categoría cinco a la última categoría de tamaño. Para cada etapa, un porcentaje de individuos permanece en la misma categoría, las categorías C5 y C6 son las que exhiben la permanencia más alta. Los retrocesos son vistos a partir de la categoría tres y la categoría inmediata anterior.

Los individuos muestreados comienzan a ser reproductivos a partir de la categoría de tamaño C2, en la que ya existe un aporte de semillas, el cual aumenta con la talla, excepción de la categoría mayor, pues en ésta el aporte disminuye. La transición de semilla a la primer categoría de tamaño a_{21} , así como la permanencia para la entrada a_{11} fueron modeladas ya que estos datos no fueron observados en campo en ninguna de las temporadas de estudio (Tabla 4, Tabla 5).

En la primer categoría hay un bajo número de individuos lo que nos indica reclutamientos escasos y una alta tasa de mortalidad (Tabla 4).

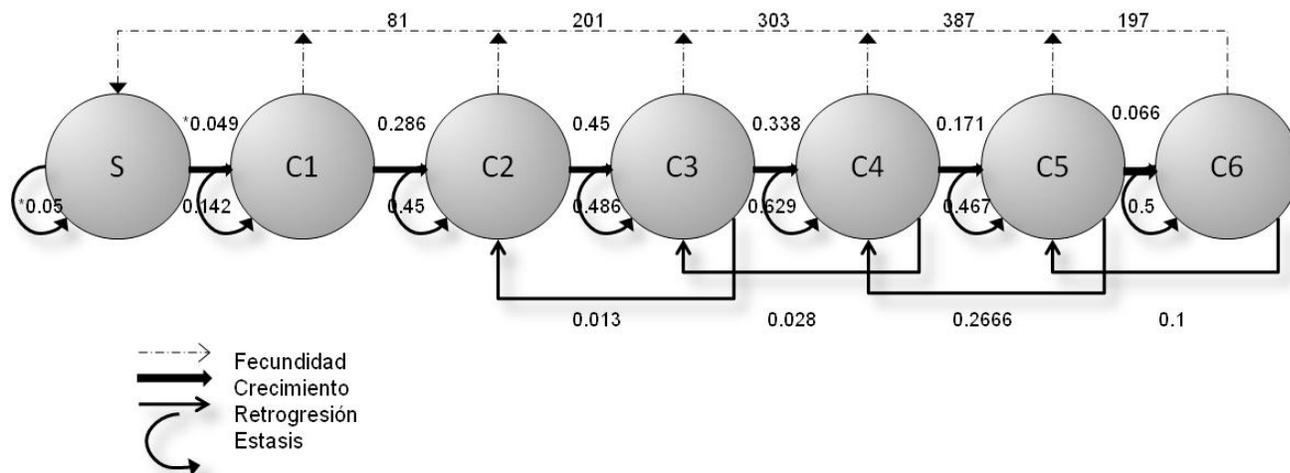


Figura 5 Ciclo de vida de *A. capricorne*

Tabla 4. Matriz de transición de *A. capricorne* con reclutamiento. Los asteriscos indican que las entradas a_{11} y a_{21} fueron simuladas. Se muestran las probabilidades de mortalidad (m_i) y el número de individuos por categoría. S= semillas, C1>0 cm y<2 cm, C2 >2 cm y<5 cm, C3>5 cm y<10 cm, C4>10 cm y <15 cm, C5>15 cm y <20 cm y C6> 20 cm

	S	C1	C2	C3	C4	C5	C6
S	*0.05	0	81	201	303	387	197
C1	*0.049	0.1428	0	0	0	0	0
C2	0	0.2857	0.45	0.0135	0	0	0
C3	0	0	0.45	0.4864	0.0285	0	0
C4	0	0	0	0.3378	0.6285	0.2666	0
C5	0	0	0	0	0.1714	0.4666	0.1
C6	0	0	0	0	0	0.0666	0.5
m_i		0.5714	0.1	0.1621	0.1714	0.2	0.4
nt		7	20	74	70	30	10

Tabla 5 Matriz de transición de *A. capricorne* en donde se supone un valor de reclutamiento de plántulas muy bajo (para conectar el ciclo de vida) y representa que este proceso sea poco frecuente. Los asteriscos indican que las entradas a_{11} y a_{21} fueron simuladas

	S	C1	C2	C3	C4	C5	C6
S	*0.05	0	81	201	303	387	197
C1	*1E-05	0.1428	0	0	0	0	0
C2	0	0.2857	0.45	0.0135	0	0	0
C3	0	0	0.45	0.4864	0.0285	0	0
C4	0	0	0	0.3378	0.6285	0.2666	0
C5	0	0	0	0	0.1714	0.4666	0.1
C6	0	0	0	0	0	0.0666	0.5
m_i		0.5714	0.1	0.1621	0.1714	0.2	0.4
nt		7	20	74	70	30	10

Como no se observó el reclutamiento de plántulas y no se conoce la longevidad de las semillas, tenemos dos posibles escenarios, uno en el que exista banco de semillas de la especie y cierto reclutamiento, y otro en el que el reclutamiento sea poco frecuente, como es en general el caso reportado para las cactáceas.

En el primer caso la población presenta un valor de λ de 1.63 ± 0.44 (intervalo de confianza al 95%), y esta tasa de crecimiento poblacional nos indica que la población crece de por lo menos 20% a más del 60%. Por el contrario en el caso de reclutamiento improbable la población presenta una λ de 0.81 ± 0.13 (intervalo de confianza al 95%) lo que nos indica que la población disminuye.

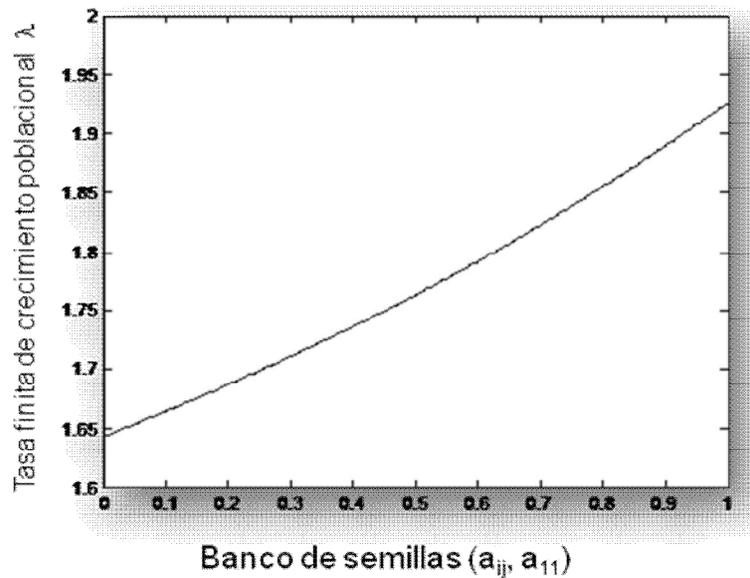
Cuando simulamos la formación de banco de semillas observamos que λ varía al modificar la permanencia (a_{11}) λ presenta un intervalo de valores desde 0.8 por debajo de la unidad, hasta valores muy altos de 1.64 a 1.93 cuando la entrada a_{11} varía entre valores cercanos a 0 y hasta aproximadamente 1 (Figura 6a). Sin embargo la modificación de a_{11} cambia de manera importante en función de la fracción de semillas que germina y pasa al estado de plántula (categoría C1). Por ejemplo, cuando la entrada a_{11} se simula, no puede llegar a tener un valor de 1 (*i.e.* que todas las semillas se queden en banco), el máximo valor al que llega es hasta 0.951, dado que 0.049 pasa de semilla a plántula. (Fig. 6a, el cambio es modelado con la entrada $a_{21} = 0.049$). Si la mitad de las semillas permanecieran en latencia, la población crecería en 80% y si el 95% de las semillas formaran banco, la población duplicaría su tamaño (Figura 6a).

Por otro lado, para el caso en el que el valor de la transición de semilla a plántula es muy bajo, reclutamiento casi nulo ($a_{21} = 0.00001$) aún si se incrementa la permanencia de las semillas, es decir aunque el 95% de las semillas permanezcan en el banco, la población mantiene una tasa de crecimiento poblacional por debajo de la unidad (Figura 6b).

Dado que la entrada a_{21} también fue simulada, si suponemos un reclutamiento casi nulo como lo muestran otras especies de cactus (Contreras y Valverde 2002; Godínez *et al.* 2003) encontramos una λ por debajo de la unidad que oscila entre 0 y 0.9 (Figura 6b).

Al simular el reclutamiento, cuando consideramos valores bajos en la supervivencia de semillas en el banco, λ toma valores mayores a la unidad y hasta 3.4 cuando todas las semillas forman una plántula (Figura 7). Lo que muestra que la población es sumamente sensible al reclutamiento de plántulas, el cual no fue observado en los dos años de estudio.

a)



b)

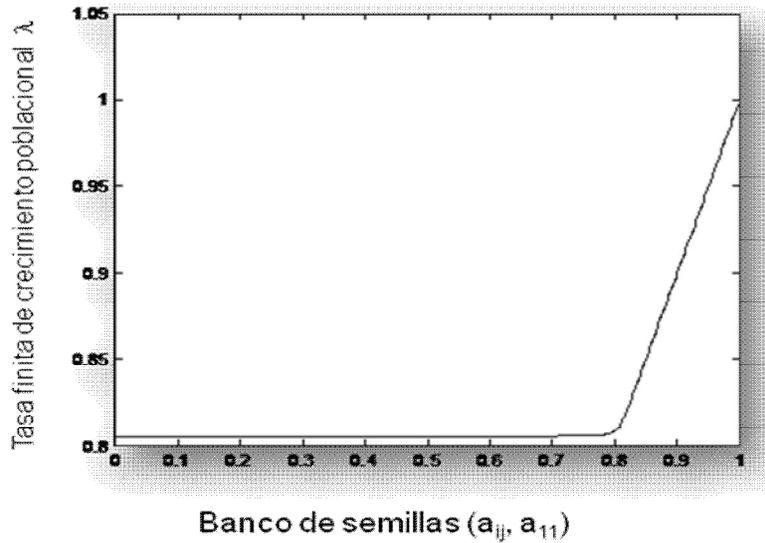


Figura 6 Simulación de cambios en λ al aumentar la permanencia de semillas, modificando la entrada de la matriz a_{11} . La figura a) es modelada con la entrada $a_{21} = 0.049$ y la figura b) cuando el valor para la entrada $a_{21} = 0.00001$ (Tabla 1)

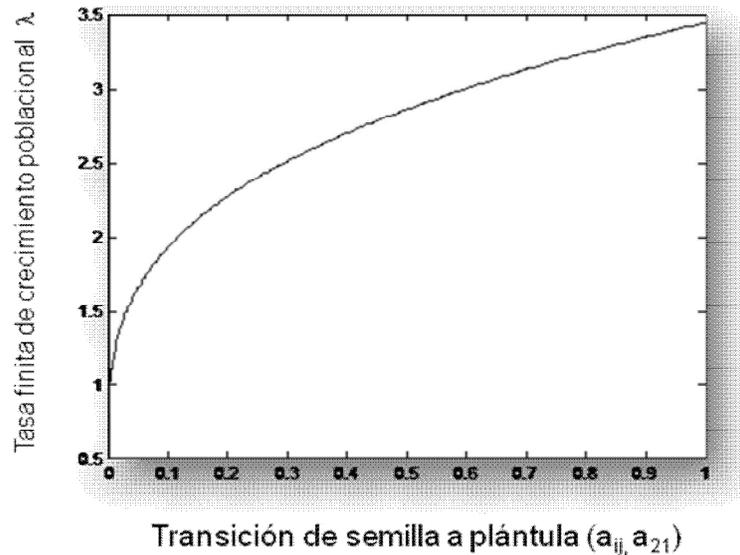


Figura 7 Simulación de cambios en λ cuando variamos el reclutamiento de plántulas (a_{21}), se modeló con la entrada $a_{11} = 0.05$.

