



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

“DINÁMICA POBLACIONAL DE *Ariocarpus fissuratus*
EN POBLACIONES QUE DIFIEREN
EN SU DENSIDAD”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

MARÍA ROSA MANCILLA RAMIREZ

TUTOR PRINCIPAL:

DRA. MA. DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM.

COMITÉ TUTOR:

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO.
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS.
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2012



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.

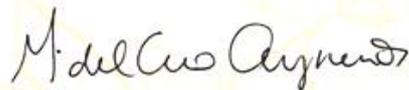
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 04 de junio de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **MANCILLA RAMÍREZ MARÍA ROSA** con número de cuenta **300264580** con la tesis titulada **"DINÁMICA POBLACIONAL DE ARIOCARPUS FISSURATUS EN POBLACIONES QUE DIFIEREN EN SU DENSIDAD."**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ:**

Presidente: M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH
Vocal: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Secretario: DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
Suplente: DR. ARTURO FLORES MARTÍNEZ
Suplente: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 22 de agosto de 2012.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente de la interesada.

Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada y al proyecto PAPIIT IN207411 por el apoyo brindado para la terminación de esta tesis.

El financiamiento del proyecto de:

1-.Presupuesto operativo otorgado a la Dra. María del Carmen Mandujano, Instituto de Ecología UNAM.

2-. Proyecto IN207411-3 2012. Evolución de historia de vida del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). Convocatoria 2010. PAPIIT-UNAM IN207411-Responsable: Dra. María del Carmen Mandujano.

A la Dra. María del Carmen Mandujano por la dirección de esta tesis. El trabajo fue realizado en el laboratorio de Genética y Ecología, Instituto de Ecología, Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México.

A los miembros del comité tutorial Dr. Carlos Martorell Delgado y Dra. Teresa Valverde Valdés por su constante apoyo. Igualmente a los miembros del jurado: M en C. Irene Pisanty, Dr. Arturo Flores y Dr. Alejandro Zavala por su revisión del trabajo.

M. en C. Mariana Rojas Aréchiga, por el apoyo en la logística de las salidas de campo y trabajo de laboratorio.

Al personal del Área Natural Protegida del Valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. CONAP, Semarnat, por el apoyo brindado.

Al Sr. Juan Manuel González por las facilidades y apoyo para trabajar en los terrenos de su propiedad, en donde se ubican las poblaciones de *Ariocarpus*.

Agradecimientos personales

A la Dra. Ma. del Carmen Mandujano por compartir sus conocimientos, por toda su paciencia y por todo el apoyo brindado no solo en el ámbito académico.

Al Dr. Gilberto Vela del laboratorio de Edafología de la UAM-Xochimilco por el apoyo y asesoría brindados para el análisis de las muestras de suelo y al Dr. Jordan Golubov por facilitar el contacto con este laboratorio.

Al Dr. Juan José López González de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro del estado de Coahuila, por su contribución en la localización de las poblaciones de estudio.

A Yup por todo su apoyo en la realización de este trabajo, tanto en campo como en el análisis de los datos.

A Coni y Gisela por toda su ayuda y por brindarme información muy valiosa para el desarrollo de este proyecto.

A todos los que me ayudaron en las salidas al campo: Yup, Juan, Leo, Gis, Hugo, Sylvia, gracias por su apoyo.

A los miembros del laboratorio de Edafología de la UAM-X que me ayudaron en el procesamiento de las muestras de suelo: Armando, Mayén, Isabel y Juan Carlos.

A mis compañeros de laboratorio: Coni, Syl, Hugo, Gisela, Isra, Erick, a Mariana Rojas y Yup, por hacer grata mi estancia en este lugar, y por todos los buenos momentos que compartieron conmigo. Gracias por su amistad.

A la mejor familia: mi abuelita Mary, mi mamá y mis hermanos Ricki y Gaby, gracias por todo su apoyo incondicional, pero especialmente por todo su amor. A mis sobrinitos Gabriel y Marifer por contagiarme de su alegría.

De manera muy especial, a esa personita que llegó a cambiar mi vida, que me trajo tanta alegría y felicidad, gracias Dani, por hacer de cada día, un día especial, por motivarme a ser mejor cada día, pero sobre todo por hacerme sentir la mamá más feliz del mundo. Te amo

A Mariana, gracias amiga por estar siempre conmigo, por acompañarme y apoyarme en los momentos buenos y malos, por ser un gran apoyo para mí. A Luisa y Mary por su amistad y cariño, porque a pesar del tiempo y la distancia, sé que puedo contar con ustedes.

*A la maravillosa familia
que Dios me dio,
y especialmente a la luz de mi vida,
mi pequeño Dani.
Los amo*

INDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. OBJETIVOS	9
3. MÉTODOS	
3.1. Especie de estudio	10
3.2. Área de estudio	12
3.3. Análisis demográfico	13
3.4. Análisis de sensibilidad y elasticidad	18
3.5. Simulaciones numéricas	19
3.6. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de cada categoría de tamaño	19
3.7. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de las tasas vitales	20
3.8. Características fisicoquímicas del suelo	22
4. RESULTADOS	
4.1. Análisis demográfico	25
4.1.1. Diagramas del ciclo de vida	26
4.1.2. Tasa finita de crecimiento (λ)	28
4.1.3. Estructura de la población	28
4.1.4. Valores reproductivos específicos por categoría	32
4.2. Análisis de sensibilidad y elasticidad	32
4.3. Simulaciones numéricas	36
4.4. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de	38

cada categoría de tamaño	
4.5. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de las tasas vitales.....	38
4.6. Características fisicoquímicas del suelo	46
5. DISCUSIÓN	
5.1. Análisis demográfico	49
5.1.1. Estructura de la población	54
5.1.2. Valores reproductivos	55
5.2. Análisis de sensibilidad y elasticidad	55
5.3. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de cada categoría de tamaño	57
5.4. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de las tasas vitales	58
6. CONCLUSIONES	64
7. LITERATURA CITADA	65
ANEXOS	77

RESUMEN

La regulación poblacional densodependiente puede estar determinada por la disponibilidad de recursos, la variabilidad ambiental y la competencia, originando efectos positivos o negativos sobre el crecimiento poblacional. En las zonas áridas, el efecto densodependiente puede ser negativo debido a la competencia, disminuyendo las tasas de fecundidad, crecimiento y supervivencia en los diferentes estadios del ciclo de vida. En este estudio, se evaluó el efecto de la densidad en la dinámica poblacional de *Ariocarpus fissuratus* a través de analizar poblaciones con densidad contrastante (alta, A vs baja, B), en la reserva de Cuatro Ciénegas, Coahuila, México, durante el periodo 2005-2009. Se construyeron matrices anuales de proyección poblacional, se comparó la abundancia de cada categoría de tamaño entre poblaciones y se desarrolló un modelo basado en el vecindario de cada individuo y su área de ocupación. Además se realizó un análisis de las características fisicoquímicas del suelo, para evaluar si éstas pueden ser un factor que influya sobre la abundancia de los individuos. Los análisis demográficos mostraron que ambas poblaciones se encuentran decreciendo o muy cercanas al equilibrio (λ promedio A= 0.943, B= 0.970), siendo la permanencia el proceso demográfico con mayor influencia sobre el valor de λ , seguido del crecimiento, la retrogresión y la fecundidad. Se encontró que la estructura de las poblaciones fue diferente, siendo más abundantes los individuos de categorías 1, 2 y 3 en la población A, mientras que en B son más frecuentes los individuos de las categorías de mayor tamaño. También difirieron en el tamaño promedio de los individuos y la talla a la cual comienzan a reproducirse. Los resultados no mostraron evidencia contundente de densodependencia sobre el tamaño poblacional ni sobre las tasas vitales, pero se observa una tendencia a un efecto densodependiente en el crecimiento individual y la fecundidad. Las características edafológicas fueron diferentes entre sitios, y posiblemente estas diferencias (contenido de magnesio y potasio, y el porcentaje de porosidad), son el principal factor que influye sobre la densidad de las poblaciones de *A. fissuratus*. Sin embargo, considerando las diferencias anteriormente mencionadas, no se descarta que la densidad sea un factor que influya de manera indirecta en la dinámica poblacional, y que su efecto sea más evidente dentro de cada población, que entre las poblaciones, presentando diferentes estrategias de historia de vida como respuesta a las diferentes condiciones ambientales y de densidad.

ABSTRACT

Density-dependent regulation can be determined by resource availability, environmental variability and competition, which causes positive or negative effects on population growth. In arid environments, there may be a negative density-dependent effect due to increased competition, reflected in decreased fecundity, growth and survival rates in the different stages of the life cycle. In this study, we evaluated the effect of density-dependence on the population dynamics of *Ariocarpus fissuratus* by analyzing two populations with contrasting density (high A vs low B) in the Protected Natural Area of Cuatro Ciénegas in Mexico, during the period 2005-2009. Annual population projection matrices were constructed, the abundance between populations for each category was compared, and a model was developed based on the neighborhood of each individual and their area of occupation. In addition, we characterized soil physical and chemical attributes to determine if they played a role on the abundance of organisms. The demographic analyses showed that both populations are decreasing or are very close to equilibrium (λ average A= 0.943, B= 0.970), with stasis being the demographic process with the most influence on λ , followed by growth, retrogression and fecundity. The observed and expected population structure differed in which categories 1,2 and 3 were more abundant in population A and in B, the abundance of individuals in larger size classes was more common. Average individual size and size at first reproduction also differed between populations. The results showed no strong evidence of density dependence on population size and on vital rates, but there is a tendency towards a density-dependent effect on individual growth and fecundity. Edaphic characteristics were different between sites, and quite possibly these differences (magnesium and potassium content and porosity) are the main factor that influence population densities of *A. fissuratus*. However, considering the differences, we cannot discard the possibility of density being a factor that indirectly determines population dynamics, and its effect is clearer within populations than between populations, as each population has life histories that adapt to different environmental and density conditions

1. INTRODUCCIÓN

El estudio de la dinámica poblacional es importante para conocer el comportamiento numérico y estructura de las poblaciones, los cuales están determinados por los cambios en las tasas vitales en un tiempo y espacio determinados (Franco y Silevrtown 1990). También es relevante este conocimiento para aproximar la variación en las historias de vida de diferentes especies (Stearns 1992), para identificar los factores que han influido en su evolución, así como para la implementación de planes de manejo y conservación (Stearns 1992, Esparza-Olguín et al. 2002, Jiménez-Sierra et al. 2007)

El uso de modelos matriciales de proyección poblacional ha sido una herramienta útil para analizar la dinámica poblacional, especialmente en poblaciones estructuradas, pues tiene la ventaja de proporcionar un panorama claro de lo que sucede en las poblaciones, porque permite conocer la contribución de cada individuo al crecimiento de la población y ofrecen una medida de la viabilidad de las poblaciones (Morris y Doak 2002). Estos modelos simplifican de alguna manera la representación de las condiciones reales en las que se desarrollan las poblaciones, suponiendo que éstas son entidades cerradas (no existe migración), que las condiciones ambientales se mantienen constantes a lo largo del tiempo, y que el crecimiento es ilimitado, es decir, que son densoindependientes (Caswell 2001; Morris y Doak 2002). Sin embargo, estas condiciones no necesariamente ocurren en las poblaciones naturales, sobre todo cuando la disponibilidad de recursos se encuentra limitada (Sale y Tolimieri 2000) o debido a la variabilidad ambiental (Nakaoka 1996, Mandujano *et al.* 2001).

La heterogeneidad ambiental y la limitación de recursos son factores importantes que influyen en la dinámica de las poblaciones, causando efectos positivos o negativos sobre las tasas vitales y afectando la adecuación de los individuos (Mandujano *et al.* 2001). Los ambientes con estas características, como son las zonas áridas, pueden

mantener poblaciones que están reguladas por diversos factores, como la densidad, lo cual implica un cambio en las tasas demográficas basado en una respuesta biológica (generalmente negativa), de manera que el tamaño de las poblaciones presenta un límite y hay una regulación numérica en torno a ese límite (Sale y Tolimieri 2000).

El concepto de la regulación poblacional y los factores responsables de ésta han sido temas controversiales durante muchos años. Algunos defendían la idea de que la competencia era la principal fuente reguladora (*e. g.* Nicholson 1933), mientras que otros argumentaban que la competencia no era un fenómeno evidente en la naturaleza, y que la dinámica de las poblaciones podría ser explicada por la variación de factores abióticos (*e. g.* Andrewartha (1957), Birch (1957)). Actualmente la gran mayoría de los ecólogos reconocen que la regulación poblacional es el resultado de la combinación de ambos factores (Hixon *et al.* 2002)

De acuerdo con Hixon *et al.* (2002), la regulación densodependiente se refiere a cambios fenotípicos en las historias de vida en respuesta a la densidad, que causan un efecto negativo en la tasa de crecimiento de la población cuando ésta alcanza altas densidades. Por ejemplo, un incremento en la densidad puede causar una reducción en la tasa de crecimiento individual, un retraso en la madurez, una reducción de la fecundidad, o un incremento en las tasas de mortalidad, como resultado de la competencia (Reznick *et al.* 2002). Si una tasa demográfica es inversamente densodependiente, otra tasa debe ser suficientemente densodependiente para contrarrestarla (Turchin 1995; Hixon *et al.* 2002).

La magnitud y la dirección de la densodependencia pueden variar a lo largo del ciclo de vida y en cada estadio de desarrollo, así como entre los diferentes procesos demográficos (Bishir y Namkoong 1992; Goldberg *et al.* 2001; Sletvold 2005). Por ejemplo, en algunas especies el establecimiento de nuevos individuos puede verse

favorecido a altas densidades, ya que las condiciones de humedad y nutrientes pueden verse incrementadas con un mayor número de individuos, presentándose un patrón opuesto en los individuos adultos (ver Golberg *et al.* 2001). Incluso hay casos en los que prácticamente no se presenta (Allee *et al.* 1949, Goldberg *et al.* 2001). Tales diferencias en tiempo y dirección pueden tener diversos efectos sobre la dinámica poblacional y la evolución de las historias de vida (Takada y Nakajima 1992; Sletvold 2005).

Algunos autores plantean la idea de que, para que una población pueda persistir, es necesario que algunos parámetros demográficos se comporten de manera densodependiente, por lo menos en algún momento o lugar (Nicholcosn 1933, Turchin 1995; Hixon y Carr 1997), a lo que Sale y Tolimieri (2000) han llamado PEDDTOP (“persistence equals density dependence at some time or place”), debido a que las condiciones en las que se desarrollan las poblaciones no permanecen constantes en el tiempo, lo que afecta a las tasas demográficas originando fluctuaciones en el tamaño poblacional. Hixon y cols. (2002) mencionan que la regulación es esencial para la persistencia de las poblaciones y que la densodependencia es el único mecanismo posible, a través de la competencia y la depredación.

Sin embargo, la existencia y la importancia de la competencia en ambientes áridos ha sido un tema de discusión durante muchos años. Algunos autores consideran que bajo estas condiciones (*e. g.* limitación de agua, baja disponibilidad de recursos, y otras condiciones estresantes) la competencia es poco trascendental (*e. g.* Went 1955; Cody 1986) y que es más intensa cuando la productividad de la comunidad se incrementa (Grime 1979), mientras que otros (la mayoría, ver Fowler 1986) apoyan la hipótesis de que la competencia es una interacción relativamente frecuente en comunidades áridas y semiáridas, y de la cual existe una gran cantidad de evidencia (Briones *et al.* 1996, 1998; Ebert 2006). La intensidad de la competencia se encuentra

determinada en gran medida por la densidad, esperándose encontrar una mayor competencia cuando la densidad se incrementa (Harper 1977; Goldberg *et al.* 2001; Donohue 2004; Sletvold 2005). El impacto de la densidad sobre la dinámica poblacional se puede evaluar mediante la relación que existe entre la variación del tamaño y la estructura de las poblaciones y los posibles efectos que provoca dicha variación sobre las tasas vitales (Neubert y Caswell 2000).