Valor reproductivo y tasa de mortalidad

En la Figura 8 se observa que la primer categoría (0-1.99 cm) presenta la probabilidad de mortalidad más alta (0.57), seguida de la última categoría C6 (20.1-40 cm) con una mortalidad de 0.4. Las categorías intermedias no presentan mortalidades mayores a 0.3, la categoría dos (2-5 cm) es la que presenta la tasa de mortalidad más baja (Figura 8). Este patrón no depende del reclutamiento de plántulas ya que lo que observamos es la dinámica de supervivencia de los individuos establecidos.

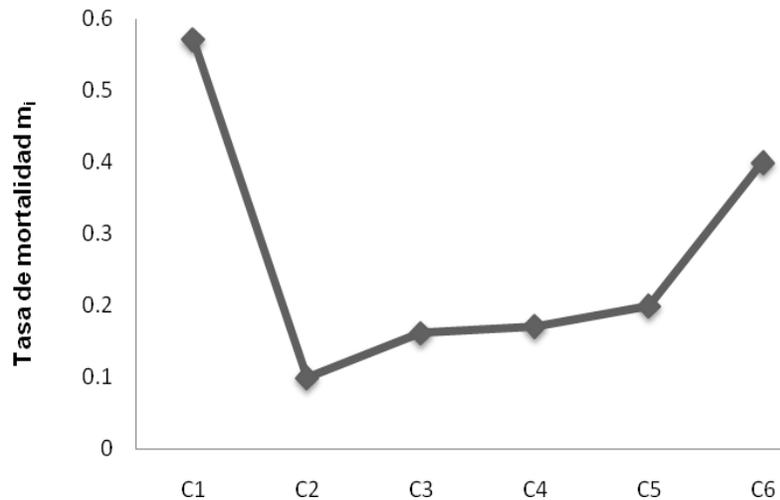


Figura 8 Se muestran las probabilidades de mortalidad (m_i) para cada categoría de *A. capricorne*, donde C_n representa las categorías de tamaño para esta población; C1>0 cm y<2 cm, C2 >2 cm y<5 cm, C3>5 cm y<10 cm, C4>10 cm y <15 cm, C5>15 cm y <20 cm y C6> 20 cm

La figura 9 nos muestra cómo el valor reproductivo calculado o número de individuos nuevos que aporta cada categoría aumenta con la talla, cuando $a_{21}=0.049$. En éste escenario la categoría cinco (15.1-20 cm) es la que alcanza el valor más alto y que disminuye considerablemente en la categoría seis.

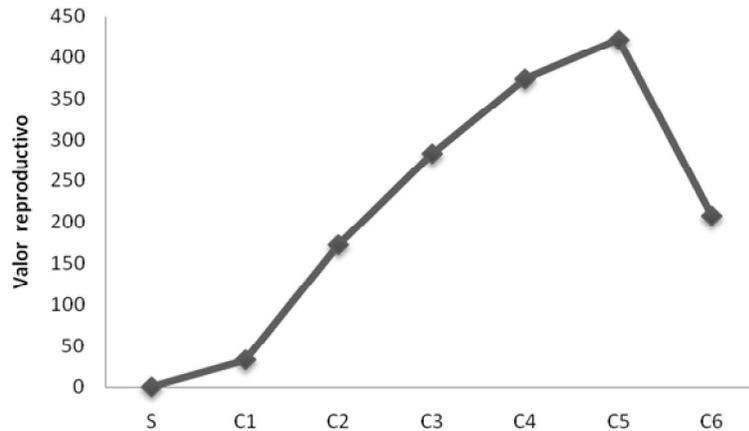


Figura 9 Valor reproductivo por categoría para *A. capricorne* en el caso de reclutamiento ($a_{21}= 0.049$), visto como el número de individuos que aporta cada categoría, donde C_n representa a las categorías de la población; $C_1 > 0$ cm y < 2 cm, $C_2 > 2$ cm y < 5 cm, $C_3 > 5$ cm y < 10 cm, $C_4 > 10$ cm y < 15 cm, $C_5 > 15$ cm y < 20 cm y $C_6 > 20$ cm

En el caso de con reclutamiento sumamente bajo ($a_{21}= 0.00001$) la población muestra valores reproductivos altos, y el valor más elevado corresponde a la categoría de tamaño dos (2-5 cm), a partir de la cual el valor reproductivo disminuye (Figura 10).

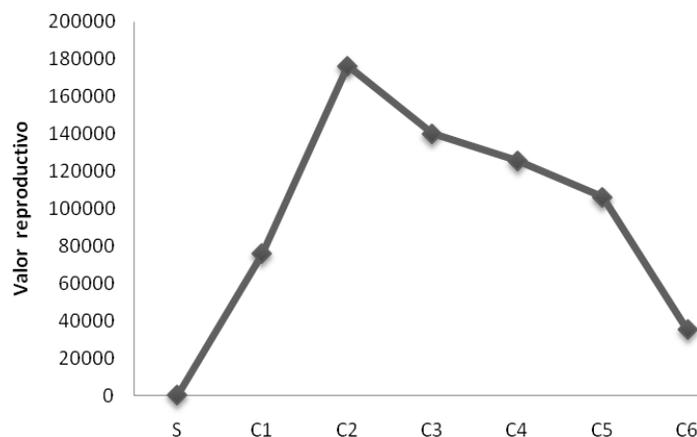


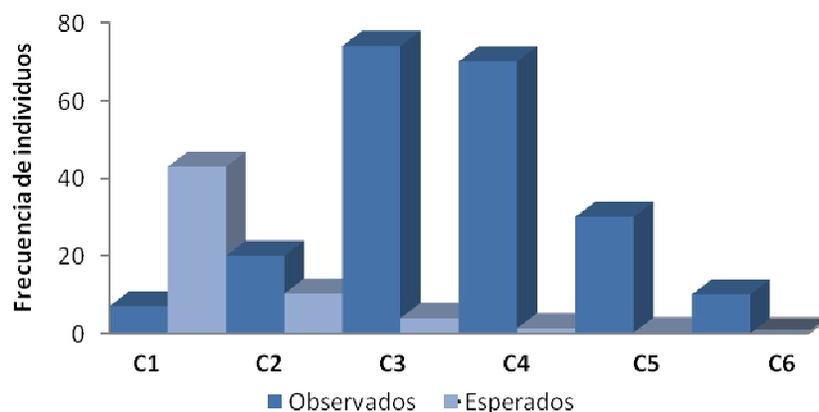
Figura 10 Valor reproductivo por categoría (número de individuos que aporta cada categoría) para *A. capricorne* en el escenario de reclutamiento sumamente bajo ($a_{21}= 0.00001$). C_n representa a las categorías de la población; $C_1 > 0$ cm y < 2 cm, $C_2 > 2$ cm y < 5 cm, $C_3 > 5$ cm y < 10 cm, $C_4 > 10$ cm y < 15 cm, $C_5 > 15$ cm y < 20 cm y $C_6 > 20$ cm

Estructura de la población

Se encontraron diferencias significativas en la densidad de individuos entre la estructura estable calculada y la estructura real de la población observada en el campo en el 2008 cuando tenemos un valor de reclutamiento para la entrada $a_{21}=0.049$ ($\chi^2 = 17969.91$ g.l.=6, $P < 0.001$). En la estructura observada se muestra mayor número de individuos en las categorías intermedias (tres 5.1-10 cm y cuatro 10.1-15 cm) y en la estructura estable calculada el mayor número de individuos está en la primera categoría (0-1.99 cm). Contrariamente a lo que se muestra en las demás categorías, en la categoría uno hay mas individuos en la estructura estable calculada y el mayor peso, está en las primeras etapas (Figura 11a).

En el caso donde el reclutamiento es muy bajo ($a_{21}= 0.00001$) la estructura estable presenta un patrón distinto al que se encuentra en el caso anterior. El mayor peso para la estructura calculada está en las categorías de tamaño intermedias, presentando el mayor número de individuos la categoría cuatro (10.1- 15 cm), seguida de la categoría cinco (15.1-20 cm). Al comparar la estructura observada en el año 2008 y la estructura estable calculada se encontraron diferencias significativas ($\chi^2 = 49833.18$ g. l. =6, $P < 0.001$) (Figura 11b).

a)



b)

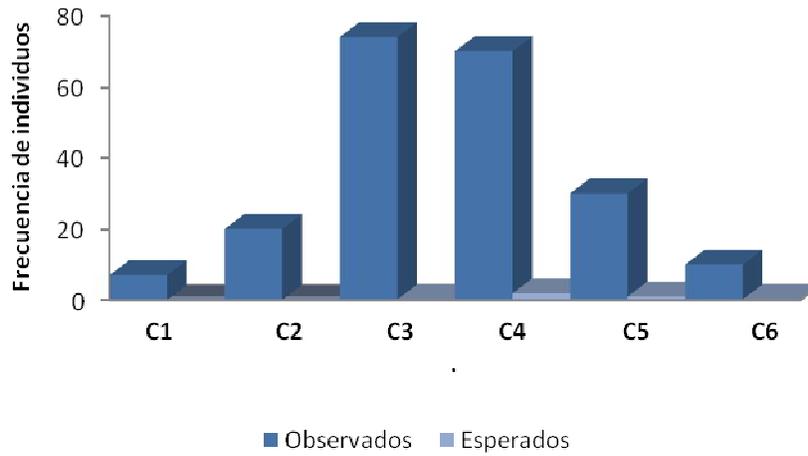


Figura 11 Comparación de patrones en la estructura de la población de *A. capricorne*, entre la estructura observada en el año 2008 (Observados) y la estructura estable calculada (Esperados). (a) Estructura estable calculada en el caso de tener reclutamiento ($a_{21}= 0.049$); (b) muestra la estructura estable calculada cuando el reclutamiento es ($a_{21}= 0.0001$).

Elasticidades

En la matriz de elasticidades para el escenario en el que $a_{21} = 0.049$ (Tabla 6) se observa que los valores más altos de elasticidad corresponden a la progresión de semilla a la categoría uno (0.206) y de la categoría uno a la dos (0.206), el segundo valor de elasticidad en orden de importancia es para el crecimiento en la categoría dos. La categoría que posee la mayor elasticidad es la dos (2-5 cm) con una elasticidad de 0.284, ésta es a la que λ es más sensible. Por el contrario, la última categoría muestra la menor elasticidad (0.0002).

En el caso de bajo reclutamiento ($a_{21}= 0.00001$) las elasticidades más altas se presentan en las entradas a_{55} y a_{66} para la permanencia en las categorías C4 y C5. La categoría C5 presenta la mayor elasticidad, seguida de la categoría de tamaño C6 (Tabla 7).

Tabla 6 Matriz de elasticidades para la población de *A. capricorne* cuando $a_{21} = 0.049$. S= semillas. Se muestran las seis categorías de tamaño (altura en cm), el último renglón muestra las elasticidades para cada categoría.

	S	0-1.99	2-5	5.1-10	10.1-15	15.1-20	20.1-40
S	0.006	0	0.0801	0.077	0.040	0.007	0.0001
0-1.99	0.206	0.019	0	0	0	0	0
2a-5	0	0.206	0.077	0.001	0	0	0
5.1-10	0	0	0.126	0.053	0.001	0	0
10.1-15	0	0	0	0.049	0.031	0.001	0
15.1-20	0	0	0	0	0.009	0.003	0.00
20.1-40	0	0	0	0	0	0.0002	0.0001
	0.2127	0.2258	0.2847	0.1808	0.0820	0.0134	0.0002

Tabla 7 Matriz de elasticidades para la población de *A. capricorne* para el escenario donde $a_{21} = 0.00001$. S=semillas, las categorías se muestran en intervalos de altura (cm). El último renglón representa las elasticidades para cada categoría.

	S	0-1.99	2-5	5.1-10	10.1-15	15.1-20	20.1-40
S	0.0002	0	0	0.0001	0.0018	0.0012	0.0001
0-1.99	0.003	0.0007	0	0	0	0	0
2a-5		0.0033	0.0060	0.0014	0	0	0
5.1-10	0	0	0.0048	0.0427	0.0235	0	0
10.1-15	0	0	0	0.0267	0.4767	0.1086	0
15.1-20	0	0	0	0	0.1100	0.1611	0.0075
20.1-40	0	0	0	0	0	0.0077	0.0125
	0.0036	0.0041	0.0108	0.0710	0.6119	0.2786	0.0201

En el escenario en el que consideramos cierto reclutamiento ($a_{21} = 0.049$) la elasticidad agrupada en procesos demográficos indica que el proceso más importante es el crecimiento pues muestra el valor de elasticidad más alto (0.59), seguido por una fecundidad relativamente alta (0.20), una baja permanencia (0.19) y retrogresión casi nula (0.01) (Figura 12). En el caso

de bajo reclutamiento el panorama es contrastante, pues la elasticidad más alta se encuentra en la permanencia (0.700), seguida del crecimiento (0.156), la retrogresión (0.141) y la fecundidad (0.003) (Figura 12).

La asignación diferencial de recursos de *A. capricorne* la ubica en la parte superior del triángulo demográfico (Figura 13). Sugiere un comportamiento de herbácea cuando hay reclutamiento ($a_{21} = 0.049$), pero domina la permanencia cuando el reclutamiento es muy bajo ($a_{21} = 0.00001$), tal como sucede en plantas perennes de vida larga como los árboles.

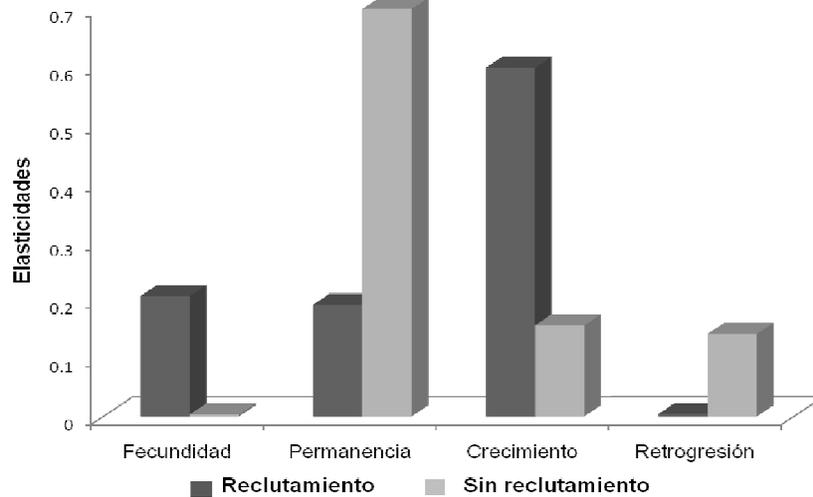


Figura12 Elasticidades de los procesos demográficos de *A. capricorne* cuando existe reclutamiento ($a_{21}=0.049$) y sin el ($a_{21}= 0.00001$).

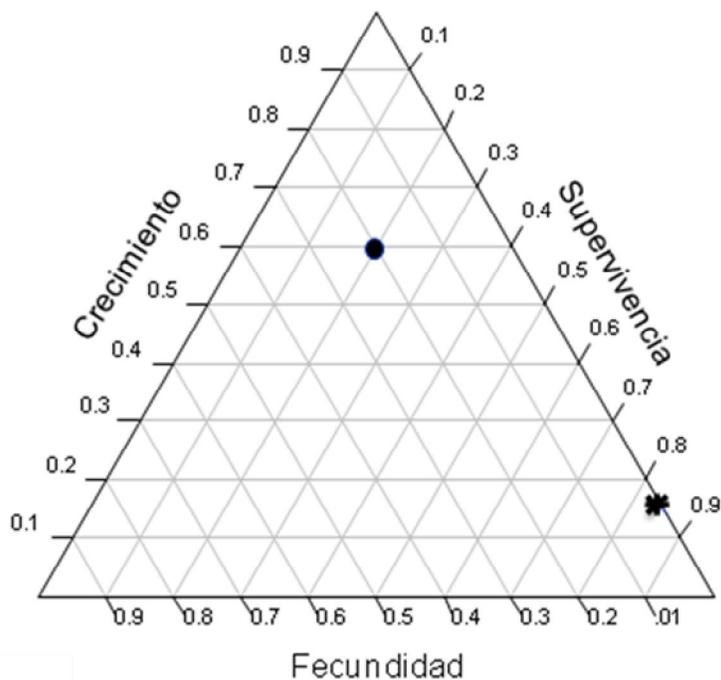


Figura 13 Triángulo demográfico para *A. capricorne*, con reclutamiento (punto) y con reclutamiento muy bajo (asterisco).

Composición florística de la comunidad

En las 396 muestras de los dos sitios muestreados (bajada en la Sierra La Madera y bajada en la Sierra de San Vicente) se encontraron 22 taxa, de los cuales 11 especies son cactáceas.

Agave lechuguilla es la especie más abundante y la más frecuente y se encuentra en ambos sitios de muestreo, le sigue en abundancia *Hechtia* sp., la cual solo se encuentra en la localidad de San Vicente. *L. tridentata* es más frecuente que *Hechtia* sp. sin embargo su abundancia es menor (Figura 14).

El porcentaje de importancia nos dice que dentro de la comunidad, la especie dominante es *A. lechuguilla* (39.2 %) pero que hay otras especies con valores medios de importancia, como *L. tridentata*, *E. merkeri* y *Hechtia* sp. (Tabla 8).

Tabla 8 Descripción de la comunidad en que se encuentra *A. capricorne* a partir de el muestreo de la vegetación en dos sitios del desierto Chihuahuense en Cuatro Ciénegas, Coah., México. SV representa a la sierra de San Vicente y M a la Madera.

Taxa	Frecuencia en las muestras	Núm. de individuos por especie	Porcentaje de importancia	Sitio de registro
<i>Acacia</i> sp.	12	15	3.053	SV,M
Poaceae	7	7	1.781	M
<i>O. bradtiana</i>	25	30	6.361	SV,M
<i>A.capricorne</i>	25	35	6.361	SV,M
<i>Cordia</i> sp.	5	6	1.272	M
<i>Coryphantha macromeris</i>	6	7	1.526	M
<i>Echinocactus horizonthalonius</i>	2	2	0.508	M
<i>Epithelantha</i> sp.	4	5	1.017	M
<i>Ferocactus hamatocanthus</i>	1	1	0.254	M
<i>Acacia gregii</i>	4	6	1.017	M
<i>Jatropha</i> sp.	5	9	1.272	M
<i>Agave lechuguilla</i>	154	1187	39.185	SV,M
<i>Larrea tridentate</i>	39	49	9.923	SV,M
Leguminoseae	10	14	2.544	SV,M
<i>C. leptocaulis</i>	9	12	2.290	SV,M
<i>Mammillaria</i> sp.	2	2	0.508	M
<i>Echinocereus merkeri</i>	33	37	8.396	SV,M
<i>Prosopis</i> sp.	5	7	1.272	SV,M
<i>Selaginella</i> sp.	2	3	0.508	M
<i>Hechthia</i> sp.	33	288	8.396	SV
<i>O. imbricate</i>	8	10	2.035	SV
<i>Corynopuntia</i> sp.	2	4	0.508	SV
N=22	176	1739		

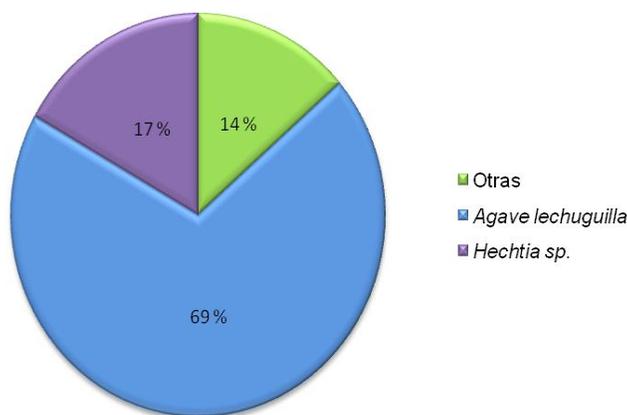


Figura 14 Estructura de la comunidad, con base en la abundancia de las especies para la Sierra La Madera y San Vicente localizadas en del Desierto Chihuahuense en CuatroCiénegas, Coah., México. La categoría “Otras” agrupa a las especies descritas en la Tabla 8 , con excepción de *A. lechuguilla* y *Hechtia* sp.