La propuesta más general sobre el efecto de la densodependencia en una población es la ecuación logística de crecimiento poblacional (Verhulst 1838):

$$dN/dt = rN [(1-N)/K]$$

donde dN/dt es la tasa instantánea de cambio en la población, rN corresponde al modelo de crecimiento exponencial en el cual N es la densidad de la población al tiempo t , y r es la tasa intrínseca de crecimiento y $[(1-N)/K]$ representa la proporción no utilizada de la capacidad de carga (Gotelli 2001), que puede interpretarse como el porcentaje de área que está vacío o el porcentaje de los recursos que no se han utilizado (Krebs 1985), en donde K representa el tamaño máximo de la población, es decir, el tamaño de la población que los recursos del medio ambiente pueden mantener sin que se produzca una tendencia al aumento o la disminución (Begon *et al.* 1996). Sin embargo, en condiciones naturales resulta difícil determinar la capacidad de carga del ambiente, ya que ésta varía estacionalmente en relación con la cantidad de recursos disponibles (Krebs 1995). McLeod (1997) menciona que el concepto de K es útil sólo en ambientes con poca variabilidad espacio temporal, pero no en ambientes estocásticos. Por otro lado, el modelo logístico ignora la estructura de la población, tratando a todos los individuos de la población como idénticos (Caswell 2001).

Las plantas pueden ser fuertemente afectadas por la densidad debido a su inmovilidad, ya que sufren efectos directos por parte de sus vecinos inmediatos

(Antonovics y Levin 1980; Sletvold 2005). Estos efectos pueden ser positivos (*e. g.* facilitación, nodricismo) o negativos (competencia), pero el crecimiento y la capacidad reproductiva de las plantas claramente se ven afectados por la densidad y tamaño de sus vecinos (Harper 1977). Las interacciones pueden intensificarse con la cercanía de los individuos, influyendo en la distribución espacial de las plantas, ya sean de la misma o de diferente especie, afectando de alguna manera los procesos que regulan las poblaciones vegetales y las comunidades (Miriti *et al.* 2001; Donohue 2004).

Existen diversos trabajos que han analizado el efecto de la densidad sobre diferentes estadios de las poblaciones, las tasas vitales y el crecimiento poblacional en plantas (*e.g.* Smith 1983, 1983b; Hubell *et al.* 1990; Silva-Matos *et al.* 1999; Miriti *et al.* 2001; Goldberg 2001; Sletvold 2005; Fowler 2006). Sin embargo la mayoría de los estudios se han realizado con especies de ciclos de vida cortos, como hierbas y pastos (Smith 1983; Watkinson 1990; Fowler 1995; Turkington *et al.* 2005; Sletvold 2005; Ramula y Buckley 2009), debido a que en éstas es más fácil realizar manipulaciones de la densidad y se puede analizar el efecto densodependiente a lo largo del ciclo de vida completo. Los estudios realizados con especies perennes y en ambientes con recursos limitados y alta variabilidad ambiental son más escasos (Hubell *et al.* 1990; Silva-Matos *et al.* 1999; Miriti *et al.* 2001; Toft y Fraizer 2003; Blundell y Peart 2004). Fue por eso que en este trabajo se analizó el efecto de la densidad poblacional en una planta con ciclo de vida largo, de lento crecimiento, que habita en zonas áridas y que presenta poblaciones con diferentes densidades.

En este estudio se comparó la dinámica poblacional de *Ariocarpus fissuratus* (Engelmann) Schumann (Cactaceae), en dos poblaciones que difieren en su densidad mediante modelos matriciales de tipo Lefkovich (Caswell 1989), que resultan adecuados para organismos modulares estructurados en estadios o clases de tamaños

(Begon y Mortimer 1995; Mandujano *et al.* 2001), con la finalidad de analizar el efecto de la densidad sobre la dinámica poblacional de esta especie.

El crecimiento de la población puede ser densodependiente negativo (aumenta la mortalidad y disminuye la natalidad al incrementar la densidad poblacional) (Reznick *et al.* 2002) o bien densodependiente positivo (incrementa la natalidad y disminuye la mortalidad al aumentar la densidad, (*e.g.* efecto Allee) o no densodependiente (no se modifican los procesos demográficos al cambiar la densidad) (Allee *et al.* 1949, Goldberg *et al.* 2001). En este sentido se espera que la dinámica poblacional de *A. fissuratus* se comporte bajo un patrón densodependiente negativo, ya que se ha postulado que los desiertos son ecosistemas en los que las comunidades se encuentran limitadas por la baja disponibilidad de recursos, tales como el agua y nutrientes (Fowler 1986; Briones *et al.* 1998). En este trabajo se desarrolló un modelo en el que se evaluó el efecto de la densidad no solo a nivel de las poblaciones, sino a una escala menor, basado en el número de vecinos de cada individuo presentes en una área determinada (2500 cm²) y a la cantidad de espacio disponible para su crecimiento, analizando el efecto de esta densidad sobre las tasas de crecimiento individual, la fecundidad y el número de individuos muertos por vecindario. Debido a la cercanía de las poblaciones (aprox. 500 m de distancia), las condiciones climatológicas son similares en ambos sitios, y ninguno de ellos muestran evidencia de disturbio antropogénico, por lo que se realizó un análisis de las características fisicoquímicas del suelo en cada sitio, con la finalidad de tener una evaluación más detallada de las condiciones en las que habita *A. fissuratus* y determinar si las características edafológicas son un factor que influye en la diferencia de densidad entre las poblaciones estudiadas.

2. OBJETIVOS

Objetivo general

- Comparar la dinámica y la estructura poblacional de *Ariocarpus fissuratus* en dos poblaciones que difieren en su densidad, para explorar si la densidad poblacional tiene un efecto regulador del tamaño poblacional, así como explorar la influencia de algunos factores abióticos sobre la densidad poblacional.

Objetivos particulares

- Comparar la tasa finita de crecimiento poblacional, la estructura poblacional, el valor reproductivo y los valores de elasticidad entre las dos poblaciones de *A. fissuratus* con diferente densidad.
- Evaluar si la densidad poblacional afecta las tasas de crecimiento individual y poblacional, así como la mortalidad y fecundidad a nivel de vecindario.
- Analizar y comparar las características fisicoquímicas del suelo de las poblaciones para evaluar si éstas se asocian con las diferencias en la densidad poblacional.

3. MÉTODOS

3.1. Especie de estudio

Ariocarpus fissuratus (Engelmann) Schumann, se conoce comúnmente como chautle, peyote cimarrón o “living rock”. Es una cactácea subglobosa que sobresale poco del suelo y puede alcanzar hasta 15 cm de diámetro, con el ápice aplanado o convexo, de color verde grisáceo o verde parduzco (Figura 1). Presenta tubérculos imbricados triangulares y su superficie es aplanada, con fisuras, con un surco longitudinal, lanoso (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1991; Anderson 2001). Su crecimiento es lento y se reproduce únicamente de manera sexual, ya que carece de mecanismos de propagación clonal o asexual. Las flores son color magenta, de 2.5 a 4.5 cm de diámetro y viven generalmente dos días (Martínez-Peralta 2007); los organismos florecen en el otoño (Bravo-Hollis, 1991). *A. fissuratus* depende de los polinizadores para producir semillas, algunos son *Apis mellifera* y *Diadasia* sp. (Martínez-Peralta 2007). Los frutos son ovoides y contienen en promedio 69.8 ± 4.88 e.e. (Martínez-Peralta y Mandujano, 2011).

Ariocarpus fissuratus es endémica del desierto Chihuahuense; se distribuye principalmente en los estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Durango y en el sur de Texas, así como en Chihuahua, Zacatecas, San Luis Potosí (Figura 2). Actualmente se encuentra en el Apéndice I de CITES (Anderson 2001) y en la NOM-059-ECOL-2001 en la categoría de "en peligro de extinción" debido a las presiones de colecta y a perturbaciones de su hábitat como el cambio de uso de suelo (Aguilar-Morales 2011).



Figura 1. Individuo de *Ariocarpus fissuratus* en floración.

Foto: M. Rosa Mancilla

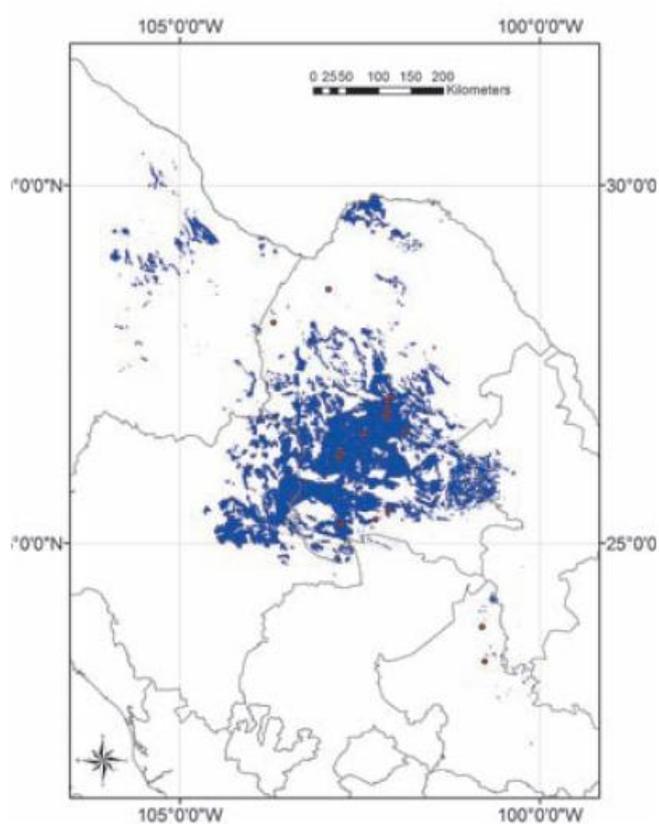


Figura 2. Distribución real (puntos rojos) y potencial (puntos azules) de *Ariocarpus fissuratus* (Fuente: Aguilar-Morales *et. al.* 2011).

3.2. Área de estudio

Las dos poblaciones de estudio de *A. fissuratus* se encuentran ubicadas en el Área Natural Protegida del Valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila, México, que es parte del desierto Chihuahuense. La temperatura media anual es de 21°C, con una precipitación media anual de 246mm (Servicio Meteorológico Nacional).

El tipo de vegetación es matorral xerófilo, con la presencia de *Larrea tridentata*, *Agave lechuguilla*, *Agave striata* y varias especies de cactus como *Grusonia bradtiana*, *Echinocactus horizonthalonius*, *Opuntia spp.*, entre otros (Villavicencio *et al.*2006).

El tipo de suelo es regosol calcárico acompañado de litosol, siendo este último más dominante en el sitio de la población B (Carta Edafológica G13B59. INEGI). La elevación en el sitio A es de 747m snm y en el sitio B es de 768m snm.

El área de muestreo en la población de mayor densidad (A) fue de 20 × 30 m, mientras que en la población de baja densidad (B) el muestreo se realizó en un área de 50 × 50 m. Ambas poblaciones se encuentran separadas por una distancia de aproximadamente 440 m en línea recta (Figura 3).

Las poblaciones estudiadas presentan densidades contrastantes, la población A presenta cerca de 16900 ind/ha, y la población B cuenta con alrededor de 1500 ind/ha.

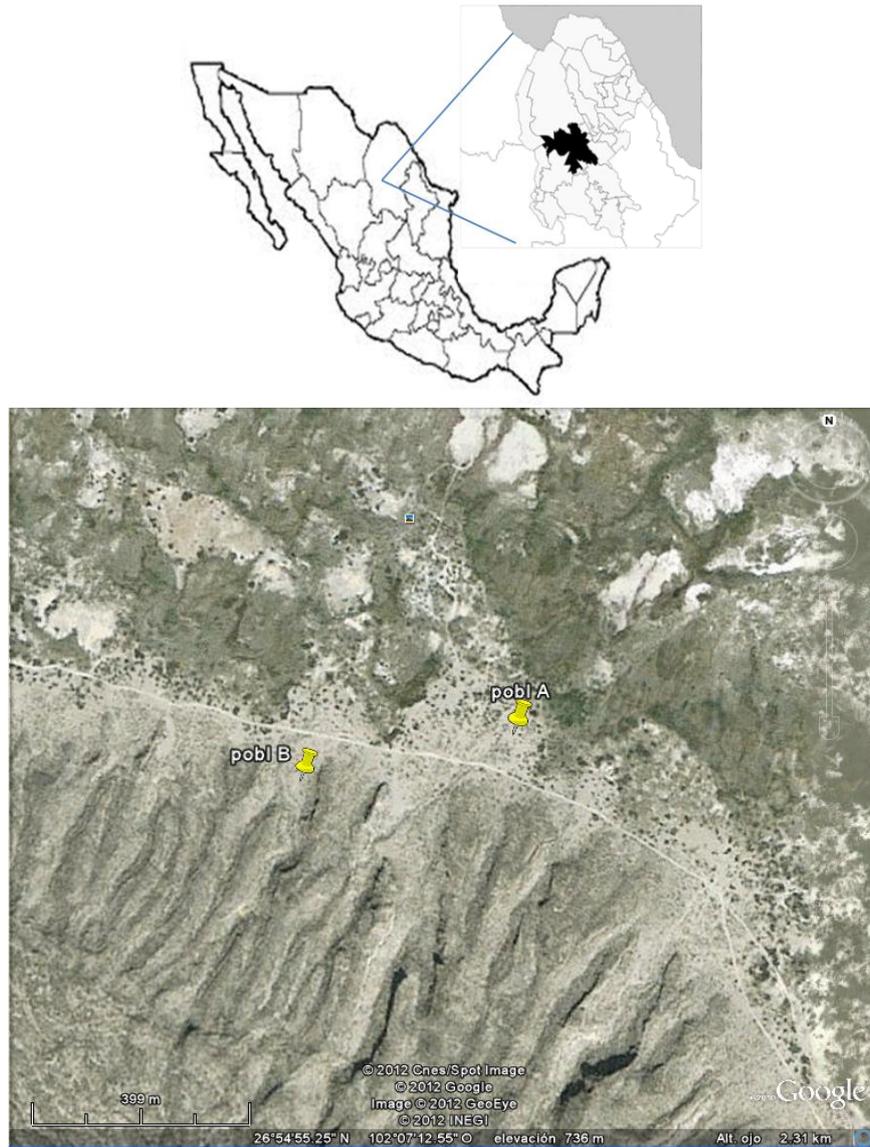


Figura 3. Ubicación de las poblaciones de alta (A) y baja (B) densidad de *Ariocarpus fissuratus*, en el Área Natural Protegida de Cuatro Ciénegas, Coahuila, México.

3.3. Análisis demográfico

El análisis demográfico de *Ariocarpus fissuratus* se llevó a cabo en dos sitios con diferente densidad de individuos: alta (A) y baja (B). Durante este estudio se realizaron visitas anuales durante cinco años en cada una de las poblaciones, contando con datos a partir de 2005, teniendo así cuatro períodos anuales (2005-2009). Las visitas fueron realizados entre los meses de octubre y diciembre, época en la que ocurre la floración. A cada individuo se le midió el diámetro (mm), el número de tubérculos, la presencia o

ausencia de lana (lo cual indica su estado de madurez), así como el número de estructuras reproductivas, y el número de semillas por fruto para estimar la fecundidad. Adicionalmente, en cada vista se registraron los nuevos reclutamientos (plántulas) y la mortalidad de individuos.