Asociación de *A. capricorne* a nodrizas

De los 22 taxa descritos para la comunidad en que se encuentra *A. capricorne*, los individuos presentan asociación con 8 especies diferentes (*O. bradtiana*, *C. macromeris*, *Ephithelanta* sp., *A. lechuguilla*, *L. tridentata*, *E. merkeri*, *Hechtia* sp., *Corynopuntia* sp.), aunque el mayor número de individuos se encontró en espacios abiertos (Figura 15).

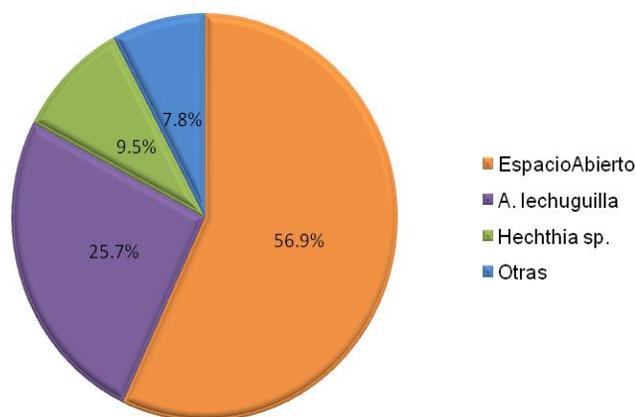


Figura 15 Porcentaje de especies y espacios abiertos a las cuales se asocia *A. capricorne* en las sierras La Madera y San Vicente. *O. bradtiana*, *C. macromeris*, *Ephithelanta* sp, *L. tridentata*, *E. merkeri*, *Corynopuntia* sp. están categorizadas en “Otras”

Se encontró una diferencia significativa ($\chi^2 = 574.526$, $P < 0.0001$) entre la proporción de individuos observados y los esperados bajo el dosel de aquellas especies que se consideraron como nodrizas potenciales, es decir que *A. capricorne* se asocia preferentemente con ciertas especies que pueden funcionar como facilitadoras. Bajo *A. lechuguilla* el número de individuos observados ($n = 46$) fue mayor que el de esperados ($n = 19$). Esta tendencia también se observó en otras especies como *C. macromeris*, *Ephitelantha* sp. *E. merkeri*, *Hechthia* sp. y *Corynopuntia* sp. (Figura 16, Tabla 9). La diferencia para *A. lechuguilla* fue sobresaliente pues ésta fue considerablemente mayor que en las otras especies. Aunque se vio una diferencia notable entre los observados y los esperados para *Hechthia* sp., esta diferencia no es significativa (Tabla 9).

Cabe mencionar que se esperaba un mayor número de individuos asociados a *L. tridentata* que los que fueron observados (Figura 16).

Tabla 9 Especies nodriza potenciales (se encuentran a menos de 20 cm de *A. capricorne*) o espacios abiertos a los que se asocia espacialmente *A. capricorne*. Se muestra el resultado de la prueba de residuales ajustados, valores mayores a 2 son significativos.

Especie	Cobertura (proporción)	Observados	Esperados	Residuales ajustados
<i>O. bradtiana</i>	0.068	3	12.41	-2.67
<i>A. capricorne</i>	0.000	2	0.07	7.46
<i>C. macromeris</i>	0.000	1	0.01	9.67
<i>Epithelantha</i> sp.	0.001	1	0.14	2.35
<i>A. lechuguilla</i>	0.106	46	19.32	6.07
<i>L. tridentata</i>	0.075	1	13.54	-3.40
Leguminoseae	0.013	1	2.34	-0.87
<i>E. merkeri</i>	0.007	5	1.29	3.25
<i>Hechthia</i> sp.	0.062	17	11.14	1.75
<i>Corynopuntia</i> sp.	0.000	1	0.02	6.25
<i>Espacio</i> <i>Abierto</i>	0.603	102	109.16	-0.68

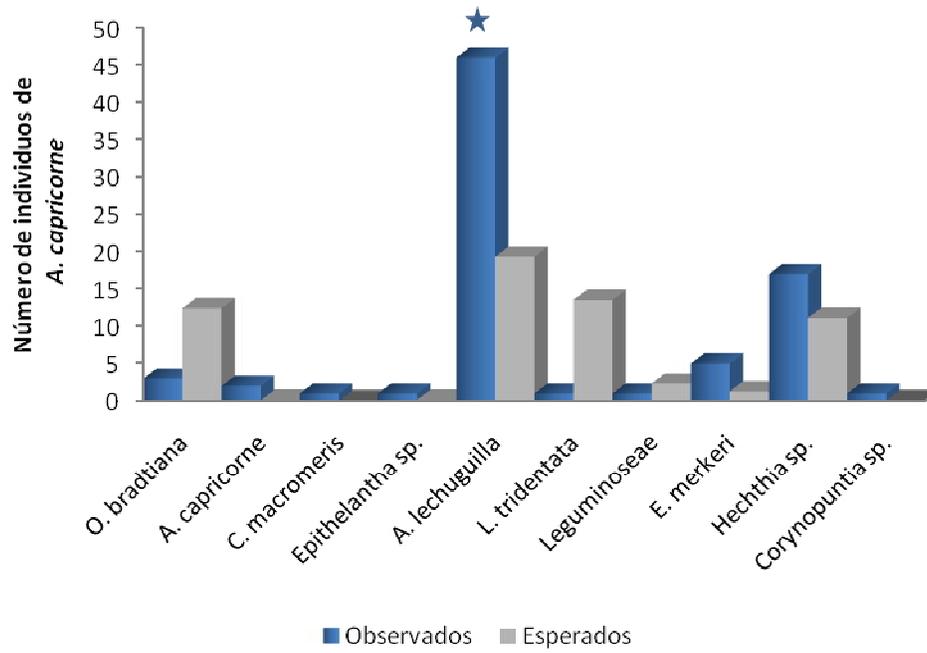


Figura 16 Número de individuos observados y esperados de *A. capricorne* bajo el dosel de sus nodrizas potenciales.

DISCUSIÓN

Demografía

El ciclo de *A. capricorne* muestra altas tasas de permanencia en las categorías de tamaño, lo que coincide con estudios previos en cactáceas (Contreras y Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Rae y Ebert 2002; Mandujano *et al.* 2007). También se observa que los individuos son reproductivos desde que son muy pequeños (a partir de los 2 cm). El tamaño a la primera reproducción varía entre especies y formas de vida en las cactáceas. *A. myrostigma*, por ejemplo presenta un tamaño promedio al cual inicia su reproducción de 12.5 cm de altura (Reza 2008), mientras que el periodo reproductivo de *Mammillaria pectinifera* inicia con individuos de 12 cm de diámetro, y en el caso de las columnares como *Carnegiea gigantea* (Godínez-Álvarez *et al.* 2003) o *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguín *et al.* 2002) la altura a la que los individuos empiezan a reproducirse suele ser mayor a los 2 m.

El ciclo de vida de *A. capricorne* nos sugiere que hay dos cuellos de botella para su población. El primero se debe a que pocos individuos pasan de semilla a plántula y las plántulas presentan alta mortalidad, lo que nos da idea de un reclutamiento bajo. Por su parte, el segundo filtro corresponde al bajo crecimiento de individuos de la categoría cinco a la última categoría (C6), en la cual también existe una alta mortalidad. El bajo reclutamiento y la reducida probabilidad de alcanzar la categoría de mayor tamaño limitan el crecimiento de estas poblaciones.

La tasa finita de crecimiento poblacional que muestra la población de *A. capricorne* en un escenario simulado en el que hay reclutamiento exhibe un incremento de más del 60%, ya que presenta un valor de λ de 1.63 (± 0.435). Sin embargo, bajo el escenario sin reclutamiento de plántulas que se observó en condiciones naturales, la población presenta una λ de 0.80 (± 0.13) y por tanto la población está decreciendo a un ritmo considerable. En cuanto al valor

potencial de λ calculado con los datos estimados de laboratorio, está es una tasa de crecimiento poblacional con un valor muy elevado para una población de cactáceas, pues de los estudios existentes la mayoría presenta valores cercanos a la unidad o por debajo de ella (Contreras y Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Rosas y Mandujano 2002), similares a lo que se observa en el escenario sin reclutamiento.

Las simulación de los efectos en λ al aumentar el reclutamiento (a_{21}) muestran una diferencia amplia cuando no existe reclutamiento ($\lambda = 1$) y cuando todas las semillas son reclutadas ($\lambda = 3.4$), lo que nos indica que este proceso tiene un alto peso en la tasa finita de crecimiento poblacional de la especie.

En las simulaciones para la entrada a_{11} , cuando se mantiene la entrada $a_{21} = 0.049$, observamos que λ toma signos positivos. Al aumentar el banco de semillas λ también se incrementa, aunque la diferencia cuando existe o no banco no es grande.

Al modificar la entrada a_{21} (0.0001), suponemos que el reclutamiento es sumamente bajo, casi nulo, como lo muestran varias especies de cactáceas y entonces observamos que λ toma valores menores a la unidad, lo que implica un fuerte decrecimiento de la población sin importar si el banco de semillas aumenta o disminuye. Por lo que cabe suponer que al aumentar la incorporación de individuos la población tiene mayor posibilidad de crecer.

Estos resultados confirman la importancia del reclutamiento en el mantenimiento de la población y demuestra que de él depende, entre otros factores, que la población sea viable (Contreras y Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Rae y Ebert 2002).

Contrastantemente al tener un 5% de reclutamiento la población tiene una alta tasa de crecimiento si es comparada a la que se obtiene con un reclutamiento aún más bajo (0.0001) que causa que la población por el contrario decrezca. Esparza-Olguín *et al.* (2002) encontraron

que las modificaciones en las fecundidades y en el establecimiento pueden llevar a una λ por encima de la unidad cuando la población está por debajo de ella.

Los artículos publicados de demografía de cactáceas coinciden en que el reclutamiento es difícilmente observado en campo, por lo cual se hacen experimentos o se simula esta entrada de la matriz. En solo dos de los de los ocho trabajos revisados se observó reclutamiento en condiciones naturales (Tabla 10).

Tabla 10 Reclutamiento en diferentes especies de cactáceas

Especie	Reclutamiento en condiciones naturales	Entrada a_{21} en la matriz de elasticidad	Referencia
<i>Ariocarpus scaphirostris</i>	16 individuos/1 año	$a_{21}=0.033$	Mandujano <i>et al.</i> 2007
<i>Astrophytum ornatum</i>	no observado	$a_{21}=0.273$	Zepeda 2010
<i>Harrisia fragrans</i>	9 reclutamientos/5 años, 3reclutamientos/5 años	$a_{21}=0.13$ $a_{21}=0.23$	Rae y Ebert 2002
<i>Mammillaria crucígera</i>	no observado	$a_{21}=0.001$	Contreras y Valverde 2002
<i>Mammillaria magnimamma</i>	no observado	sitio perturbado $a_{21}= 0.0015$ y $a_{21}=0.134$ en sitio no perturbado	Valverde <i>et al.</i> 2004
<i>Mammillaria pectinifera</i>		$a_{21}=0.051$	Valverde y Zavala-Hurtado 2006
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	no observado	$a_{21}=0.21,$	Esparza-Olguín <i>et al.</i> 2002
<i>Turbinicarpus horripilus</i>	no observado		Matías-Palafox y Jiménez-Sierra 2006

Conocer la tasa de crecimiento real de una población en especies de lento crecimiento y ciclo de vida largo como son las cactáceas mediante el uso de matrices anuales, es complicado, Sin embargo este tipo de matrices nos permite tener una aproximación cuantitativa del funcionamiento de la población en un momento determinado.

Estructura de población y valor reproductivo

En la estructura observada la mayor proporción de individuos se encuentra en los tamaños intermedios (5-15 cm), esto nos sugiere que actualmente la población no presenta expansión o crecimiento, mientras que cuando la estructura es dominada por individuos de talla pequeña nos da la idea de un reclutamiento continuo (Hernández-Oria *et al.* 2003). En el caso de *A. capricorne* el reclutamiento no se observó y la estructura poblacional sugiere que este no ha ocurrido en varios años.

Cuando consideramos reclutamiento, la población presenta una λ positiva y en su estructura estable esperada el mayor número de individuos se encuentra en las primeras categorías (C1 y C2, 2-5 cm) mientras que bajo el escenario de reclutamiento casi nulo, λ es negativa y el mayor número de individuos se encuentra representado por las categorías de tamaño mayores (C4 y C5, 10- 20 cm). Este comportamiento ha sido reportado para *Mammillaria magnimamma* entre otras cactáceas, (Valverde *et al.* 2004) cuyas poblaciones bajo disturbio presentan un reclutamiento menor, una λ negativa y su estructura al equilibrio calculada es mayormente representada por las plántulas y la penúltima categoría de adultos.

El bajo reclutamiento es común entre las cactáceas y es reflejado en su estructura poblacional, pues comúnmente hay una mayor proporción de organismos de tamaño intermedio que de plántulas (Hernández-Oria *et al.* 2003). La estructura de la población observada en 2008

sugiere un reclutamiento bajo, pues el mayor número de individuos se encuentran en las categorías de tamaño mediano entre 5 y 15 cm (C3,C4), que identificamos como organismos juveniles, lo que se debe a la incorporación de individuos nuevos a estas categorías, como observamos en el diagrama de ciclo de vida, donde las probabilidades más altas de transición crecimiento son de C2 a C3, y de C3 a C4. La probabilidad de la permanencia por periodos prolongados es también alta. En las categorías con un número bajo de individuos podemos suponer baja permanencia y alta mortalidad.

Las diferencias en la estructura de diferentes poblaciones están dadas por factores intrínsecos y extrínsecos. La producción de semillas, la tasa de germinación, la formación de bancos de semillas, y el crecimiento clonal son los factores intrínsecos que contribuyen a la modelación de una estructura poblacional, aunados a la variación espacial y temporal (Valverde *et al.* 2004). Las variadas combinaciones de estos elementos y la presión que ejerza cada uno, nos deja observar, a través de una estructura poblacional determinada los procesos por los cuales la estructura poblacional ha pasado, en respuesta a las presiones selectivas que ha enfrentado (Jordan y Nobel 1982; Mandujano *et al.* 2001; Martínez-Ávalos 2007). Los factores que las afectan son diferentes para cada población (Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

Entre las cactáceas es un patrón común que el valor reproductivo aumente conforme aumenta la talla de los individuos (Contreras y Valverde 2002; Navarro y Flores-Martínez 2002; Martínez-Ávalos 2007) y *A. capricorne* se comporta de manera similar pues la mayor contribución en este sentido corresponde a la categoría cinco (15-20 cm). Éste patrón sin embargo, no se observa de manera continua entre las categorías más grandes, pues el valor reproductivo disminuye ca. 50 % en la categoría seis (>20 cm). Este decremento se debe a que los organismos que conforman la categoría seis son adultos que tienen un proceso de senescencia. En este proceso de senescencia, la eficiencia con que los individuos llevan acabo sus funciones, tales como el crecimiento y la reproducción disminuyen (Silvertown y Lovett

1993). Este comportamiento se ha reportado también en *Mammillaria huitzilopochtli* y en *Neubuxbauimia macrocephala* (Esparza-Olguín 2002; Flores *et al.* 2010) donde los valores reproductivos disminuyen en la última categoría.

La reproducción utiliza recursos que se acumulan en periodos anteriores de crecimiento y por esto es que los individuos más grandes producen mayor número de semillas que los pequeños, por lo que es común que el valor reproductivo aumente con la talla.

Para las cactáceas y otras familias de plantas es frecuente que la mortalidad decrezca mientras aumenta la talla (Contreras y Valverde 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Martínez-Ávalos 2007). Para *A. capricorne* esto se observa en el cambio de la categoría uno a la dos donde la mortalidad disminuye drásticamente, sin embargo en las categorías intermedias existen pequeños aumentos en la mortalidad hasta llegar a la última categoría, donde el incremento en la mortalidad es muy alto. Este aumento en la mortalidad en la última etapa ha sido reportado para otras cactáceas. Martínez-Ávalos (2007) encontró que *A. asterias* también presenta alta mortalidad en la última categoría y sugiere que este comportamiento puede ser explicado como un proceso natural en el cual la mortalidad es resultado de senescencia de los individuos y daños causados por el ataque de un hongo (*Phytophthora infestans*), un roedor (*Spermophilus mexicanus*) y un coleóptero de la familia: Cerambycidae. También se observa en *Mammillaria huitzilopochtli* porque los individuos grandes se caen de las paredes en donde están establecidos, dado que las cárcavas son reducidas y no hay formación de suelo (Flores *et al.* 2010), y la herbivoría es una importante causa de muerte entre los individuos adultos de *Mammillaria pectinifera*, además de la colecta ilegal (Valverde y Zavala-Hurtado 2006).

La alta mortalidad en determinadas etapas del ciclo de vida se puede incrementar por el efecto de diversos factores antropogénicos y ecológicos. Ejemplo de ellos son la colecta ilegal, la presencia de ganado y asentamientos humanos en el área donde se encuentra la población.

Importancia relativa de las tasas vitales

Las elasticidades son una medida de cambios relativos en λ , en respuesta a pequeños cambios en las tasas vitales, también vistas como la contribución proporcional de cada elemento a la adecuación. La suma de las elasticidades es uno, lo que nos permite conocer la contribución relativa de cada elemento de la matriz de transiciones a la tasa finita de crecimiento poblacional (Caswell 2001).

La población de *A. capricorne* muestra un comportamiento contrastante en los dos escenarios planteados. En el primero donde existe reclutamiento se comporta de una forma muy distinta a otras globosas, sin embargo éste comportamiento lo comparte con otras especies de su género. En el escenario en que no existe reclutamiento o éste es casi nulo, su comportamiento es similar al de la mayoría de las cactáceas. Bajo el primer escenario la categoría dos (2-5 cm) es la que presenta el valor más alto de elasticidad, este comportamiento difiere del que muestran otras cactáceas, donde la fuerza de mayor presión de selección se ejerce sobre las últimas categorías de tamaño, como se observa en el segundo escenario (Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

Aunque las estrategias de historia de vida entre las cactáceas varían, la asignación diferencial de recursos entre los tres procesos representados en el triángulo demográfico (crecimiento, supervivencia (permanencia) y fecundidad) las hace coincidir en que la supervivencia es el proceso que tiene un efecto mayor sobre λ (Rosas y Mandujano 2002). Al contrario de este patrón general, *Astrophytum capricorne* presenta el mayor valor de elasticidad en crecimiento en el escenario de presencia de reclutamiento, lo que implica que esta especie maximiza el proceso de crecimiento asignándole una mayor cantidad de recurso. Este es un comportamiento que comparte con otras especies de su género. Por otro lado, cuando el reclutamiento es casi nulo el proceso que maximiza es la permanencia de los individuos ya

establecidos que se encuentran en la categoría de tamaño C4 y C5 (10-20 cm), con lo que la población analizada en este trabajo resulta tener un comportamiento semejante al resto de la familia.

Se sabe que las cactáceas globosas presentan patrones aún más diversos comparados con otras formas de vida (Barrera y Mandujano 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2003) que se reflejan en sus posiciones en el espacio del triángulo demográfico. Cuando se compara a *A. capricorne* con otras especies de cactáceas observamos que su posición dentro del triángulo difiere de otras globosas y aún más de las columnares bajo un escenario sin reclutamiento.

Dentro del espacio triangular observamos un desplazamiento en el eje de la fecundidad, una fecundidad mayor para globosas que para columnares y todavía mayor para el género *Astrophytum*, aunque este proceso no deja de presentar valores bajos comunes a esta familia. Aumenta también la asignación de recursos al crecimiento, mientras disminuyen los valores de elasticidad para la supervivencia (Figura 17). El género *Astrophytum* utiliza estrategias distintas maximizando el proceso de crecimiento respecto a la supervivencia y fecundidad. Lo que nos deja ver que existen una alta diversidad de estrategias en la historia de vida de las cactáceas.