Los individuos se clasificaron en seis categorías de tamaño de acuerdo con su diámetro (en mm, Tabla 1). Las categorías se definieron preliminarmente mediante el algoritmo de Moloney (1986) usando el programa “clases” (Mandujano y Mandujano, 2004). Posteriormente se compararon las tasas vitales entre las clases y se juntaron aquellas clases en las que no se encontraron diferencias significativas mediante la rutinas en *R*: Popbio (Stubben y Milligan 2007).

Tabla 1. Categorías de tamaño de *Ariocarpus fissuratus*.

Clase	Diámetro (mm)
<i>Semilla</i>	-----
1	0-20
2	< 20.1-40
3	< 40.1-60
4	< 60.1-80
5	< 80

Para cada población se construyeron matrices anuales de tipo Lefkovitch (**A**), basadas en los datos de crecimiento, reproducción y supervivencia de los individuos en cada temporada de crecimiento con la forma:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} P_{11} & F_{12} & F_{13} & F_{14} \\ G_{21} & P_{22} & R_{23} & R_{24} \\ G_{31} & G_{32} & P_{33} & R_{24} \\ G_{41} & G_{42} & G_{43} & P_{44} \end{pmatrix}$$

En estas matrices, los elementos F_{ij} de la primera fila (excepto la primera entrada (a_{11})) representan la fecundidad a una talla específica (Caswell, 2001), dada por el número promedio de semillas producido por un individuo de la talla j (# de semillas por fruto \times # de estructuras reproductivas \times probabilidad de reproducirse/ número de individuos de la categoría de tamaño j). En las entradas correspondientes a la fecundidad se utilizó el número de estructuras reproductivas (flores, frutos, botones y restos florales) de *A. fissuratus* porque la transición de flor a fruto en la especie es muy alta (98- 100%) según lo reportado por Martínez-Peralta y Mandujano (2011) y porque la cuantificación del número de frutos producidos en cada individuo es difícil de evaluar, ya que una vez formados y cuando se pierde el resto floral, los frutos se encuentran inmersos en el centro lanoso de las plantas (Martínez-Peralta y Mandujano 2011), por lo que no son visibles sobre la superficie; para contarlos se tiene que remover la lana y se pueden dañar las plantas (obs. pers.).

Los elementos diagonales P_{ij} ($a_{i=j}$) de la matriz corresponden a la permanencia o estasis de los individuos, los elementos supradiagonales R_{ij} ($a_{i<j}$) indican retrogresiones y los subdiagonales G_{ij} ($a_{i>j}$) indican crecimiento o transición a categorías mayores. Estas transiciones de la matriz fueron calculadas con base en la frecuencia de permanencia, crecimiento y/o decrecimiento de los individuos marcados de t a $t+1$.

En la entrada de la matriz a_{11} , correspondiente al banco de semillas, se fijaron las probabilidades de transición a un valor de 0.01 en todas las matrices anuales. Este valor fue utilizado debido a que se conoce que las semillas son longevas, permanecen sobre las plantas de un año a otro y son fotoblásticas positivas, por lo que sí forman un banco. Sin embargo, no se evaluó el número de semillas que permanecen en el banco, se desconocen diversos aspectos importantes como son el tiempo en el que las semillas observadas *in situ* fueron producidas, así como los mecanismos y el grado de dispersión

de éstas. Para evaluar si el valor definido puede afectar de manera importante a la tasa finita de crecimiento poblacional, se realizaron simulaciones numéricas en las que se modificó esta entrada de la matriz promedio, en un rango de 0 a 1 (Anexo 1), y se observó que el efecto sobre λ sería importante sólo si la permanencia en el banco fuera mayor del 70% (i.e., $a_{11} \geq 0.7$, ver resultados). En otras especies de cactus se ha encontrado que sólo alrededor del 6-12% de las semillas producidas permanecen en el banco (Montiel y Montaña 2003).

La celda correspondiente a la de transición de semilla a plántula (a_{21}) se calcula de la siguiente manera: Número de plántulas/ Σ Fecundidad para todas las clases reproductivas \times % de germinación. En este caso, no se encontraron plántulas en las poblaciones, por lo que el número de plántulas se fijó al valor mínimo posible biológicamente, es decir a una plántula. Caswell (2001) sugiere que cuando una transición del ciclo de vida no se observa, debe asignarse un valor muy pequeño en la casilla para que el ciclo de vida esté conectado. Al igual que en el caso anterior, el efecto de esta entrada de la matriz sobre λ , también fue evaluado mediante simulaciones (ver resultados y Anexo 1).

El porcentaje de germinación utilizado fue del 60%, el cual fue obtenido mediante pruebas de germinación en laboratorio (Martínez-Peralta, datos no publicados). Este valor fue utilizado como una medida de la viabilidad de las semillas (Vázquez Yanes, *et al.* 1997), ya que la determinación de ésta mediante otros métodos (*e. g.* tetrazolio y flotación) no ha sido exitosa (Rojas-Aréchiga, com. personal).

El programa MATLAB (The MathWorks, 1995) se utilizó para estimar la tasa de crecimiento poblacional (eigenvalor positivo mayor, λ), la estructura estable de tamaños (\mathbf{w} , eigenvector derecho correspondiente a λ) y el valor reproductivo (\mathbf{v} , eigenvector izquierdo). El modelo matricial poblacional está definido como:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t$$

donde \mathbf{A} es la matriz de proyección poblacional y \mathbf{n} es el vector que contiene la abundancia de los individuos de cada categoría al tiempo t y al tiempo $t+1$ (Caswell, 2001).

La normalización del eigenvector derecho o estructura estable (\mathbf{w}) se hizo en proporciones y del eigenvector izquierdo o valores reproductivos (\mathbf{v}) a partir de asignar el valor de 1 a la primera categoría (Fisher, 1930) y redimensionar los valores subsecuentes en relación con el primero. El valor reproductivo se normaliza de esta forma para expresar el valor equivalente de un individuo en la clase de edad x (talla j , en este caso) en unidades de los individuos de la clase de edad más joven (Fisher, 1930; Goodman, 1982; Mandujano et al., 2001).

Posteriormente, se calculó el intervalo de confianza de los valores de λ para cada una de las matrices anuales utilizando el método propuesto por Caswell (2001), donde la varianza de lambda es $V(\lambda) = \sum_{i,j} (\partial\lambda/\partial a_{ij})^2 V(\partial a_{ij})$. Como las probabilidades de transición tienen una distribución binomial, la varianza de cada una se calcula como $V(a_{ij}) = a_{ij}(1 - a_{ij})/n$, el error estándar (SE) de λ es entonces la raíz cuadrada de $V(\lambda)$, y los intervalos de confianza al 95% son $\lambda \pm 2SE(\lambda)$ (Caswell, 2001). La varianza de las contribuciones a la fecundidad se calculó a partir de estimar el cociente de la varianza y el promedio de semillas producidas en cada categoría de tamaño, posteriormente, el valor obtenido se multiplicó por a_{ij} y se dividió entre n_i y finalmente este resultado se multiplicó por su sensibilidad (s_{ij}) (Caswell, 2001). La varianza de lambda, entonces, corresponde a las sensibilidades al cuadrado, multiplicadas por la varianza de las entradas de la matriz de transiciones.

Con las matrices anuales de proyección poblacional se construyó una matriz promedio para cada población, las cuales fueron utilizadas para la realización de los diagramas de ciclo de vida.

Además se graficaron las frecuencias relativas observadas y esperadas de cada categoría (obtenidas a partir de la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}) y la frecuencia de individuos observados), durante los 4 años de transición (excepto la categoría de semilla debido a su alta frecuencia), y se aplicó una prueba de G para evaluar si existen diferencias significativas entre éstas (Caswell 2001); las diferencias para cada categoría se evaluaron mediante una prueba de residuos ajustados (Everitt 1977).

3.4. Análisis de sensibilidad y elasticidad

Una vez obtenidas las matrices de proyección poblacional se construyeron matrices de sensibilidad y elasticidad para cada año. Los análisis de sensibilidad permiten medir la respuesta de λ a cambios en cada elemento a_{ij} de la matriz, así como evaluar sobre cuáles clases recaen las mayores presiones de selección. Los valores de sensibilidad se obtienen de la siguiente manera:

$$s_{ij} = v_i w_j / \langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle$$

donde v_i es el i -ésimo elemento en el eigenvector que representa los valores reproductivos (\mathbf{v}), w_j es el j -ésimo en el vector de la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}) y $\langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle$ es el producto escalar, resultado de la multiplicación de los dos vectores (Caswell 2001).

Por otra parte, los valores de elasticidad miden el cambio proporcional en λ que resultaría de un cambio proporcional en cada elemento a_{ij} de la matriz \mathbf{A} (de Kroon *et al* 1986) y se calculan como:

$$e_{ij} = a_{ij} / \lambda \times s_{ij}$$

Los valores de elasticidad se utilizaron para construir el triángulo demográfico, como fue propuesto por Silvertown *et al.* (1993), en el cual se suman los procesos de retrogresión y permanencia.

3.5. Simulaciones numéricas

Después de realizar el análisis de sensibilidad, se realizaron una serie de simulaciones a través del programa Simulacambio (Mandujano y Mandujano 2005) en MATLAB (The MathWorks, 1995). Se modificó la entrada de la matriz promedio que presentó los mayores valores de sensibilidad, que correspondió a la transición de semilla a plántula, con valores entre 0 y 0.2, con la finalidad de evaluar el efecto que tiene 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. Además esta transición no fue evaluada directamente en campo, por lo que se consideró relevante realizar las simulaciones sobre este proceso. De esta manera se obtiene como resultado un gráfico donde se observa el comportamiento de λ con respecto a los diferentes valores modificados en dicha entrada de la matriz (Figura 13). Además de realizar las simulaciones numéricas sobre la matriz promedio, también se modificó esta entrada (a_{21}) en cada una de las matrices anuales, pero con un rango de valores entre 0 y 1 (Anexo 2).

3.6. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de cada categoría de tamaño

Para evaluar si la densidad tiene algún efecto positivo o negativo sobre las diferentes categorías de tamaño, se realizó un análisis en el que se compararon las frecuencias relativas de cada categoría (excepto la categoría de semilla) de cada población. Las

frecuencias se transformaron a una escala logarítmica (base e) y se graficaron con respecto al tiempo (cada categoría por separado). A los datos obtenidos se les realizó una regresión lineal y se obtuvo la pendiente, la cual se consideró como la tasa intrínseca de crecimiento (r) y fue utilizada para comparar la tendencia numérica de cada categoría de tamaño en las dos poblaciones.

3.7. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de las tasa vitales

Debido a que el estudio está limitado a una población de cada nivel de densidad, se exploró si la densidad es un factor que influye sobre las tasas vitales de *A. fissuratus*, no sólo a nivel de población sino a una escala menor. Para ello se desarrolló un modelo en el que se evaluó el comportamiento del crecimiento individual, la probabilidad de muerte y la fecundidad bajo diferentes condiciones de densidad, considerando el supuesto básico del modelo de crecimiento logístico en el que el crecimiento poblacional no es ilimitado. Este modelo se basó en el área ocupada por las plantas en relación con el espacio potencialmente ocupable. Para ello, las plantas de cada población se mapearon de coordenadas polares a coordenadas cartesianas través del programa ArcView 2.0. Para cada individuo de *A. fissuratus* se registró el número de plantas vecinas de la misma especie presentes dentro de un cuadro de 50×50 cm (sólo se consideraron las plantas de esta especie debido a que en los sitios de estudio *A. fissuratus* generalmente crece en espacios libres de vegetación), situándose a la planta focal en el centro del cuadro (Figura 4).

Una vez registrado el vecindario de cada planta, se calculó el área que ocupa cada individuo (aproximada como la superficie de un círculo en mm^2) y se sumó el área de todos los individuos presentes en cada cuadro (A_v). Además, se calculó el promedio de

A_v para cada población, el cual se consideró como el valor máximo de ocupación (Población A= A_{max_A} , Población B= A_{max_B}), debido a que se desconoce el nivel real de máxima ocupación. La proporción de espacio ocupado (E_o) y espacio disponible (E_d) en cada uno de los cuadros se calculó de la siguiente manera (ver ejemplo Figura 4):

$$\text{Proporción de espacio ocupado } (E_o) = (A_v / A_{max})$$

$$\text{Proporción de espacio disponible } (E_d) = 1 - (A_v / A_{max})$$

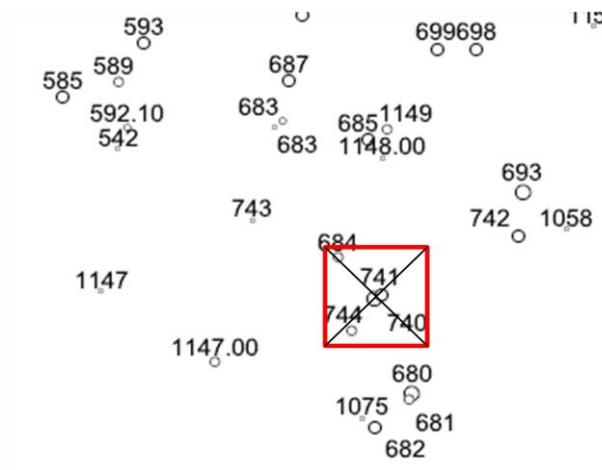


Figura 3. Ejemplificación de la estimación del vecindario de cada planta. El cuadro está colocado en la planta marcada con el número 740, la cual presenta tres plantas vecinas. En este ejemplo, la superficie estimada de los individuos es 62.49 cm, el área promedio de ocupación (A_{max}) en esta población es de 42.1 cm², la proporción del espacio ocupado (E_o) es de 1.48, mientras que el espacio libre (E_d) es -0.48.

Posteriormente, con la finalidad de evaluar la respuesta de los parámetros demográficos ante diferentes niveles de agregación de individuos, y tener otro enfoque que permita evaluar y comparar el efecto de la densidad, se prosiguió a graficar el crecimiento individual, el número de estructuras reproductivas y el número de individuos muertos por vecindario, en relación con la proporción de espacio disponible. Bajo este modelo, la disponibilidad de espacio es mayor cuando E_d presenta valores iguales o cercanos a 1, mientras que los valores menores a 1 indican que hay un mayor agrupamiento de individuos, tal como se representa en la Figura 5.

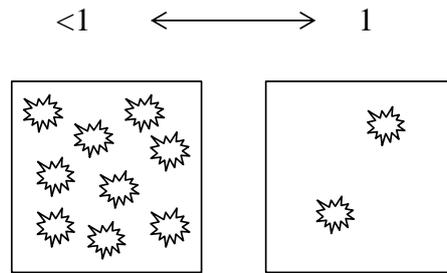


Figura 5. Esquema que ejemplifica la disponibilidad de espacio. Los valores iguales o cercanos a 1 indican que existe una gran disponibilidad de espacio, y conforme los valores se acercan a cero o son menores de 0 la disponibilidad de espacio se encuentra más reducida.

Para evaluar la tasa de crecimiento por individuo se calculó la diferencia en tamaño (mm) de cada individuo del tiempo t a $t+1$; para estimar la fecundidad se consideraron el número de estructuras reproductivas producidas en cada vecindario, y en la mortalidad se registró el número de individuos que murieron en el vecindario. En cada una de las gráficas se realizó una regresión lineal y se obtuvo el coeficiente de determinación (r^2) y el análisis de varianza para evaluar el efecto de la densidad sobre los diferentes parámetros.