El comportamiento de una población cambia a través de los años por efectos de factores climáticos o grado de perturbación bajo los que se encuentre, estos son factores que modelan la estructura y la dinámica de una población (Rae y Ebert 2002; Valverde *et al.* 2004; Flores-Martínez 2005). Los procesos dentro de la población varían su importancia en función del año y lugar en que se encuentre. *M. magnimamma* es un ejemplo de lo anterior, sus matrices de elasticidad muestran dos patrones, en el primero λ está por debajo de la unidad y los valores más altos de elasticidad son para la permanencia de adultos, con valores bajos en fecundidad y crecimiento y el segundo presenta una λ por encima de la unidad donde los valores más altos de elasticidad corresponden a la supervivencia de las plántulas, así como valores altos en

fecundidad y crecimiento. Ésta λ positiva está dada por un lado, por el incremento de la supervivencia de las plántulas y un mayor aporte en la fecundidad, y por otro lado la población se encuentra en una zona conservada (Valverde *et al.* 2004). Para *M. huitzilopochtli* la asignación de recursos entre los tres principales procesos demográficos depende más del sitio en que la población se encuentre. Para la población en zona de disturbio los recursos son destinados a la permanencia de los individuos ya establecidos y en la población en zona conservada tiene gran importancia la cantidad de recursos destinados a la reproducción y al crecimiento, no solo a la permanencia (Flores-Martínez y Manzanero 2005). Los escenarios de estas globosas son similares a los que presenta *A. capricorne* lo que nos da una idea de lo que puede estar pasando en esta población.

Observamos dos escenarios donde las presiones de selección se ejercen de formas diferentes sobre distintas etapas del ciclo de vida de *A. capricorne*. En el triángulo demográfico observamos que el crecimiento es el proceso con mayor valor de elasticidad, junto con una fecundidad relativamente alta cuando consideramos reclutamiento. Cuando el reclutamiento es nulo, la posición de la población en el triángulo demográfico muestra un aumento en el eje de la permanencia, una disminución en el eje del crecimiento y una fecundidad muy baja. Esto sitúa a la población muy cerca de la posición de las cactáceas columnares (Figura 16).

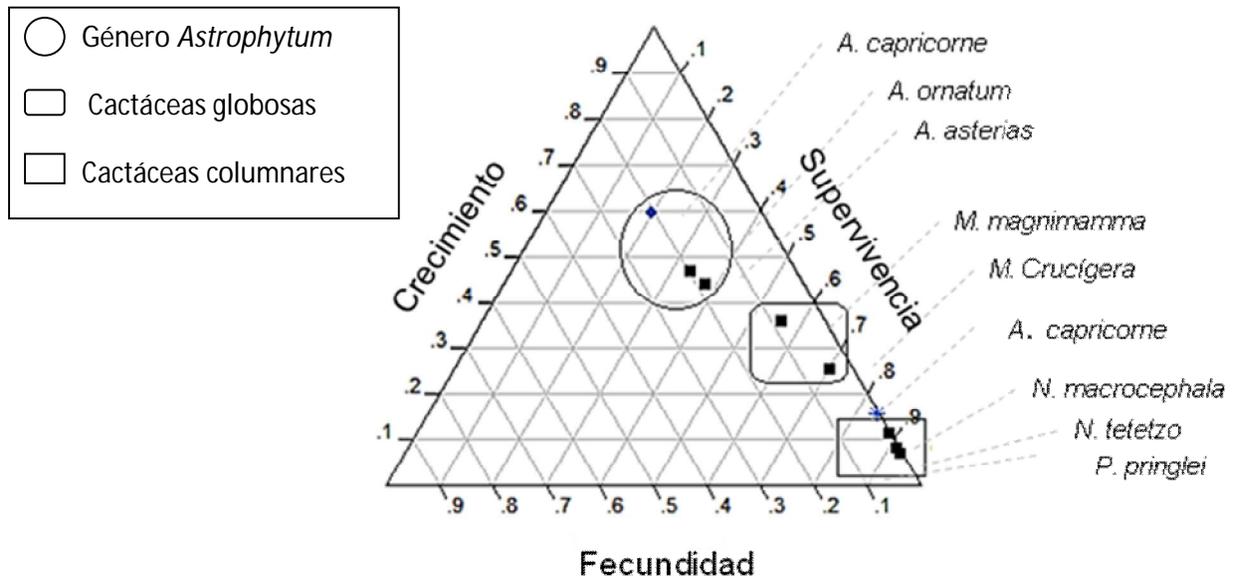


Figura 17. Triángulo demográfico, posición de *A. capricorne* con respecto a otras cactáceas (Rosas y Mandujano 2002; Martínez-Ávalos 2007; Zepeda 2010).

Cuando el reclutamiento es favorecido por factores ambientales entonces es más importante que las plántulas crezcan y se conviertan en organismos reproductivos para mantener la población.

En zonas con disturbio la fecundidad y el reclutamiento es menos probable (Flores-Martínez y Manzanero 2005). En este escenario los mayores valores de elasticidad se encuentran en las categorías mayores, éstas son las que presentan mayor valor reproductivo (Rae y Ebert 2002). Dado que el reclutamiento es un evento discontinuo y los individuos más grandes tienen el valor reproductivo más alto, su mortalidad indica una fuerte reducción en el reclutamiento, seguido por un decline de la población. En este escenario la permanencia hace una mayor contribución a λ ante un reclutamiento discontinuo dado por un ambiente variable y la baja frecuencia de años buenos (lluviosos), en ambientes áridos es importante mantener a los individuos reproductivos para mantener la población. En este contexto Esparza-Olguín *et al.* 2002 encontraron que el aumentar la mortalidad de los adultos tiene un efecto fuerte en λ haciendo que esta disminuya.

En el sentido de conservación, el escenario con reclutamiento nulo dadas nuestras observaciones en campo es más probable, en este contexto las acciones de conservación deben ser enfocadas en mantener a los individuos reproductivos pues es en ésta etapa en la que existe una mayor presión de selección ya que la tasa finita de crecimiento poblacional es más sensible a disturbios en ésta. Si consideramos reclutamiento, se sugiere enfocar los esfuerzos de conservación en las categorías de tamaño pequeño, sin dejar a un lado a las categorías de tamaño mayor, pues son las que contribuyen en mayor grado a la fecundidad, aumentando así el número de individuos en las primeras categorías.

Una estrategia combinada sería la mejor opción ya que la dinámica que sigue la población varía lo largo del tiempo, por lo que en especies de vida larga un intervalo de tiempo mayor en su estudio sería conveniente.

Composición florística de la comunidad

El matorral submontano junto con el matorral desértico rosetófilo son las comunidades que presentan mayor diversidad de especies dentro del Valle de Cuatro Ciénegas (SEMARNAT 1999; Vela 2000). El tipo de vegetación de matorral rosetófilo es el más extendido en esta región y sus especies representativas son *Agave lechuguilla*, *Hechtia glomerata*, *Jatropha dioica*, y *Fouqueria splendens* (Vela 2000). Se han reportado 36 especies, 25 géneros y 13 familias vegetales en las bajadas de las sierras del área de Cuatro Ciénegas que incluyen a la Sierra La Madera, donde la familia con mayor número de especies la ocupan las cactáceas con más del 50% de éstas (Rosas-Barrera y Mandujano datos no publicados).

La comunidad en que se encuentra inmerso *A. capricorne* es un matorral rosetófilo, pues dominan las especies *A. lechuguilla* y *Hechtia* sp. La descripción florística hecha, concuerda con el estudio de Rosas-Barrera y Mandujano (datos no publicados) donde *A. lechuguilla* es

una de las especies con mayor importancia para la comunidad, así como también lo es *Larrea tridentata*.

El alto número de especies de cactáceas que habitan este tipo de comunidad como fue observado en el área de estudio (Tabla 8) hace que estas zonas sean importantes para la conservación, pues en éstas se encuentra una alta diversidad de especies en riesgo, algunas de ellas en peligro de extinción (Vela 2000; Rosas-Barrera y Mandujano datos no publicados), además de enfrentar factores antropogénicos y ambientales que afectan negativamente sus poblaciones aumentando su vulnerabilidad.

Asociación nodriza-protégido

El nodricismo es un proceso que es considerado como un determinante de un patrón de distribución no azaroso (Cody 1993) ya que provee condiciones micro ambientales para el desarrollo de las primeras etapas de diversas especies. Encontramos que casi 50% de los individuos se encuentran estrechamente ligados a una nodriza, y que éstos se asocian selectivamente a ciertas especies, presentando la asociación más fuerte con *A. lechuguilla*. Esta especie es la más abundante y tiene el valor de importancia más alto dentro de la comunidad, haciéndola una buena opción de nodriza, ya que igual que para otras cactáceas globosas se ha encontrado que las plantas a las que se asocian con mayor frecuencia son las más abundantes y con valores de importancia altos (Hernández-Oria *et al.* 2003; Zuñiga *et al.* 2005). Esto coincide también para las demás nodrizas registradas, las cuales se encuentran entre las especies con mayor valor de importancia.

Aunque *A. capricorne* se encuentre asociada con diversas especies, presenta una relación particular con *A. lechuguilla*. Esta planta no es una nodriza común entre las cactáceas, pues entre las más frecuentes que han sido reportadas encontramos diversas especies arbustivas como *Prosopis* sp., *Acacia* sp., entre otras (Franco y Nobel 1989; Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

A. lechuguilla se ha relacionado como nodriza con algunas cactáceas globosas, sin embargo no es la más importante (García-Naranjo y Mandujano 2010).

L. tridentata mostró menos individuos de los que se esperarían según su cobertura, esta especie ha sido reportada como una buena nodriza para otras cactáceas tales como *L. diffusa*, *L. williamsii*, *Opuntia leptocaulis*, *Opuntia* sp. y *Peniocereus striatus*, además de tener un valor de importancia alto para la comunidad (Cody 1993, Franco y Nobel 1989, Rodríguez y Ezcurra 2000, Zuñiga *et al.* 2005; García-Naranjo y Mandujano 2010). La sombra parcial que proporciona esta especie puede ser mayor a medio metro, pues la cobertura de su dosel es mayor a esta medida, por lo que teniendo como restricción 20 cm de distancia se pudo eliminar esta especie como nodriza ya que se tomaron como nodrizas potenciales a las que estuvieran a una distancia menor de 20 cm, las especies fuera de este rango se descartaron y los individuos de *A. capricorne* a más de esta distancia se tomaron dentro del espacio abierto. En consecuencia pudo haberse descartado individuos asociados a alguna especie.

Si tomamos la distancia de los individuos de *A. capricorne* hacia sus nodrizas no podemos saber en qué parte bajo el dosel está situado el individuo, esto es importante pues se ha encontrado que una nodriza proporciona las condiciones adecuadas cerca de su base y entre mas se alejen de ella, el número de individuos bajo su dosel es menor (Franco y Nobel 1989; Mandujano *et al.* 2002), por lo que la medida de 20 cm asegura que los individuos de *A. capricorne* se encuentren bajo el dosel de las otras especies. También es por esto que observamos particularidad con algunas nodrizas, pues solo algunas proporcionan sombras cortas, es el caso de *A. lechuguilla*.