Finalmente para comparar sobre cuáles categorías de tamaño y en qué condiciones de densidad (alta o baja) ocurre el mayor número de muertos, se dibujaron mapas de ambas poblaciones, mediante el programa ARCview 2.0, en los que se marcaron los individuos que murieron a lo largo del período de estudio.

3.8. Características fisicoquímicas del suelo

Para tener una perspectiva más completa sobre los factores que pueden estar influyendo sobre la densidad poblacional de los sitios de estudio, se llevó a cabo un análisis de las características fisicoquímicas del suelo.

Se realizaron 15 mediciones de la pendiente y orientación en diferentes puntos de las poblaciones, seleccionados aleatoriamente, con la finalidad de evaluar si éstas características son diferentes entre los sitios y pueden tener una influencia en la abundancia de los individuos.

Además se colectaron 10 muestras de suelo por sitio de 20 cm de profundidad para determinar sus características físicas y químicas, durante el mes de octubre de 2009. La selección de los puntos de muestreo se realizó de manera aleatoria a lo largo de 3 transectos distribuidos sobre los sitios de muestreo.

Posteriormente las 20 muestras de suelo colectadas fueron analizadas en el laboratorio de Edafología de la UAM–Xochimilco, en el que se realizaron las diferentes determinaciones físicas y químicas mostradas en la Tabla 2. La descripción de los métodos utilizados para cada una de las pruebas se presenta en el Anexo 3.

Tabla 2. Características evaluadas y métodos utilizados en el análisis del suelo.

Características físicas	Método
Contenido de Humedad	Comparación entre el peso fresco y peso seco
Textura	Método del hidrómetro de Bouyoucos
Densidad real	Método del picnómetro
Densidad aparente	Método volumétrico
% Espacio poroso	A partir de densidad real y aparente
Color	Comparación con tablas de color de Munsell
Características químicas	
pH	Método AS-02. Nessler
Materia Orgánica	Walkley y Black, 1947
% Carbono orgánico	A partir del contenido de materia orgánica
% Nitrógeno total	A partir del contenido de materia orgánica
Ca ²⁺ y Mg ²⁺ intercambiables	Método del versenato
Na y K intercambiables	Espectrofotómetro de flama
Capacidad de intercambio catiónico	Método para suelos ácidos y neutros

Con los resultados del análisis fisicoquímico del suelo se realizaron pruebas de t para determinar si existen diferencias significativas entre ambos sitios, y se realizó un análisis de componentes principales (ACP) utilizando el programa MultiVariate Statistical Package (**MSVP** ver. 3.1) para analizar la relación entre las diferentes variables.

4. RESULTADOS

4.1. Análisis demográfico

La densidad de las poblaciones estudiadas es muy contrastante: la población densa (A) tuvo ca. 16200 ind/ha (1.62 ind/m^2) y la de densidad baja (B) tuvo ca. 1510 ind/ha (0.15 ind/m^2) (Figura 6, Tabla 3).

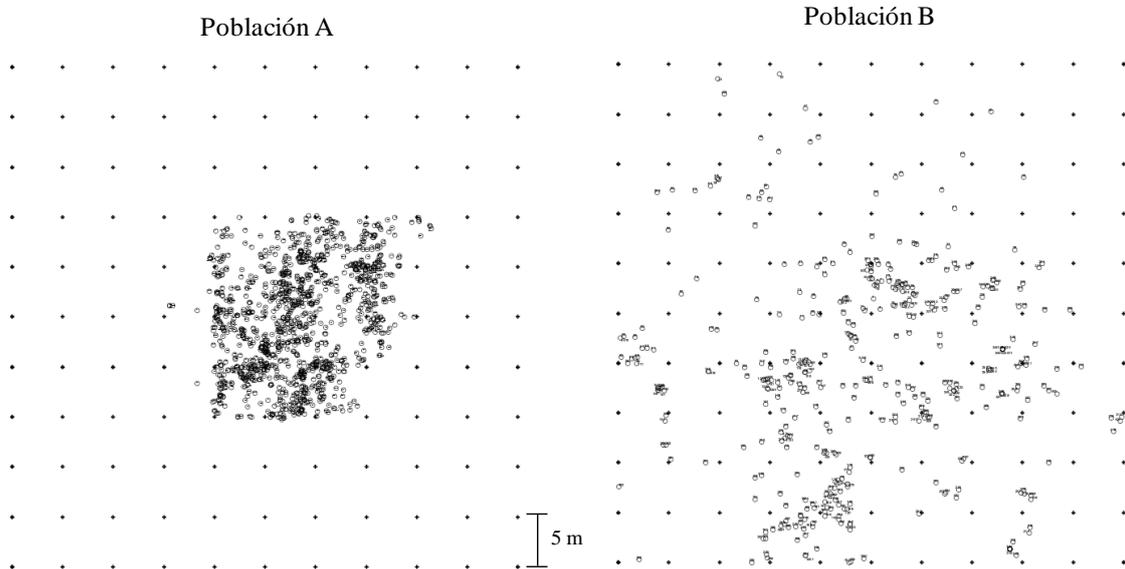


Figura 6. Mapas de las dos poblaciones de estudio A (alta densidad), B (baja densidad). Los círculos representan cada una de las plantas contabilizadas durante cada muestreo anual y las cruces marcan una cuadrícula de dimensiones de 5×5 m.

Además de la densidad, se encontraron diferentes características entre las dos poblaciones (Tabla 3), por ejemplo, el tamaño promedio de los individuos fue mayor en B que en A ($t = -25.859, P < 0.001$), y la producción de semillas por fruto también fue mayor en B que en A, aunque esta diferencia no fue significativa ($t = -1.451, P > 0.05$).

Con los datos demográficos obtenidos se construyeron las matrices de proyección poblacional, a partir de las cuales se calculó la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}) y el valor reproductivo (\mathbf{v}) (Tablas 4a y 4b). Se construyó una matriz promedio para la elaboración de los diagramas del

ciclo de vida de *A. fissuratus*, observándose diferencias entre ambas poblaciones (Figura 7), como se comenta más adelante.

Tabla 3. Principales características de las poblaciones estudiadas. El * indica los atributos que difieren entre las poblaciones, *ns* indica los que no difieren significativamente.

Característica	Población A	Población B
Área muestreada	600 m ²	2500 m ²
Proporción prom. de ocupación del vecindario (<i>A_{max}</i> en cm ²)	30.94 (SD± 4.96)	26.77 (SD± 1.97)
# de individuos * (<i>t</i> =20.88, <i>P</i> <0.0001)	1015 (SD± 91.97)	377 (SD ± 36.19)
Densidad (ind/m ²) * (<i>t</i> =31.89, <i>P</i> <0.0001)	1.64 (SD ± 0.10)	0.14 (SD ± 0.01)
Tasa finita de crecimiento (λ prom) <i>ns</i> (<i>t</i> =-0.86, <i>P</i> >0.05)	0.949 (IC ± 0.035)	0.967 (IC ± 0.049)
Diámetro promedio (mm) * (<i>t</i> =-25.86, <i>P</i> <0.0001)	45.4 (SD ± 18.88)	66.71 (SD ± 31.12)
Categoría a la 1 ^a reproducción	1	2
Crecimiento promedio por individuo (mm) <i>ns</i> (<i>t</i> =0.075, <i>P</i> >0.05)	0.488 (SD ± 1.16)	0.417 (SD ± 1.56)
Reproducción		
# flores × individuo <i>ns</i> (<i>t</i> = 1.33, <i>P</i> >0.05)	0.159 (SD ± 0.50)	0.314 (SD ± 0.68)
# flores × vecindario <i>ns</i> (<i>t</i> =-0.72, <i>P</i> >0.05)	0.37 (SD ± 0.44)	0.60 (SD ± 0.69)
Mortalidad (#promedio indiv. muertos en vecindario) <i>ns</i> (<i>t</i> = 1.42, <i>P</i> >0.05)	0.11 (SD ±0.18)	0.06 (SD ±0.10)
# promedio de semillas x fruto <i>ns</i> (<i>t</i> =-1.45, <i>P</i> >0.05)	65.88 (SD ±29.14)	79.36 (SD ±38.39)

4.1.1. Diagrama de ciclo de vida

En los diagramas del ciclo de vida de *A. fissuratus* (Figura 7) se observa de manera general, que las probabilidades de permanecer en la misma categoría de tamaño son mayores que las de pasar de una categoría mayor y de regresar a una clase de menor tamaño. Los individuos que presentan mayor talla son los que contribuyen de manera más importante a la fecundidad, aunque existen ciertas diferencias entre las poblaciones A y B. En la población A las probabilidades de crecimiento hacia clases de mayor

tamaño son menores que en la población B (excepto la transición semilla a plántula), mientras que las probabilidades de permanecer en la misma categoría (clases 1, 2 y 3) y de retroceder a clases de menor tamaño son mayores. Además, los individuos de la clase 1 contribuyen a la reproducción, mientras que en la población B es hasta la clase 2 cuando comienzan a ser reproductivos. En B las probabilidades de retrogresión son menores que en A y el crecimiento hacia clases mayores ocurre con mayor probabilidad.

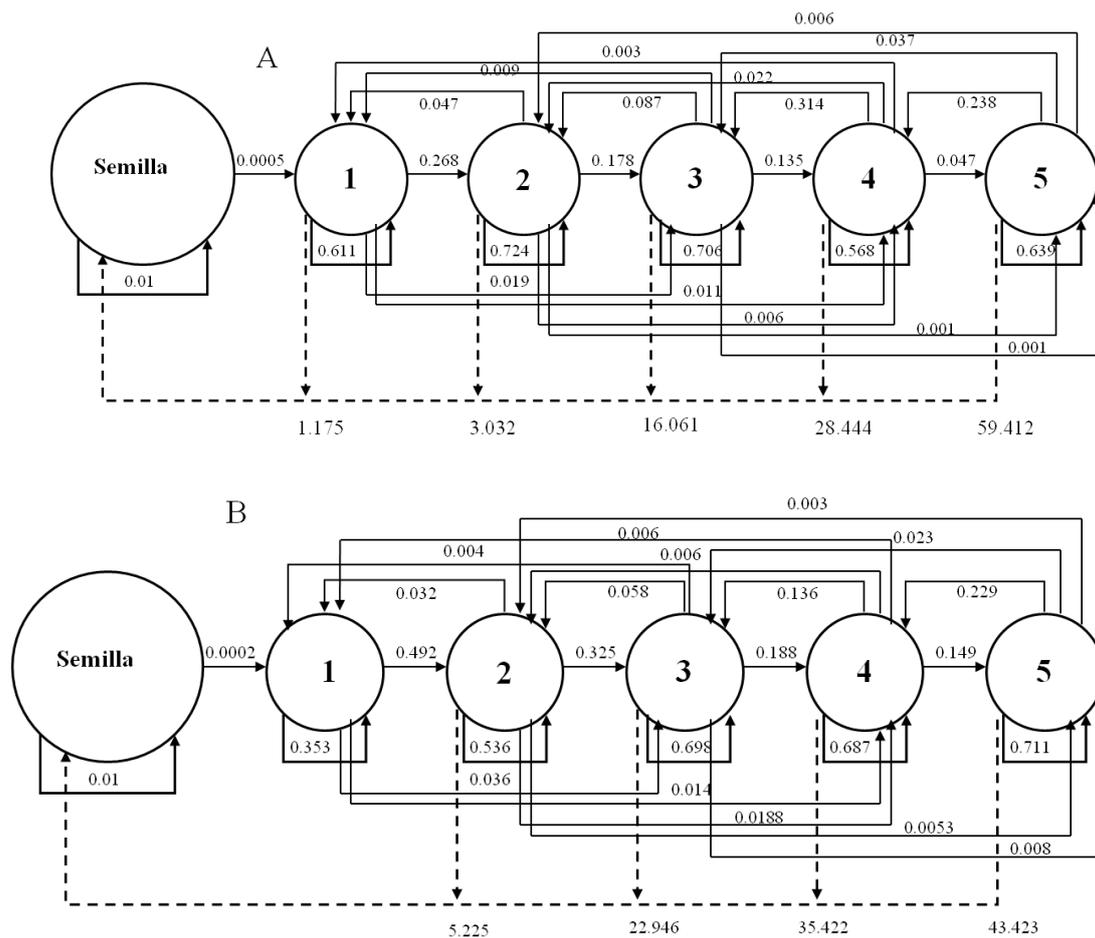


Figura 7. Diagrama de ciclo de vida de las poblaciones estudiadas de *Ariocarpus fissuratus* obtenidas a partir de las matrices promedio. Las clases de tamaño están dadas según con el diámetro de las plantas en milímetros (ver Tabla 1). El valor de λ de la matriz promedio en la población A fue $\lambda = 0.949$ (IC= 0.035) y en la población B $\lambda = 0.967$ (IC= 0.049). (Categorías: semillas, tallas en mm: 1= 0-20, 2= < 20.1-40, 3= < 40.1-60, 4= < 60.1-80, 5= < 80).

4.1.2. Tasas finitas de crecimiento poblacional (λ)

Se encontró que ambas poblaciones presentaron una tasa finita de crecimiento poblacional menor que la unidad en todos los años de estudio (Tablas 4a y b), lo que indica que las poblaciones de *A. fissuratus* se encuentran decreciendo. Los valores absolutos de λ de la población de menor densidad (B) fueron mayores en todos los años, sin embargo las diferencias con respecto a la población A no fueron significativas.

Considerando los intervalos de confianza de 95% para λ (Tablas 4a y b) encontramos que durante el periodo 2005-06 el decrecimiento de las poblaciones fue mayor que en los siguientes años de estudio, siendo de 15.6% ($\lambda=0.844 \pm 0.088$) para la población A y 8.8% en la población B ($\lambda=0.912 \pm 0.075$). En los años posteriores el decrecimiento de las poblaciones fue menor, y de acuerdo con los intervalos de confianza calculados, los valores de λ se encuentran muy cercanos a la unidad, es decir, las poblaciones están al equilibrio.

4.1.3. Estructura de la población

La frecuencia de individuos por categoría fue diferente entre las poblaciones (sin incluir la categoría de semilla, debido a su alta frecuencia esperada). La forma de las estructuras observadas muestra un patrón similar con las estructuras estables de la población (w) (Tablas 4a y b). De acuerdo a la estructura poblacional observada y esperada, en la población A predominan los individuos de las categorías intermedias (principalmente las clases 3 y 2), sin embargo, el número de individuos esperados y observados difiere significativamente en la mayoría de los casos. En la población B existe una mayor frecuencia observada de individuos de clases de mayor tamaño (clases 4, 3 y 5), pero la estructura esperada es diferente en cada año y el número de individuos esperado difiere significativamente en la mayoría de las categorías (Figura 8, Anexo 4).

Tabla 4a. Matrices de transición anuales de *Ariocarpus fissuratus* de la población de alta densidad (A). El renglón *nx* representa el número de individuos por categoría y *qx* corresponde a la mortalidad. (Categorías: S= semillas, tallas en mm: 1= 0-20, 2= < 20.1-40, 3= < 40.1-60, 4= < 60.1-80, 5= < 80).

	S	1	2	3	4	5	w	v	
$\lambda=0.844$ (IC 95% = 0.753 - 0.934)									
2005-06	S	0.01	3.556	4.301	16.273	30.637	38.430	0.953	1.0
	1	2.89E-04	0.443	0.018	0.0144	0	0	0.002	2880.0
	2	0	0.330	0.638	0.072	0.034	0.026	0.012	3049.3
	3	0	0.034	0.223	0.554	0.284	0.051	0.020	2418.2
	4	0	0.034	0.015	0.173	0.5042	0.2308	0.012	2653.8
	5	0	0	0	0.002	0.0466	0.462	0.002	2245.8
	<i>nx</i>		90	342	429	250	40		
	<i>qx</i>	0.990	0.159	0.107	0.185	0.131	0.231		
$\lambda=0.975$ (IC 95% = 0.902 - 1.047)									
2006-07	S	0.01	0.610	2.127	17.832	30.82	74.66	0.934	1.0
	1	1.27E-03	0.630	0.059	0.016	0	0	0.009	761.9
	2	0	0.213	0.760	0.115	0.025	0	0.022	1069.3
	3	0	0.019	0.151	0.731	0.277	0.033	0.025	1211.8
	4	0	0.009	0.004	0.115	0.629	0.167	0.009	1326.4
	5	0	0	0.004	0	0.045	0.767	0.002	1643.5
	<i>nx</i>		106	269	374	199	30		
	<i>qx</i>	0.989	0.130	0.022	0.024	0.025	0.033		
$\lambda= 0.979$ (IC 95% = 0.928 - 1.031)									
2007-08	S	0.01	0.536	3.8053	18.873	30.534	66.909	0.935	1.0
	1	1.05E-04	0.691	0.0614	0.003	0.011	0	0.005	9196.0
	2	0	0.236	0.7762	0.090	0.022	0	0.021	10203.0
	3	0	0.024	0.144	0.804	0.438	0.063	0.033	10557.0
	4	0	0	0	0.090	0.494	0.406	0.006	10620.0
	5	0	0	0	0	0.017	0.531	0.000	11250.0
	<i>nx</i>		121	276	377	177	32		
	<i>qx</i>	0.990	0.049	0.018	0.013	0.017	0.000		
$\lambda= 0.973$ (IC 95% = 0.902 - 1.044)									
2008-09	S	0.01	0	1.896	11.267	21.783	57.645	0.948	1.0
	1	1.83E-04	0.679	0.050	0.002	0	0	0.002	5271.5
	2	0	0.292	0.723	0.071	0.008	0	0.009	5324.0
	3	0	0	0.194	0.734	0.258	0	0.021	5689.0
	4	0	0	0.004	0.164	0.645	0.150	0.014	6236.5
	5	0	0	0	0.002	0.081	0.800	0.006	5744.3
	<i>nx</i>		106	276	422	124	20		
	<i>qx</i>	0.990	0.028	0.029	0.026	0.008	0.050		

Tabla 4b. Matrices de transición anuales de *Ariocarpus fissuratus* de la población de baja densidad (B). (Categorías: S= semillas, tallas en mm: 1= 0-20, 2= < 20.1-40, 3= < 40.1-60, 4= < 60.1-80, 5= < 80).

	S	1	2	3	4	5	w	v	
$\lambda = 0.912$ (IC 95% = 0.818 - 1.006)									
2005-06	S	0.01	0	0.422	10.733	16.511	15.243	0.938	1.0
	1	3.31E-04	0.556	0.064	0	0	0	0.001	2727.8
	2	0	0.111	0.468	0.066	0.007	0.012	0.003	3328.0
	3	0	0	0.234	0.607	0.121	0.037	0.012	4556.4
	4	0	0.111	0.021	0.189	0.570	0.098	0.016	5426.4
	5	0	0	0.021	0.025	0.221	0.780	0.030	5710.9
	<i>nx</i>		10	49	125	160	87		
	<i>qx</i>	0.990	0.222	0.191	0.115	0.081	0.073		
$\lambda = 0.984$ (IC 95% = 0.895 - 1.073)									
2006-07	S	0.01	0	3.100	13.227	31.201	34.864	0.957	1.0
	1	1.90E-04	0.714	0.063	0	0	0	0.002	5124.0
	2	0	0.143	0.625	0.056	0.009	0	0.003	4501.1
	3	0	0.143	0.250	0.806	0.103	0.039	0.016	5167.6
	4	0	0	0	0.102	0.744	0.243	0.014	6461.0
	5	0	0	0	0	0.145	0.709	0.008	6556.4
	<i>nx</i>		7	32	108	117	103		
	<i>qx</i>	0.990	0.000	0.063	0.037	0.000	0.010		
$\lambda = 0.999$ (IC 95% = 0.909 - 1.089)									
2007-08	S	0.01	0	11.904	31.892	42.180	56.434	0.972	1.0
	1	1.17E-04	0.1429	0	0	0	0	0.000	8429.0
	2	0	0.7143	0.567	0.065	0	0	0.003	10103.0
	3	0	0	0.367	0.804	0.244	0	0.015	10884.0
	4	0	0	0.033	0.131	0.669	0.378	0.008	10947.0
	5	0	0	0	0	0.087	0.600	0.002	10506.0
	<i>nx</i>		7	30	107	127	89		
	<i>qx</i>	0.990	0.143	0.033	0.000	0.000	0.022		
$\lambda = 0.986$ (IC 95% = 0.880 - 1.093)									
2008-09	S	0.01	0	5.473	35.931	51.796	67.151	0.982	1.0
	1	1.05E-04	0	0	0.016	0	0	0.000	9296.0
	2	0	1	0.483	0.047	0.008	0	0.001	9168.0
	3	0	0	0.448	0.575	0.076	0.015	0.003	10284.0
	4	0	0	0	0.331	0.763	0.2	0.009	10690.0
	5	0	0	0	0.008	0.145	0.754	0.006	10172.0
	<i>nx</i>		1	29	126	131	65		
	<i>qx</i>	0.990	0.000	0.069	0.024	0.008	0.031		

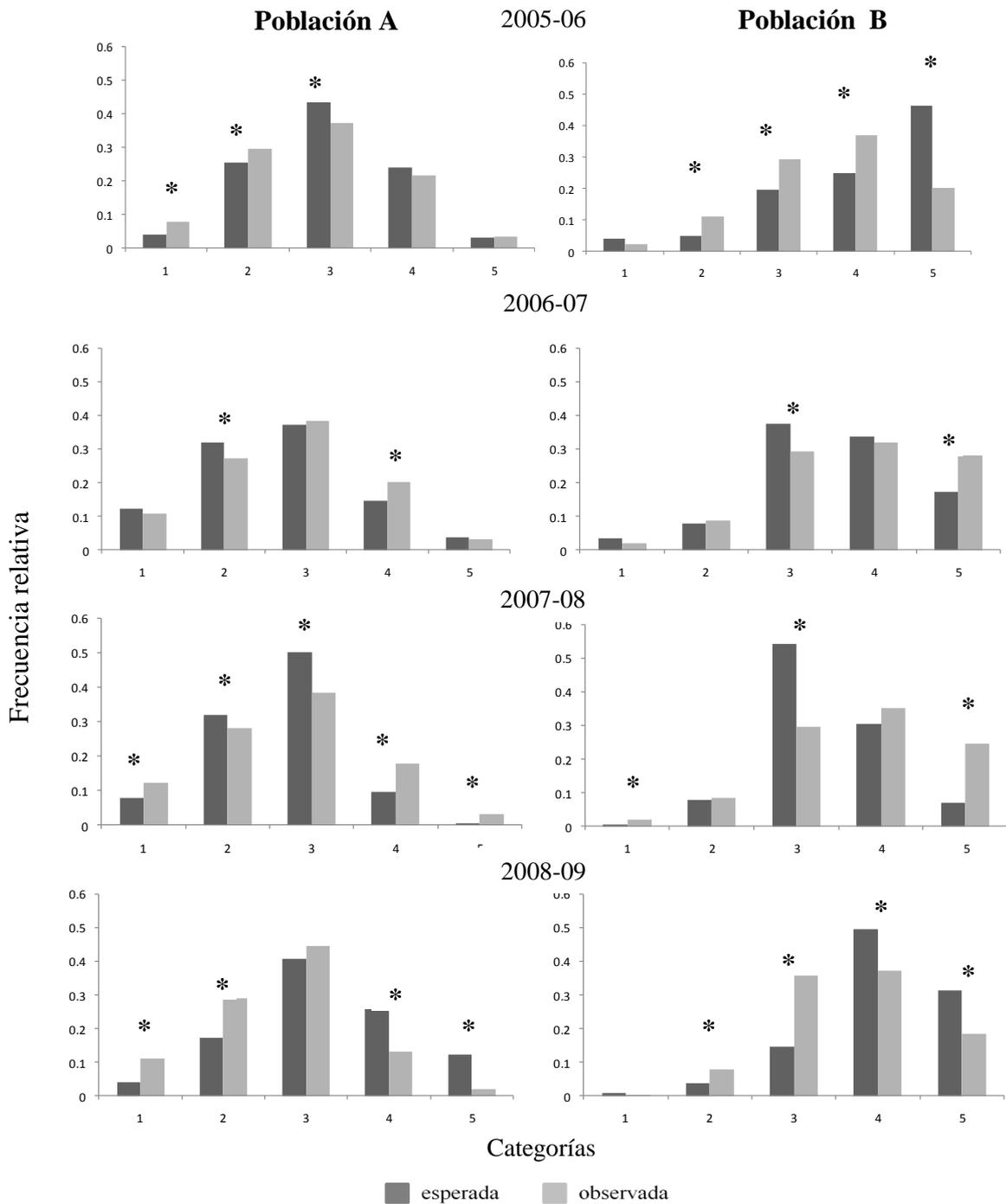


Figura 8. Estructura poblacional observada y esperada para cada población (A= alta densidad, B= baja densidad) y cada periodo anual. No se incluye la categoría de semilla, debido a sus altos valores esperados. Los asteriscos (*) indican que existen diferencias significativas según la prueba residuos ajustados ($P < 0.05$). (Categorías: tallas en mm: 1= 0-20, 2= < 20.1-40, 3= < 40.1-60, 4= < 60.1-80, 5= < 80).

4.1.3. Valores reproductivos específicos por categoría

El valor reproductivo (ν), considerado en este caso como el número de semillas que produciría un individuo promedio de cada categoría a lo largo de su vida, tendió a incrementar conforme el tamaño de la planta fue mayor, solamente en la población A hubo algunos años (2005-06 y 2008-09) en los cuales el valor reproductivo de la clase 5 disminuyó ligeramente (Figura 9).

Cabe resaltar que los valores reproductivos de los individuos de la población B fueron notablemente mayores que los de la población A. También se observó que durante los dos primeros años el valor reproductivo fue bajo para las dos poblaciones, teniendo un incremento durante los años siguientes.

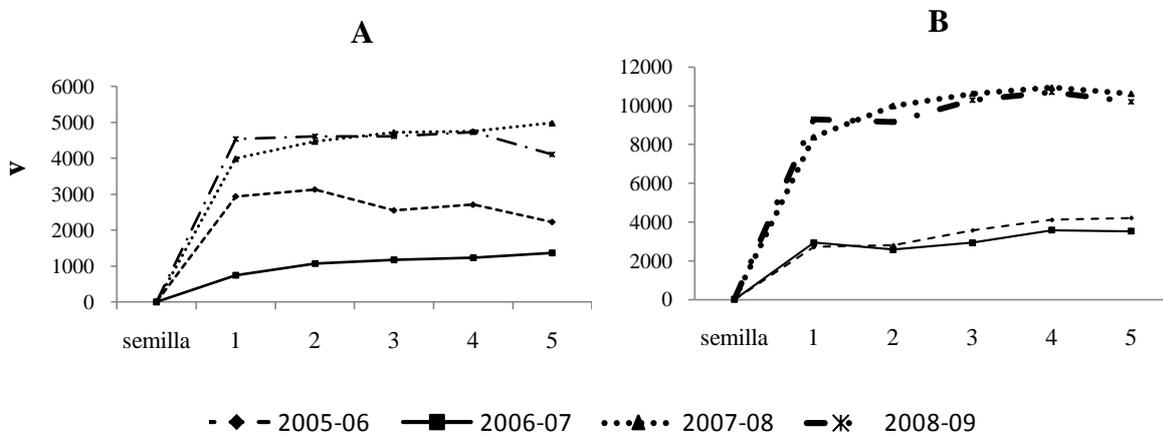


Figura 9. Valores reproductivos (ν) de las poblaciones de *A. fissuratus* de alta (A) y baja densidad (B) en unidades de número de semillas, obtenido a partir de la proyección de las matrices. (Categorías: semillas, tallas en mm: 1= 0-20, 2= < 20.1-40, 3= < 40.1-60, 4= < 60.1-80, 5= < 80).

4.2. Análisis de sensibilidad y elasticidad

Los análisis de sensibilidad (Tabla 5) mostraron que en *A. fissuratus* los valores más altos (de entre las transiciones posibles) se presentan en la transición de la categoría de semilla a la clase 1, lo que nos indica que es en este proceso donde existe mayor

presión selectiva, mientras que en el resto de las transiciones los valores de sensibilidad son mucho menores.

Tabla 5. Matrices de sensibilidad de las poblaciones de alta y baja densidad de *A. fissuratus* en los diferentes períodos anuales. Los valores resaltados con **negritas** marcan celdas en las que existen entradas positivas. Los valores de 0.000 indican que la sensibilidad fue menor de 0.0001. (Categorías: S= semillas, tallas en mm: 1= 0-20, 2= < 20.1-40, 3= < 40.1-60, 4= < 60.1-80, 5= < 80)

		ALTA DENSIDAD					BAJA DENSIDAD						
		S	1	2	3	4	5	S	1	2	3	4	5
2005-06	S	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	1	22.066	0.041	0.271	0.467	0.266	0.035	7.832	0.012	0.027	0.103	0.133	0.247
	2	23.363	0.043	0.287	0.495	0.282	0.037	9.556	0.015	0.033	0.125	0.162	0.301
	3	18.528	0.034	0.228	0.392	0.223	0.029	13.083	0.020	0.045	0.172	0.222	0.412
	4	20.333	0.038	0.250	0.430	0.245	0.032	15.581	0.024	0.054	0.204	0.264	0.491
5	17.207	0.032	0.212	0.364	0.207	0.027	16.398	0.025	0.057	0.215	0.278	0.517	
2006-07	S	0.012	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	1	9.386	0.087	0.221	0.248	0.090	0.018	19.793	0.030	0.070	0.327	0.297	0.157
	2	13.173	0.123	0.310	0.348	0.127	0.025	17.387	0.026	0.061	0.287	0.261	0.138
	3	14.929	0.139	0.351	0.395	0.144	0.028	19.961	0.030	0.070	0.330	0.300	0.158
	4	16.340	0.152	0.385	0.432	0.157	0.031	24.957	0.038	0.088	0.412	0.375	0.198
5	20.247	0.188	0.477	0.535	0.195	0.038	25.326	0.039	0.089	0.418	0.380	0.201	
2007-08	S	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	1	12.704	0.068	0.290	0.442	0.085	0.004	27.228	0.004	0.070	0.422	0.232	0.050
	2	14.095	0.075	0.321	0.491	0.094	0.004	32.635	0.005	0.084	0.506	0.278	0.060
	3	14.584	0.078	0.332	0.508	0.097	0.004	35.158	0.005	0.090	0.545	0.300	0.065
	4	14.672	0.078	0.334	0.511	0.098	0.004	35.359	0.005	0.091	0.548	0.302	0.066
5	15.542	0.083	0.354	0.541	0.103	0.005	33.937	0.005	0.087	0.526	0.290	0.063	
2008-09	S	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	1	16.589	0.037	0.155	0.375	0.236	0.109	47.566	0.007	0.033	0.128	0.441	0.280
	2	16.754	0.037	0.157	0.378	0.239	0.111	46.909	0.007	0.032	0.126	0.435	0.276
	3	17.902	0.040	0.168	0.404	0.255	0.118	52.619	0.008	0.036	0.142	0.488	0.310
	4	19.625	0.044	0.184	0.443	0.280	0.129	54.695	0.008	0.038	0.147	0.508	0.322
5	18.076	0.040	0.169	0.408	0.258	0.119	52.043	0.008	0.036	0.140	0.483	0.306	

Por otra parte, los análisis de elasticidad (Tabla 6) muestran que en cada población las diferentes clases contribuyen de manera distinta al valor de λ (Fig. 10). En la población A las clases de tamaño que presentan una mayor contribución son la 3,

seguida de la 2 y la 4, mientras que en la población B la contribución principal de cada clase varía en los diferentes años de muestreo, pero se observa que son las clases 3, 4 y 5 las que contribuyen de manera más importante al valor de λ (Fig. 10).