Aunque el nodricismo biótico se considera como un proceso muy importante para el establecimiento y crecimiento de diversas especies en ambientes desérticos, también se ha observado que algunas especies como *Ariocarpus fissuratus*, *Epithelantha bokei*, *Turbinicarpus*

pseudopectinatus y diversas especies de *Mammillaria* se establecen en ausencia de plantas nodriza y las encontramos creciendo en espacios abiertos (Godínez-Álvarez *et al.* 2003 y Golubov *et al.* 2010). Peters *et al.* (2008) encontraron que para varias especies de *Mammillaria* es más frecuente su asociación con una nodriza abiótica (rocas) ya que estas les proporcionan un microambiente apropiado. Esto concuerda con lo dicho por Martínez-Berdeja y Valverde (2008) que proponen que la humedad es el parámetro que afecta en mayor forma el crecimiento bajo una nodriza, la cual puede ser facilitada también por rocas.

Por otro lado existen cactáceas más resistentes a las condiciones extremas y fluctuantes que presentan las zonas áridas. Estas cactáceas tienen diferentes vías para responder ante la variación ambiental. Por lo que algunas especies utilizan ambos tipos de nodriza (biótica y abiótica) o presentan una asociación no obligada (Martínez-Berdeja y Valverde 2008; Peters *et al.* 2008; Golubov *et al.* 2010). Es posible que *A. capricorne* sea una especie resistente y que entre sus estrategias se encuentre el utilizar ambos tipos de nodriza.

Conclusiones

- Encontramos que la estructura de tamaños es dominada por las categorías de tamaño intermedio, que denotan bajo reclutamiento.
- El valor reproductivo cuando el reclutamiento es ausente disminuye después del pico reproductivo que se encuentra en la categoría dos (2-5 cm) y en el caso de presencia de reclutamiento aumenta cuando aumenta la talla, teniendo su pico reproductivo en la categoría cinco (15-20 cm).
- La población de *Astrophytum capricorne* presenta alta mortalidad en las primeras etapas de su ciclo de vida (0-2 cm), la que disminuye para la categoría dos (2-5 cm), y vuelve a aumentar en la categoría seis (> 20 cm), esto producto de senescencia, aunado a factores externos antropogénicos como ecológicos.
- El reclutamiento es importante en el mantenimiento de la población (Contreras y Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002), de este depende que la población este en expansión o decreciendo. Bajo estos posibles escenarios, uno donde exista cierto reclutamiento (0.049) y otro en el que el reclutamiento sea improbable (0.0001) como fue observado en campo, la población presenta un valor de λ de 1.63 en el primer caso y decrece 20% si el reclutamiento es ca. nulo. ($\lambda=0.80$)
- En estos escenarios las presiones de selección se ejercen de formas diferentes sobre distintas etapas del ciclo de vida, por lo que los procesos contribuyen de forma diferente a λ . En el escenario observado sin reclutamiento, la elasticidad más alta la presenta la segunda categoría (2-5 cm) y la más baja la última categoría (20-40 cm), el crecimiento es el proceso demográfico con mayor elasticidad. De forma contraria cuando existe

reclutamiento, las elasticidades más altas las presentan la permanencia y la categoría C5 (15-20 cm).

- En el triángulo demográfico se observa que cuando el reclutamiento está ausente *A. capricorne* se comporta como planta perenne de vida larga tipo árboles similar a la mayoría de las cactáceas. Y cuando simulamos reclutamiento la población presenta un comportamiento de herbácea distinta a otras globosas que coincide con otras especies de su género.
- Su ocupación en el triángulo demográfico con respecto a otras especies nos confirma la diversidad de estrategias de historia de vida presentes entre cactáceas, especialmente entre las globosas. Donde al aumentar los valores de elasticidades en crecimiento, aumentan los de fecundidad y se ven disminuidos los de supervivencia.
- El escenario con reclutamiento nulo es más probable, en consecuencia, las acciones de conservación deben ser enfocadas en mantener a los individuos reproductivos. Sin embargo, si se considera reclutamiento, la tasa finita de crecimiento poblacional es más sensible a disturbios en las primeras etapas.
- *Astrophytum capricorne* forma parte de una comunidad vegetal altamente diversa, donde habitan diferentes especies de cactáceas que por su valor hacen que estos sean sitios importantes para la conservación.
- La especie de estudio se encuentra asociada a *Coryphantha macromeris*, *Ephitelantha* sp., *Echinocereus merkeri*, *Hechthia* sp. y *Corynopuntia* sp., y *Agave lechuguilla*, siendo esta última con la que presenta una asociación más fuerte. Aunque la mayoría de los individuos de *A. capricorne* fueron considerados en espacios abiertos.

Literatura citada

- Álvarez, R., Godínez-Álvarez, H., Guzmán, U., Dávila, P. 2004. *Aspectos ecológicos de dos cactáceas amenazadas: implicaciones para su conservación*. Boletín de la Sociedad Botánica de México 75: 7-16
- Anderson, E. 2001. *The cactus family*. Timber Press. Portland, Oregon
- Arias, S., Guzmán, U., Mandujano, M., Soto-Galván, M. y Golubov, J. 2005. *Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. I. Una comparación entre los listados Nom-059ECOL-2001(México), La Lista Roja (UICN) y CITES*. Cactáceas y suculentas mexicanas 50(4):100-125.
- Armas, C. y Pugnaire, F. 2005. *Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community*. Journal of Ecology, 93: 978-989.
- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.
- Baes, P. y Godínez, H. 2006. *Global Diversity and conservation priorities in the Cactaceae*. Biodiversity and conservation 15:817-827
- Barrera, M. y Mandujano, M. 2002. *La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico*. Cactáceas y suculentas Mexicanas XLVII (2):33-41
- Begon, M., Mortimer, M y Thompson, D. 1996. *Population Ecology, A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell
- Benton, T. y Grant, A. 1999. *Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology*. TREE, 14 (12): 467-471
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Instituto de Biología. UNAM, México. vol I,II

- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Instituto de biología UNAM, vol I
- Bravo-Hollis., Scheinvar, L. y Reyna, T. 1978a. *Tópicos fitogeográficos (provincias, matorral xerófilo y cactáceas): Géneros endémicos de cactáceas*. Atlas Nacional de México, IV8.3-Naturaleza. Instituto de Geografía, UNAM. Escala 1: 8000000
- Bravo-Hollis, Scheinvar, L. y Reyna, T. 1978b. *Tópicos fitogeográficos (provincias, matorral xerófilo y cactáceas): Familia Cactaceae, Lyndley (Cactáceas)*. Atlas Nacional de México, IV8.3-Naturaleza. Instituto de Geografía, UNAM. Escala 1: 8000000
- Britton, N.L. y Rose, J. N. 1937. *The Cactaceae, descriptions and illustrations of plants of the cactus family*. Dover publications, New York. Vol III
- Bye, R. y Linares, E. 1999. *Plantas medicinales del México prehispánico*. Arqueología Mexicana 7(39):4-14
- Carrillo-Angeles, I., Golubov, J., Rojas-Aréchiga, M. y Mandujano, M. 2005. *Distribución y estatus de conservación de Ferocactus robustus (Pfeiff.) Britton & Rose*. Cactáceas y succulentas mexicanas 50(2):36-56
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland. M. A. 722 p.
- Chávez, R., Hernández, J. y Sánchez, E. 2007. *Documentación de Factores de amenaza para la flora cactológica del semidesierto Queretano*. Bol. Nakari 18(3): 89-95
- Cody, M. 1993. *Do Cholla Cacti (Opuntia sp. Subgenus Cylindropuntia) use or need nurse plants in the Mojave Desert?*. Journal of Arid Environments 24: 139-154

- Contreras, C. y Valverde, T. 2002. *Evaluation of the conservation status of a rare cactus (Mammillaria crucigera) through the analysis of its population dynamics*. Journal of Arid Environments 51: 89–102
- Cox, G. W. 1980. *Laboratory manual of general ecology*. 2a ed. William C Brown Company Publishers.
- Drezner, T.D. 2006. *Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (Carnegiea gigantea) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture*. Journal of Arid Environments 65: 46-61
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Vilchis-Anaya, E. 2002. *Demographic analysis of a rare columnar cactus (Neobuxbaumia macrocephala) in the Tehuacan Valley, México*. Biological Conservation 103:349-359
- Everitt B. S. 1977. *The analysis of contingency tables*. Chapman and Hall, Londres.
- Flores, A., Manzanero, G., Golubov J., Montaña, C. y Mandujano, M. 2010. *Demography of an endangered endemic rupicolous cactus*. Plant Ecology 210(1):53-66
- Flores-Martínez, Ezcurra, E. y Sánchez-Colón, S. 1994. *Effect of Neobuxbaumia tetetzo on growth and fecundity of its nurse plant Mimosa luisana*. Journal of Ecology, 82: 325-330
- Flores-Martínez, A., Manzanero, G., Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M. y Golubov, J. 2008. *Seed Age Germination Responses and Seedling Survival of an Endangered Cactus That Inhabits Cliffs*. Natural Areas Journal 28(1): 51- 57
- Flores-Martínez, A. y Manzanero, G. 2005. *Método de evaluación de riesgo de extinción de Mammillaria huitzilopochtli* D.R. Hunt.Cactáceas y Suculentas Mexicanas 50:15–26.
- Franco, A. C. y Nobel, P.S. 1989. *Effect of Nurse Plants on the Microhabitat and Growth of Cacti*. Journal of Ecology 77(3):870-886
- Franco, M. 1990. *Ecología de poblaciones*. Ciencias, 4:4.-9

- García-Naranjo, A. y Mandujano, 2010. M. *Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (Lophophora williamsii) en Cuatrociénegas, México*. *Cactáceas y suculentas mexicanas* 55(2): 36-55
- García, E. 1998. *Climas (Clasificación de Koppen, modificado por García)*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Escala 1:1 000 000. México.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., y Ortega-Baes, P. 2003 *Demographic trends in Cactaceae*. *The Botanical Review* 69(2): 173-203
- Golubov, J., Martínez-Valenzuela, P., Durán, E. y Martínez, Y. 2010. *Distribución espacial y nodricismo en Mammillaria carnea en el municipio de Valerio Trujano, Cuicatlán, Oaxaca*. *Cactáceas y suculentas mexicanas*, 55(2): 56-64.
- Gotelli, N. 1998. *A primer of ecology*. Sinauer Associates, Inc. 2da edición. USA
- Guzmán, U., Arias, S. y Dávila, P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. UNAM, CONABIO, México
- Harper, J. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press
- Hartley, S., Kunin, W. 2003. *Scale dependency of rarity, extinction risk, and conservation priority*. *Conservation Biology* 17(6):1559-1570
- Hernández, H. y Bárcenas, R. 1995. *Endangered Cacti in the Chihuahuan Desert: I Distribution Patterns*. *Conservation Biology* 9(5):1176-1188
- Hernández, H. y Godínez, H. 1994. *Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas*. *Acta Botánica Mexicana* 26:33-52.
- Hernández, J., Chávez. R. y Sánchez, E. 2007. *Factores de Riesgo en las Cactaceae*