Tabla 6. Matrices de elasticidad de *Ariocarpus fissuratus* de las poblaciones de alta y baja densidad (Categorías: S= semillas, tallas en mm: 1= 0-20, 2= < 20.1-40, 3= < 40.1-60, 4= < 60.1-80, 5= < 80).

		ALTA DENSIDAD					BAJA DENSIDAD						
		S	1	2	3	4	5	S	1	2	3	4	5
2005-06	S	0.0001	0.0001	0.0005	0.0031	0.0034	0.0005	0	0	0	0.0004	0.0009	0.0015
	1	0.0076	0.0213	0.0064	0.0055	0	0	0.0028	0.0074	0.0019	0	0	0
	2	0	0.0169	0.2179	0.041	0.01	0.0013	0	0.0018	0.0169	0.009	0.0012	0.004
	3	0	0.0012	0.0594	0.2558	0.0741	0.0017	0	0	0.0116	0.114	0.0294	0.0165
	4	0	0.0013	0.003	0.0868	0.1452	0.0087	0	0.0029	0.0013	0.0422	0.1651	0.0525
	5	0	0	0	0	0.0123	0.0147	0	0	0.0013	0.0058	0.0675	0.4421
2006-07	S	0.0001	0.0001	0.0006	0.006	0.0038	0.0018	0	0	0	0.0009	0.0018	0.0011
	1	0.0122	0.0564	0.0136	0.0051	0	0	0.0038	0.0219	0.0044	0	0	0
	2	0	0.0264	0.2418	0.0393	0.0026	0	0	0.0038	0.0389	0.0162	0.0023	0
	3	0	0.0028	0.0541	0.2956	0.0413	0.0009	0	0.0044	0.0179	0.2699	0.0312	0.0062
	4	0	0.0016	0	0.0488	0.1018	0.0054	0	0	0	0.0427	0.2831	0.0488
	5	0	0	0	0	0.008	0.0301	0	0	0	0	0.0561	0.1446
2007-08	S	0	0	0.0001	0.0009	0.0003	0	0	0	0.0001	0.0016	0.0012	0.0003
	1	0.0014	0.0476	0.0177	0	0.0009	0	0.0032	0.0005	0	0	0	0
	2	0	0.0184	0.2559	0.0451	0.0019	0	0	0.0032	0.0476	0.0331	0	0
	3	0	0.0016	0.0475	0.4147	0.0436	0.0003	0	0	0.0332	0.4382	0.0733	0
	4	0	0	0	0.0469	0.0488	0.0018	0	0	0.003	0.0717	0.2021	0.0248
	5	0	0	0	0	0.0021	0.0025	0	0	0	0	0.0251	0.0377
2008-09	S	0	0	0.0001	0.0008	0.001	0.0012	0.0001	0	0	0.0005	0.0025	0.002
	1	0.0031	0.0258	0.008	0	0	0	0.0051	0	0	0.002	0	0
	2	0	0.0111	0.1161	0.0272	0.0025	0	0	0.0071	0.0159	0.0061	0.0034	0
	3	0	0	0.0327	0.3033	0.0682	0	0	0	0.0165	0.0826	0.0378	0.0048
	4	0	0	0	0.0729	0.1869	0.02	0	0	0	0.0494	0.3928	0.0653
	5	0	0	0	0	0.0212	0.098	0	0	0	0.0011	0.071	0.234

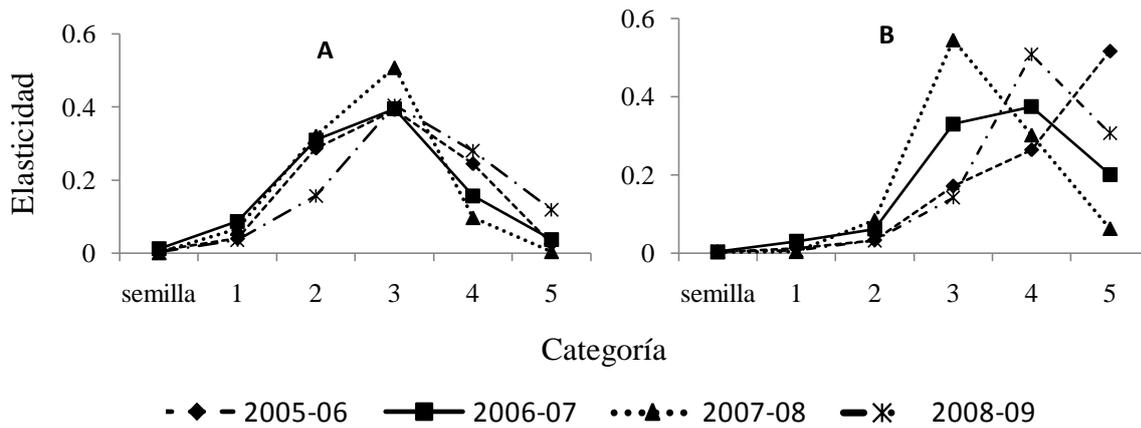


Figura 10. Valores de elasticidad por clases de tamaño de *A. fissuratus*, para ambas poblaciones durante los diferentes periodos de estudio. A= alta densidad, B= baja densidad. (Categorías: tallas en mm: 1= 0-20, 2= < 20.1-40, 3= < 40.1-60, 4= < 60.1-80, 5= < 80).

Cuando los valores de elasticidad se sumaron por proceso demográfico (Figura 11), se observó que para ambas poblaciones la permanencia fue el proceso demográfico con mayor elasticidad en *A. fissuratus*, seguido del crecimiento y la retrogresión a clases menores, siendo la fecundidad el proceso presenta la menor contribución al valor de λ .

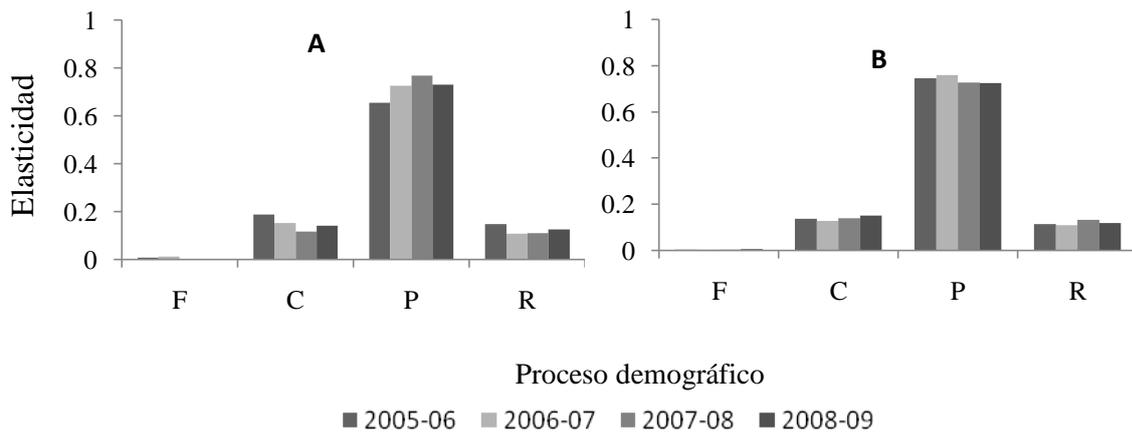


Figura 11. Valores de elasticidad sumados por proceso demográfico (F= fecundidad, C= crecimiento, P= permanencia y R= retrogresión) en las dos poblaciones de *A. fissuratus*. A= población de alta densidad, B= población de baja densidad.

Posteriormente los valores de elasticidad de la permanencia y la retrogresión se sumaron, y tomando en cuenta la elasticidad de la fecundidad y el crecimiento se localizaron las matrices en el triángulo demográfico (Silvertown *et al.* 1993) (Figura

12). Todos los puntos se localizaron en el extremo inferior derecho, en donde la supervivencia es el principal proceso demográfico. Es interesante que en las poblaciones densas se observa un mayor movimiento en el eje de la supervivencia y crecimiento que en la población de baja densidad.

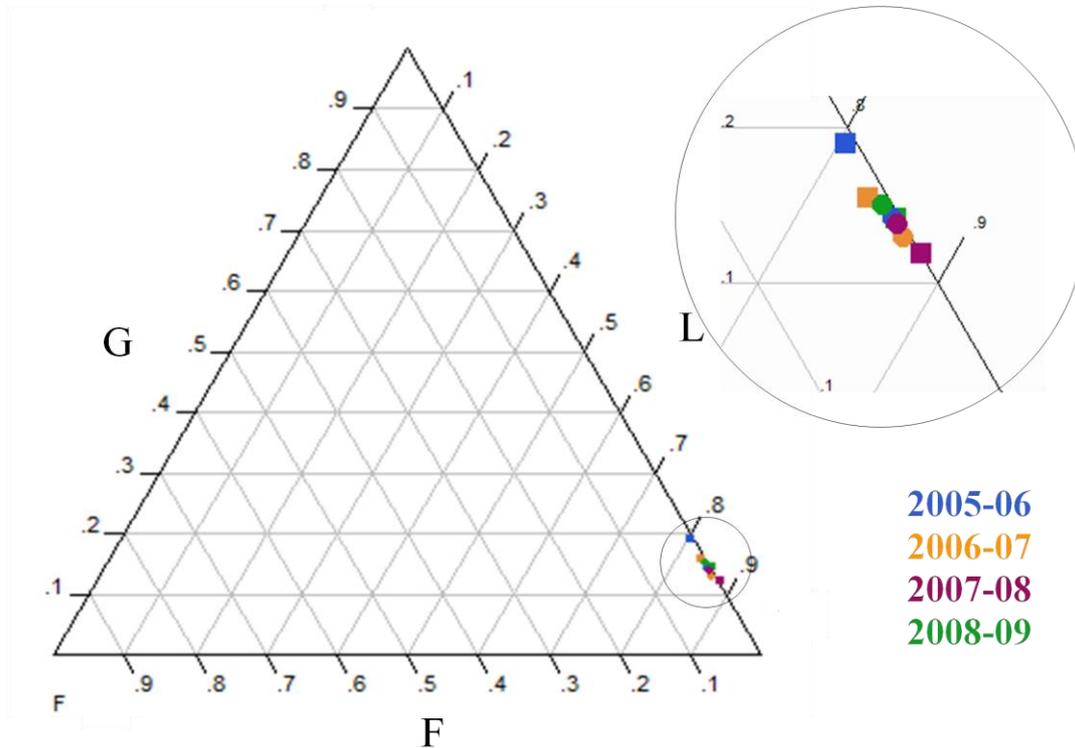


Figura 12. Localización de las dos poblaciones de estudio, cada una con cuatro matrices anuales, en el triángulo demográfico. A “cuadros” y B “círculos”. Se muestran las elasticidades por proceso demográfico. G = crecimiento; L = supervivencia y F = fecundidad.

4.3. Simulaciones numéricas

Se observó que en todos los años los valores más altos de sensibilidad (de entre las entradas biológicamente posibles) correspondieron a la transición de semilla a la clase 1 (a_{21}), además de ser un proceso que no pudo ser evaluado directamente en el campo, por lo que se decidió modificar el valor de esta entrada para evaluar el efecto de este proceso biológico particular sobre la tasa de crecimiento poblacional mediante simulaciones numéricas utilizando las matrices promedio (Figura 13) y las matrices anuales (Anexo 2) para cada población.

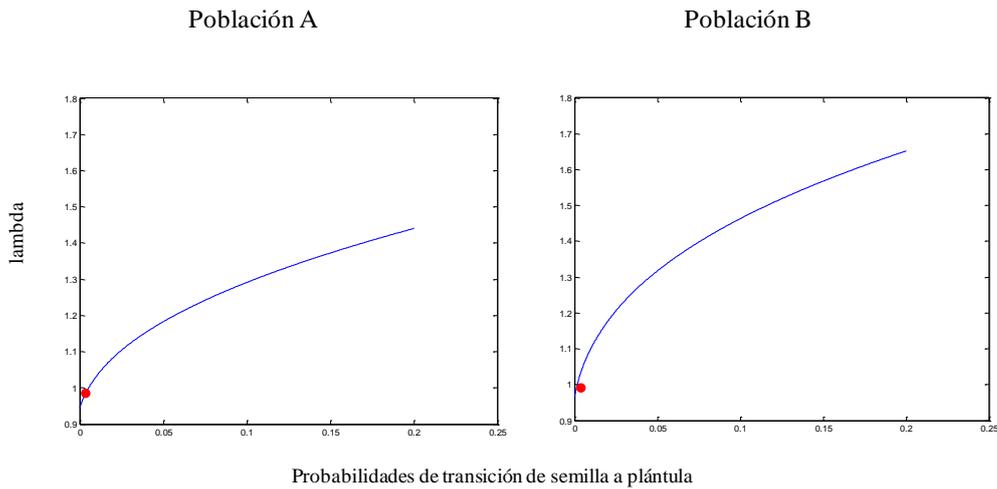


Figura 13. Resultados de las simulaciones numéricas para estimar el efecto de la transición de semilla a plántula (a_{21}) sobre la tasa intrínseca de crecimiento de las poblaciones de *Ariocarpus fissuratus* utilizando la matriz promedio. Los puntos indican los valores reales obtenidos en el análisis de proyección poblacional.

Como podemos observar, al aumentar los valores que corresponden a la transición de semilla a la clase 1, es decir, la germinación de semillas para transformarse en plántulas, el valor de λ presenta un incremento significativo en ambas poblaciones (Figura 13), siendo mayor en la población de baja densidad. Sin embargo, cabe resaltar que aún cuando se modifica con un valor cercano a cero, λ presenta valores iguales o mayores de uno (excepto en 2005-06), lo que sugiere que las poblaciones podrían mantenerse e incluso crecer con algo de reclutamiento.

4.4. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de cada categoría de tamaño

Las tasas intrínsecas de crecimiento (r) obtenidas para cada categoría de tamaño muestran que en la población A la clase 1 presenta un ligero crecimiento, contrario a lo que ocurre en la población B, donde r disminuye considerablemente para esa categoría. En la categoría 3 se observa decrecimiento en la población densa y crecimiento en la de baja densidad. En el resto de las categorías se observan decrecimiento en ambas poblaciones (Figura 14).

4.5. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de las tasas vitales

De acuerdo con el modelo utilizado para obtener el vecindario de cada individuo, se encontró que en la población A más del 60% de los individuos se encontraban acompañados al menos de un vecino, llegando a tener hasta 10 plantas vecinas por cuadro, mientras que en la población B cerca del 60% de las plantas (excepto en 2005) se encontraron de manera solitaria dentro de cada cuadro y el número máximo de vecinos fue 6 (Figura 15).

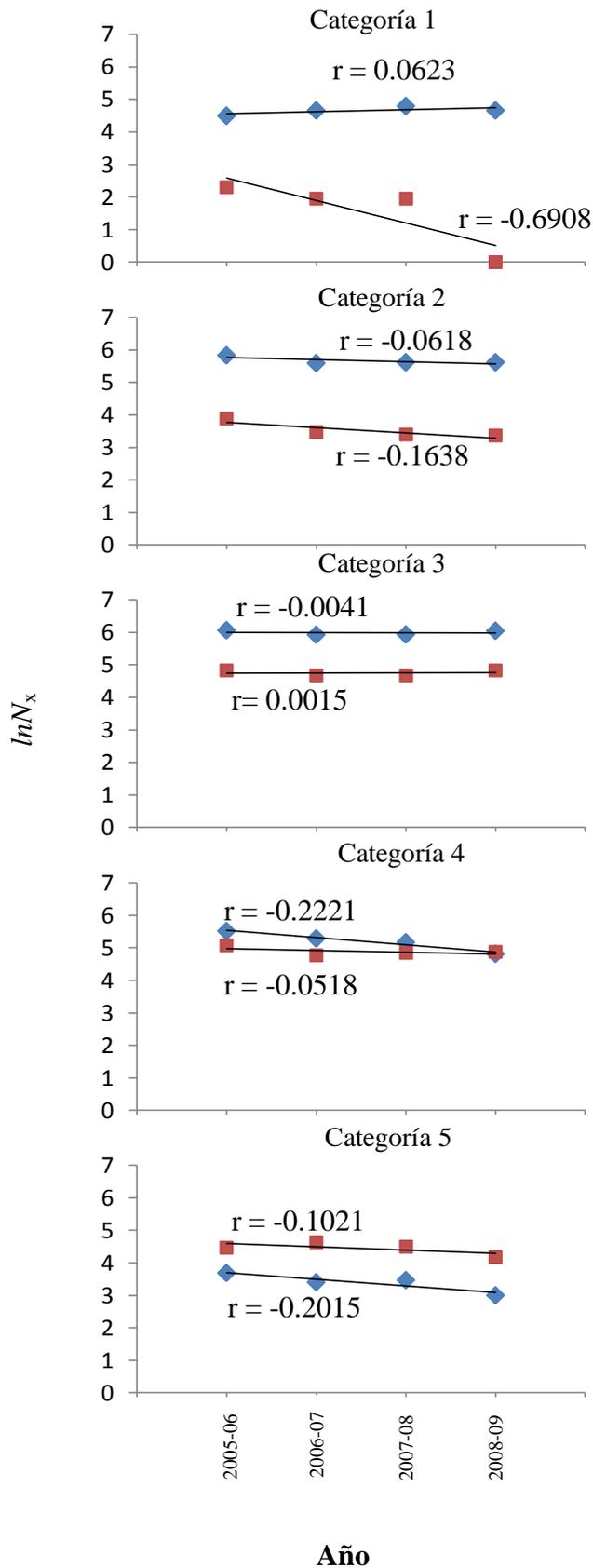


Figura 14. Relación entre la abundancia de cada categoría ($\ln N_x$) y el tiempo. La pendiente de las rectas ajustadas es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, r . Los rombos representan a la población A y los cuadros a la población B.

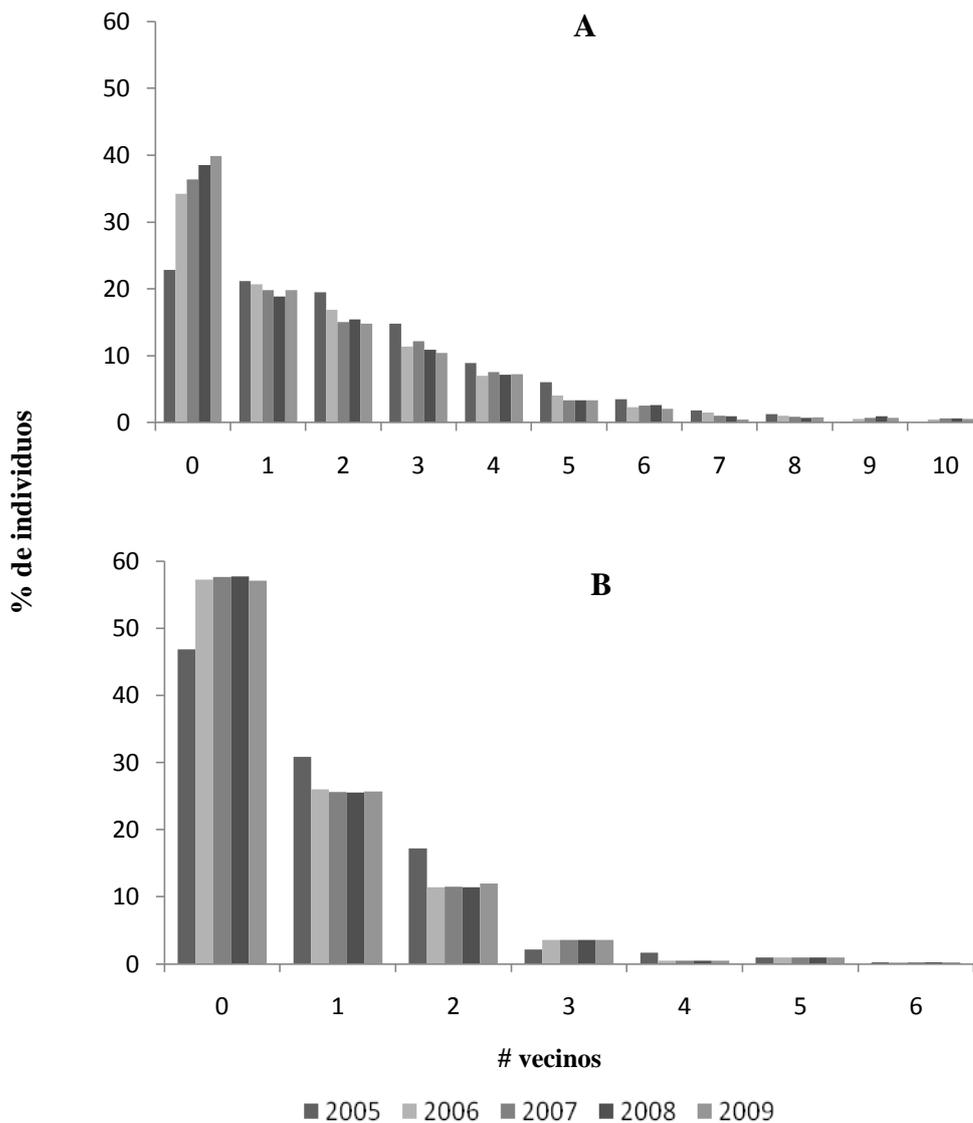


Figura 15. Histograma del número de plantas vecinas que acompaña a cada individuo de las poblaciones de alta (A) y baja (B) densidad de *A. fissuratus* dentro de los cuadros de 50×50 cm.

El área máxima de ocupación por vecindario (A_{max}) y el número de vecinos promedio para cada población se muestra en la Tabla 7. Las diferencias entre las poblaciones A y B no fueron significativas en cuanto al área máxima ocupada, a pesar de que en la población A sí existe una mayor cantidad de vecinos ($P < 0.001$).

Tabla 7. Área máxima de ocupación por vecindario (A_{max} en cm^2) y el número de vecinos promedio en las poblaciones de alta y baja densidad de *A. fissuratus*.

Año	Población A		Población B	
	A_{max}	# vecinos promedio	A_{max}	# vecinos promedio
2005	39.23	2.01	28.58	0.91
2006	31.01	1.79	28.71	0.80
2007	29.10	1.77	24.44	0.79
2008	27.62	1.73	25.05	0.78
2009	26.90	1.61	27.05	0.81

Los análisis de correlación entre los parámetros demográficos y la disponibilidad de espacio, mostraron que sólo en algunos casos el crecimiento individual (figura 16 a y f) y el número de individuos muertos por vecindario (figura 18 a, b, c, g, i y j) se encuentran significativamente correlacionados con la disponibilidad de espacio (Anexo 5), mientras que el número de estructuras reproductivas producidas por vecindario, si presentó correlaciones significativas con la disponibilidad de espacio en todos los años y en ambas poblaciones (figura 17, Anexo 5). Sin embargo los coeficientes de correlación no indican un efecto densodependiente negativo.

En el crecimiento individual (cambio en tamaño en mm de un año al siguiente; Figura 16) se observa que cuando hay una mayor disponibilidad de espacio ocurre un mayor cambio en el tamaño de los individuos (crecimiento y decrecimiento) que cuando el espacio se encuentra saturado, y en las figuras 16a y f se encontró una tendencia de incremento en el tamaño cuando hay mayor saturación de espacio ($P < 0.05$).

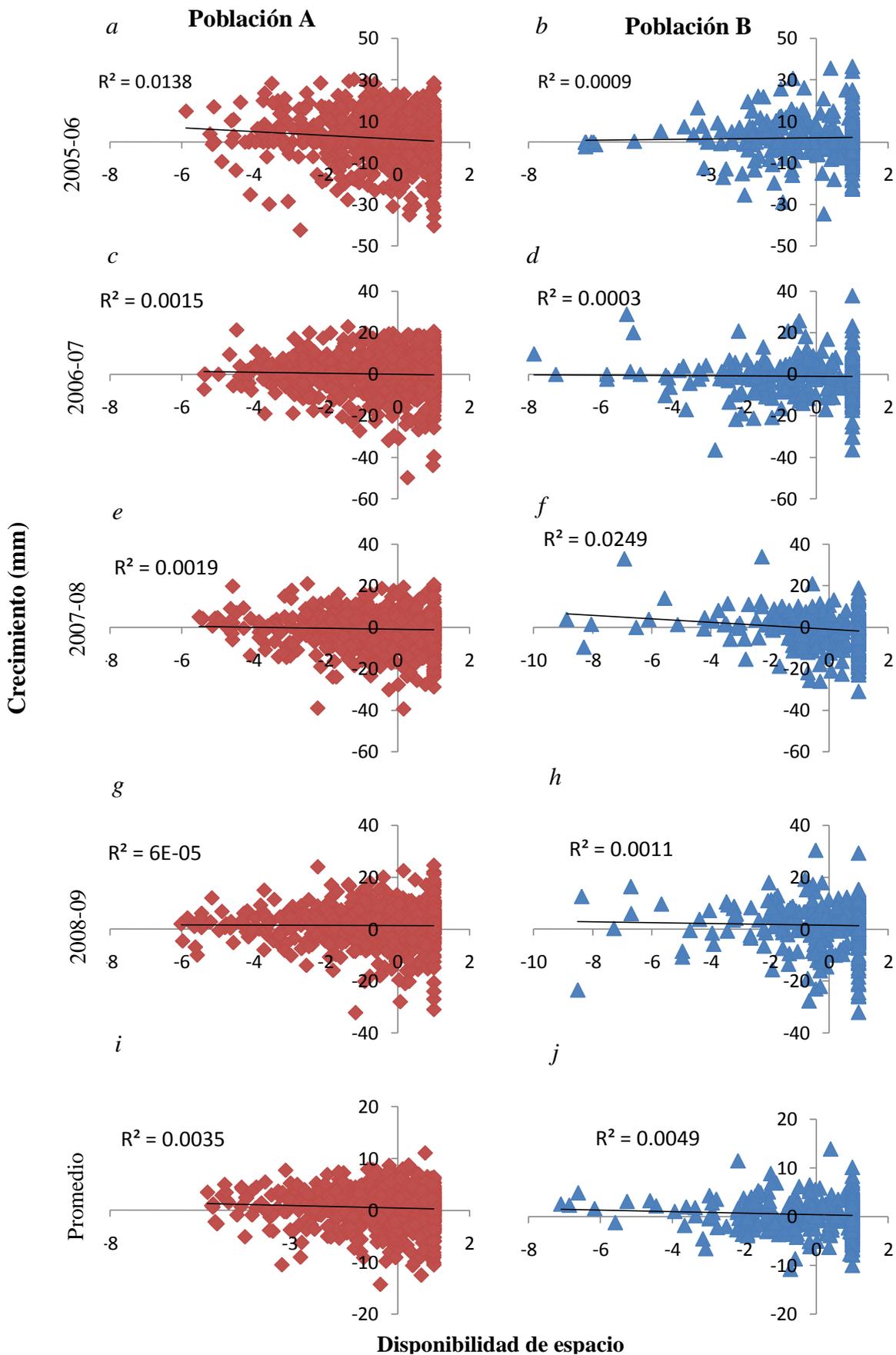


Figura 16. Relación del crecimiento (cambio en el diámetro de un año a otro) de los individuos con el espacio disponible en las dos poblaciones de estudio. La disponibilidad de espacio es menor cuando los valores se alejan de 1, mientras que existe mayor espacio libre cuando los valores son cercanos a 1.

En el proceso de fecundidad, considerada como el número de estructuras reproductivas por vecindario (Fig. 17), se observa un ligero patrón en el que la producción de estructuras reproductivas tendió a ser mayor cuando hay una menor disponibilidad de espacio.

Con respecto al número de plantas muertas por vecindario, al parecer no se vio afectada por la disponibilidad de espacio (Fig.18), ya que en algunos años se observó que el número de individuos muertos fue mayor cuando hay mayor espacio disponible (*e.g.* Fig.18 a, e, f) y en otros años cuando la disponibilidad de espacio era menor (Fig.18 g); no obstante, el número de muertos sí es mayor en la población de alta densidad. Se observa que en ambas poblaciones el número de individuos muertos fue mayor en áreas con mayor agregación de individuos, sin embargo no se notó que fuera mayor sobre alguna categoría específica (Anexo 7).