- Amenazadas de una región semiárida en el sur del desierto Chihuahuense, México.*
Interciencia 32(11):728-73
- Hernández-Oria, J., Chávez, R., Galindo, G., Hernández, M., Lagunas, G., Martínez, R., Mendoza, T., Sánchez, L. y Sánchez, E. 2003. *Evaluación de aspectos ecológicos de Mammillaria mathildae Kraehenbuehl y Krainz en Querétaro.* Cactáceas y suculentas mexicanas, 48(4):101-110
- Hernández-Oria, J., Chávez, M., Ruth, J. y Martínez, E. 2006. *Estado de conservación de Echinocereus schmollii (Weing.) N.P. Taylor en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.* Cactáceas y suculentas Mexicanas 51(3):68-95
- Jordan, P. y Nobel, P. 1982. *Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling, and growth.* Bot. Gaz., 143(4): 511-517
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia.* Harla. México
- López, B., Bashan, Y., Bacilo, M., y De la Cruz-Agüero, G. 2009. *Rock-colonizing plants: abundance of the endemic cactus Mammillaria fraileana related to rock type in the southern Sonoran Desert.* Plant Ecology 201:575–588.
- López-González, Juan José y García-Ponce, G. 2004. *Distribución y evaluación de las poblaciones naturales de género Ariocarpus (Scheidweiler) en Coahuila, México.* Cactáceas y suculentas mexicanas XLIX(3): 69-79
- Lüthy, J.M. 2001. *The cacti of CITES Appendix I.* CITES identification manual. CITES, Federal Veterinary Office Switzerland, Botanical Garden of the University of Berne, IOS, & Sukkulanten-Sammlung Zürich, Bern.
- Mandujano, M., Flores-Martínez, A., Golubov, J. y Ezcurra, E. 2002. Spatial distribution of three

globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist* 47(2) 162-168

Mandujano, M., C. Montaña, I. Méndez & J. Golubov. 1998. *The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in Opuntia rastrera from two habitats in the Chihuahuan Desert. Journal of Ecology* 86: 911-921

Mandujano, M., Montana, C., Franco, M. Golubov, J. y Flores- Martinez, A. 2001. *Integration of Demographic Annual Variability in a Clonal Desert Cactus. Ecology* 82(2): 344-359

Mandujano M. C. y Mandujano F. 2005. Programa Simulacambio. Rutina para simular el efecto en lambda de cambios en cualquiera de las entradas de la matriz de transiciones demográficas **A.** Plataforma Matlab. Disponible a solicitud de usuarios: mcmandujano@gmail.com

Mandujano, M., Verhulst, J., Carrillo-Ángeles, G. y Golubov, J. 2007. *Population dynamics of Ariocarpus scaphirostris bödeker (Cactaceae): evaluating the status of threatened species. Journal of Plant Science* 168(7):1035-1044

Martínez-Avalos, J., Azpiri, H. y Salazar, C. 1993. *Aspectos Ecológicos y Demográficos de Ariocarpus trigonus (Weber) Shumann. Cactáceas y succulentas mexicanas* 38:30-38

Martínez-Avalos, J. 2007. *Dinámica poblacional del "falso peyote" Astrophytum asterias (Zucc) Lem (Cactaceae), una especie amenazada del Noreste de México.* Tesis de Doctorado, Linares, Nuevo León

Martínez-Avalos, J., Golubov, J, Mandujano, M y Jurado, E. 2007. *Causes of individual mortality in the endangered star cactus Astrophytum asterias (Cactaceae): The effect of herbivores and disease in Mexican populations. Journal of Arid Environments* 71:250–258

- Martínez-Ávalos, J., Mandujano, M., Golubov, J., Soto-Miriam y Verhulst, J. 2004. *Análisis del Método de Evaluación de Riesgo (MER) del "Falso peyote" (Astrophytum asterias (Zucc) Lem.) en México*. *Cáctaceas y suculentas mexicanas* 49:118-127
- Martínez-Berdeja, A. y Valverde, T. 2008. *Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect*. *Journal of Arid Environments*, 72: 1766– 1774
- Martorell, C y Peters, E. 2005. *The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124: 199–207
- Matías-Palafox y Jiménez-Sierra. 2006. *Evaluación del riesgo de extinción de las poblaciones de Turbinicarpus horripilus (Lem.) Vác. John y Riha, Cactácea endémica de la Barranca de Metztitlán, México*. *Cactáceas suculentas mexicanas* 51(4):100-110
- Navarro, M. y Flores-Martínez, A. 2002 *Aspectos demográficos de Echinocereus pulchellus var. Pulchellus en el Municipio de Chingahuapan Puebla*. *Cáctaceas y suculentas mexicanas*, 47(2):25-33
- Nobel, P. (ed.). 2002. *Cacti: Biology and uses*. University of California Press. Londres, Inglaterra
- Nobel, P. 1988. *Environmental Biology of Agaves and cacti*. Cambridge University Press, Nueva York
- Ojeda, M., Rodríguez, H. y Gutiérrez, A. 2009. *Micropropagación de Cactáceas*. *RESPYN* 2 :144-147

- Peters, M., Martorell, C. y Ezcurra, E. 2008. *Nurse Rocks are more important than nurse plant in determining the distribution and establishment of globose cacti (Mammillaria) in the Tehuacán Valley, México*. Journal of Arid Environments 72:593-601
- Rae, J. y Ebert, T. 2002. *Demography of endangered fragrant prickly Apple cactus, Harrisia fragrans*. Journal of Plant Science: 163(4):631-640
- Reza, M. 2008. *Aspectos demográficos de una población de Astrophytum myriostigma Lemaire (1839) (Cactaceae) en La Sierra El Samoso, Durango, México*. Tesis de Licenciatura Universidad Juárez del estado de Durango
- Robbins, C. 2003. *Comercio Espinoso: comercio y conservación de cactus en el desierto chihuahuense*. Traffic Norteamérica, Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF).
- Rodríguez, C. y Ezcurra, E. 2000. *Distribución espacial en el hábitat de Mammillaria pectinifera y M. carnea en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México*. Cactáceas y suculentas mexicanas 45(1):4-14
- Rosas-Barrera, M. y Mandujano, M. *La vegetación de las Bajadas en el Bolsón de Cuatrociénegas, Coahuila, México*. Datos no publicados
- Rosas, M. y Mandujano, M. 2002. *La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico*. Cactáceas y suculentas mexicanas XLVII:33-41
- Rzedowski, J. 1978. *La vegetación de México*. LIMUSA. México
- SEMARNAT 2002. *Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001*. Protección ambiental especies nativas de México de flora y fauna silvestre-categorías de riesgo y

especificaciones para su exclusión o cambio- lista de especies en riesgo. Diario Oficial de Federación, marzo de 2002

SEMARNAT 1999. *Programa de Manejo del área de protección de flora y fauna Cuatro Ciénegas*, INE, México.

Schemeske, D., Husband, C., Ruckelshaus, Goodwille, I., Parker, M., Bishop. 1994. *Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants*. Ecological Society of America 75(3):584-606

Schultes, R. y Hofmann, A. 1993. *Plantas de los dioses*. Fondo de Cultura Económica, México

Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. *Comparative Plant Demography- Relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials*. Journal of Ecology 81(3):465-476

Silvertown, J., Franco, M. y Menges, E. 1996. *Interpretation of Elasticity Matrices as an Aid to the Management of Plant Populations for Conservation*. Conservation Biology 10(2):591-597

Silvertown, J. y Lovett, J. 1993. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Science

Suzán-Aspiri, H. y Sosa, V. 2006. *Comparative performance of the giant cardon cactus (Pachycereus pringlei) seedlings under two leguminous nurse plant species*. Journal of Arid environments, 65:351-362

The Global Biodiversity Information Facility: GBIF Data Portal Classification (basado en Catalogue of Life Annual Checklist).<http://www.gbif.org/> [consulta: 23 de mayo 2009].

The International Plant Names Index (2008).<http://www.ipni.org> [consulta: 24 de mayo 2009].

Toledo, M. y Ordóñez, M. 1998. *El panorama de la biodiversidad en México, Una revisión de los hábitats terrestres*. En: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM.

Valverde, P.L. y Zavala- Hurtado, J.A. 2006. *Assessing the ecological status of Mammillaria pectinifera Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacan- Cuicatlán Region in Central México*. *Journal of Arid environments* 64:193-208

Valverde, T., Quija, S., López-Villavicencio y Castillo, S. 2004. *Population dynamics of Mammillaria magnimamma Haworth. (Cactaceae) in the lava- field in central México*. *Plant Ecology* 170:167-184

Vela, M. 2000. *Distribución vegetal en el área de protección de flora y fauna de Cuatrociénegas, Coahuila, México*. Tesis de Maestría. Tecnológico de Monterrey, México

Velasco, A. 1999. *Representación de algunas plantas medicinales en la arqueología*. *Arqueología Mexicana* 7(39):24-30

Vidal, Z. 1990. *Precipitación*. Atlas Nacional de México, IV4.6-Naturaleza Instituto de Geografía, UNAM. Escala 1: 4000000

Villarreal, J. y Encina, J. 2005. *Plantas Vasculares endémicas de Coahuila y Algunas Áreas Adyacentes, México*. *Acta Botánica Mexicana* 70: 1-46

www.cites.org

Zar J H. 1974. *Biostatistical analysis*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall

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

Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM

Zuñiga, B., Malda, G., Suzán, H. 2005. *Interacciones Planta-Nodriza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en el desierto Subtropical de México.* Biotrópica 37(3): 351-356

Agradecimientos

A el Dr. Jaime Zúñiga por el apoyo, el tiempo y el conocimiento, porque de forma inversa a los peces muertos, me evitó el ahogo.

A mis maestros de taller por la paciencia y las críticas en la relación de odio-amor con mi tesis, especialmente a la Mtra. Irene Pisanty.

A mis sinodales por su bella firma y las correcciones.

A los caza capricorne (Juan, Rose, Yup, Leo y Jordan) y a Omar por proporcionarme las semillas (que se comió un ratón).

Gracias Rikikus.