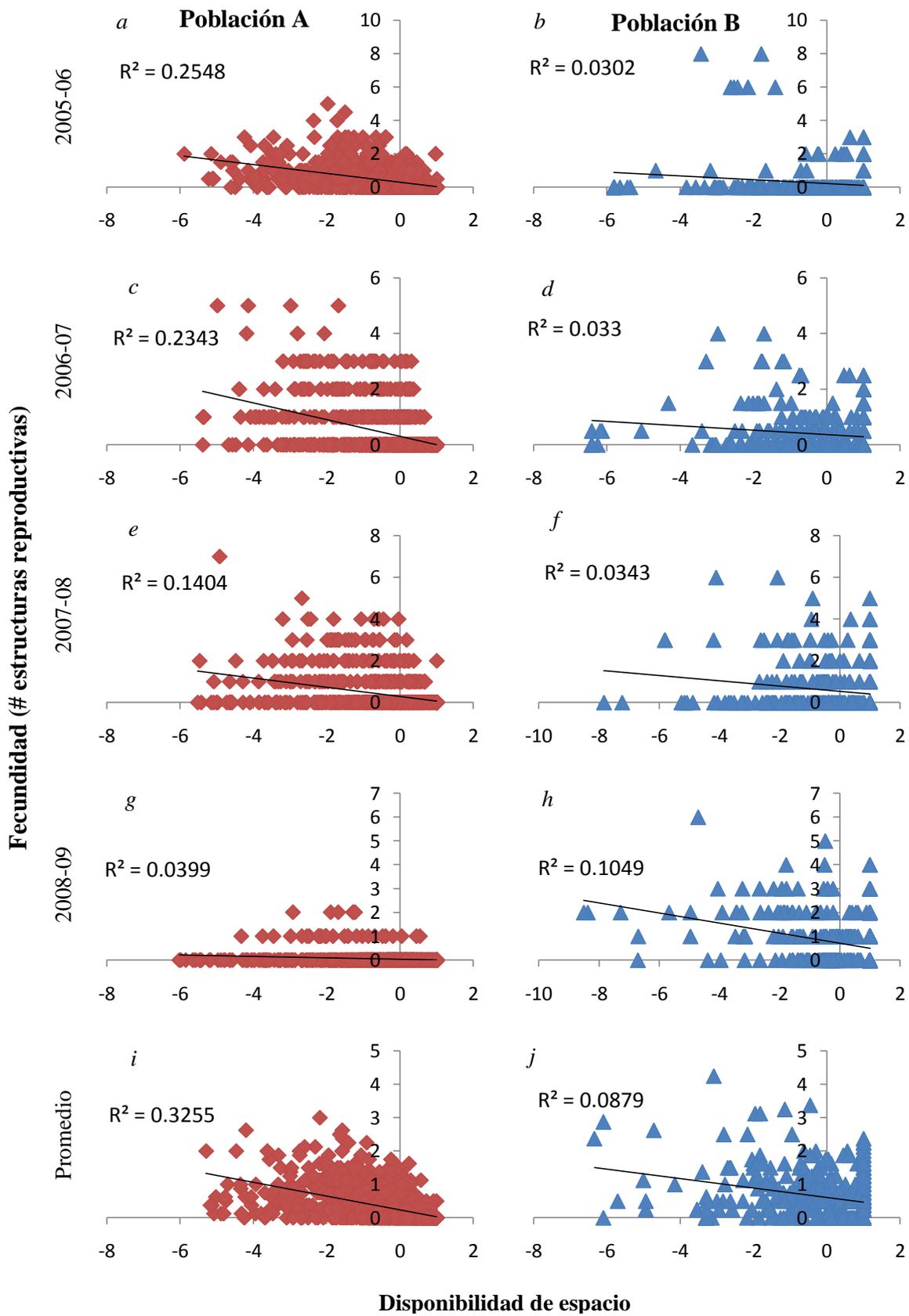
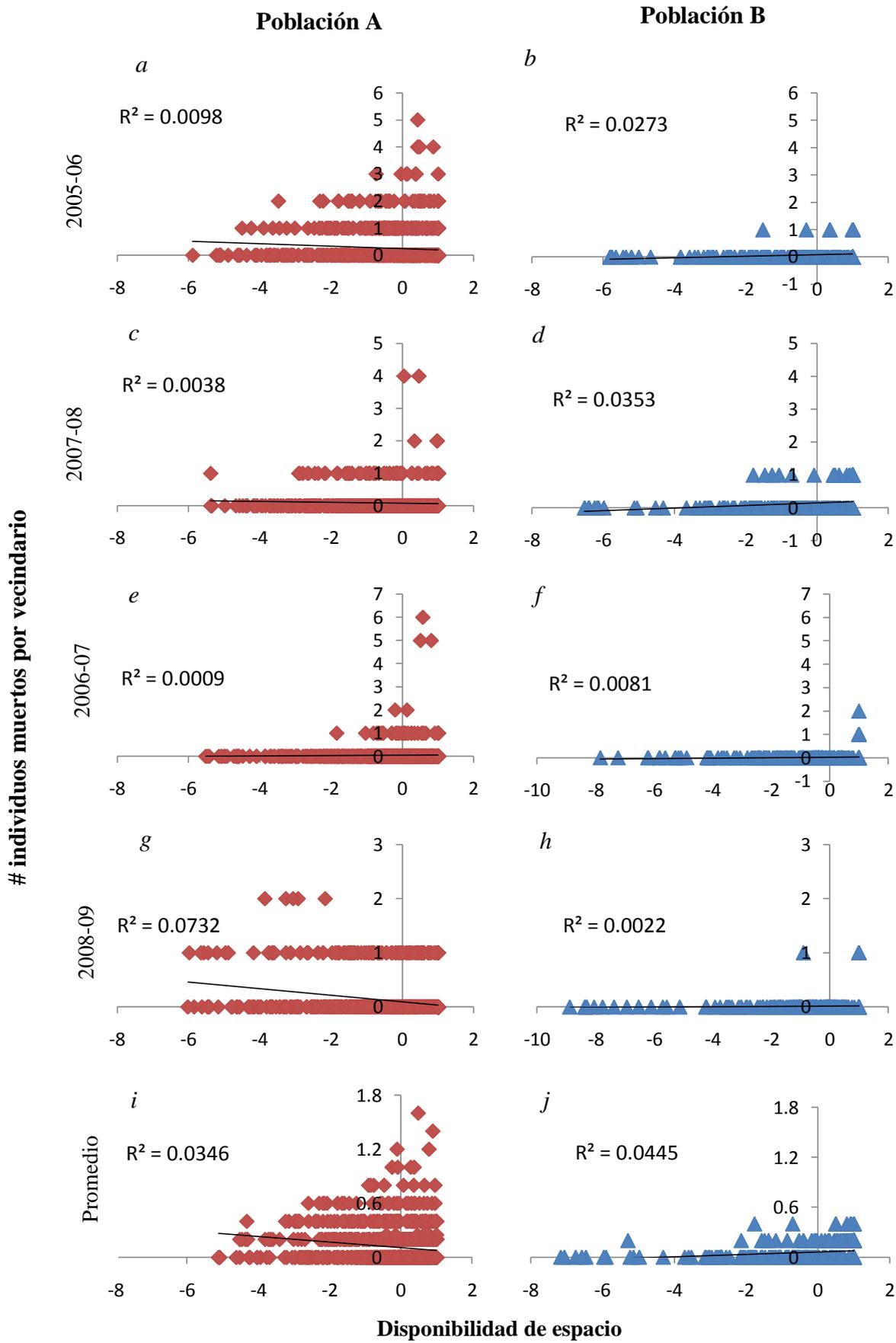


Figura 17. Relación del número de estructuras reproductivas por vecindario con la proporción de espacio disponible en las poblaciones de alta y baja densidad.



4.6. Características fisicoquímicas del suelo

En la población A la pendiente promedio es de 5.6° ($DE \pm 3.51$) con una orientación 20° NE, mientras que en el sitio B la pendiente es de 6.7° ($DE \pm 3.45$) con una orientación de 10° NE.

En las tablas 8 y 9 se presentan los valores promedio de las características físicas y químicas del suelo. Los valores de cada una de las muestras de suelo se encuentran en el Anexo 6. Se encontró que las poblaciones difieren en algunas características, por ejemplo, la densidad real y el porcentaje de porosidad fueron mayores en la población B, mientras que la densidad aparente y el contenido de magnesio y potasio fueron mayores en A

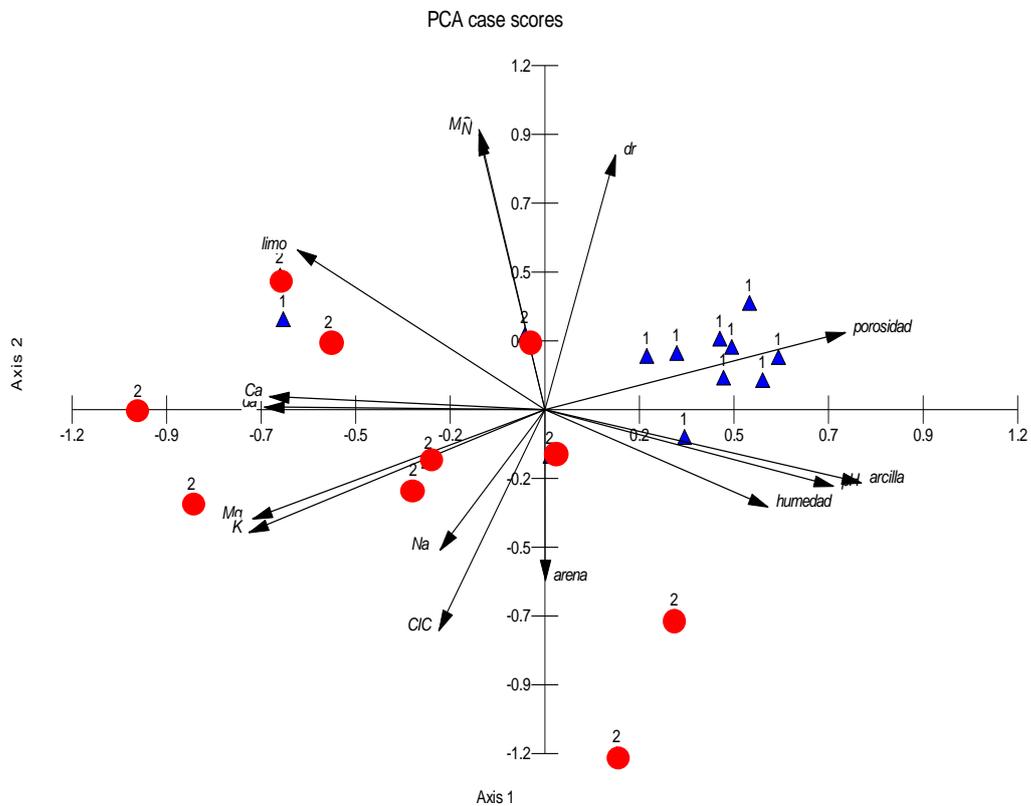
El análisis de componentes principales con los resultados del análisis de suelo (Figura 19) muestra la formación de dos grupos, los cuales corresponden a cada una de las poblaciones. Se observa el porcentaje de porosidad y el contenido de magnesio y potasio son las variables de mayor importancia relativa. La variación explicada por el primer componente es sólo del 36.16%, con el segundo componente se explica el 54.44% y es hasta el componente seis donde se obtiene un 91.3% de la variabilidad total contenida en la matriz de datos.

Tabla 8. Características físicas del suelo de las localidades de *Ariocarpus fissuratus* en las poblaciones de alta (A) y baja (B) densidad en el Valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila. Los * indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Población	% humedad	Densidad aparente *	Densidad real *	% Espacio poroso *	% arena	% limo	% arcillas	Textura (% del número de muestras)
A	9.87 ± 1.16	1.04 ± 0.07	2.23 ± 0.05	53.418 ± 2.48	50.8 ± 4.02	38.2 ± 7.15	11 ± 4.55	Franca (60%) Franca arenosa (40%)
B	10.90 ± 1.18	0.953 ± 0.08	2.304 ± 0.04	58.658 ± 2.73	48.8 ± 1.40	37.4 ± 2.12	13.8 ± 3.05	Franca (90%) Franca arenosa (10%)

Tabla 9. Características químicas del suelo de las localidades de *Ariocarpus fissuratus* en las poblaciones de alta (A) y baja (B) densidad en el Valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila. Los * indican diferencias significativas.

Población	pH	% Materia Orgánica	% C orgánico	%N	Ca (meq/100g)	Mg * (meq/100g)	Na (meq/100g)	K * (meq/100g)	Capacidad de intercambio catiónico (meq/100g)
A	7.7 ± 0.09	2.61 ± 0.98	1.51 ± 0.57	0.13 ± 0.05	54.35 ± 7.55	5.46 ± 2.35	2.37 ± 1.72	3.26 ± 3.0	34.942 ± 3.72
B	7.81 ± 0.15	2.86 ± 0.30	1.7 ± 0.17	0.14 ± 0.01	51.98 ± 2.94	2.03 ± 1.64	1.06 ± 0.50	2.5 ± 1.92	32.872 ± 2.37



Vector scaling: 2.16

Figura 19. Ordenación resultado del análisis de componentes principales de las características fisicoquímicas del suelo de *Ariocarpus fissuratus*. Los triángulos indican los valores de la población de baja densidad (B), mientras que los círculos representan la población de alta densidad (A). Los vectores (representado por flechas) indican la dirección en la que las variables varían a lo largo del espacio de dos dimensiones, el tamaño de estos vectores indica la magnitud relativa de la relación entre ellos.

5. DISCUSIÓN

5.1. Análisis demográfico

El análisis demográfico mostró que las poblaciones de *Ariocarpus fissuratus*, en el Valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila, se encuentran decreciendo o cercanas al equilibrio numérico, presentando valores de λ que van desde 0.84 (\pm 0.080) hasta 0.99 (\pm 0.090). Este comportamiento demográfico (valores de $\lambda \approx 1$) ha sido reportado en otras especies de la familia Cactaceae, sin importar la forma de crecimiento, como *Escontria chiotilla* (Ortega-Baes 2001), *Opuntia rastrera* (Mandujano *et al.* 2001), *Mammillaria crucígera* (Contreras y Valverde 2002), *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguín *et al.* 2002, 2005), *Mammillaria magnimamma* (Valverde *et al.* 2004), *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra *et al.* 2007) y *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano *et al.* 2007).

Las variaciones del valor de λ durante los años de muestreo pueden estar asociadas a diversos factores bióticos y abióticos. Algunos de los factores bióticos que posiblemente se encuentran limitando el crecimiento poblacional de *A. fissuratus* son la baja tasa de reclutamiento y la elevada mortalidad durante los primeros estadios del ciclo de vida, como ha sido reportado para otras especies de cactáceas, principalmente de forma de vida globosa o toneliforme (*e. g.* Godínez Álvarez *et al.* 1999; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Jiménez-Sierra *et al.* 2002; Valverde *et al.* 2004; Mandujano *et al.* 2007).

La germinación y el establecimiento son procesos cruciales en el ciclo de vida de una planta. Esta dinámica puede diferir entre especies con diferentes estrategias de historia de vida (Franco y Silvertown, 1996), siendo aún más importante para aquellas especies que no presentan crecimiento clonal (Forbis y Doak, 2004), y en ambientes áridos y semiáridos su éxito depende de diversos factores (Flores-Martínez *et al.* 2008).

En el estadio de semilla, el agua, la temperatura y la luz son algunos factores que pueden afectar su germinación (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Una vez como plántulas, las altas tasas de mortalidad se deben a que son altamente vulnerables a las condiciones ambientales como heladas severas, sequías prolongadas, temperaturas extremas y variación en la humedad, así como la depredación (Nobel 1989; Mandujano *et al.* 1998). En *A. fissuratus*, el efecto del ambiente puede verse incrementado ya que por lo general crece preferentemente en ausencia de las plantas nodrizas (Godínez *et al.* 2002) y, en el caso de las poblaciones estudiadas, la gran mayoría de los individuos se desarrolla en espacios abiertos.

En *A. fissuratus*, la transición de semilla a plántula es un proceso con el potencial de influir de manera importante en el crecimiento de las poblaciones de *A. fissuratus*. A través de las simulaciones numéricas, se observó que sí es un factor que limita el incremento de λ , ya que tan solo un incremento en la probabilidad de esta transición (valores aprox. de 0.0015 en B, y 0.004 en A; Fig. 13) las poblaciones incrementarían su tamaño. Existen algunos trabajos en donde se han realizado simulaciones en esta misma transición para la familia Cactaceae, en ellos se demostró la gran importancia que tiene el establecimiento de nuevos individuos para el crecimiento de las poblaciones (e.g. *Astrophytum ornatum* (Zepeda 2010), *A. capricorne* (Bravo 2011) *A. myriostigma* (López 2012), *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano *et al.* 2007), *Opuntia macrocentra* (Mandujano *et al.* 2007b), en los cuales pequeñas variaciones en esta transición pueden incrementar de manera significativa la tasa de crecimiento poblacional.

Se ha sugerido que en las cactáceas el reclutamiento de nuevos individuos se presenta en pulsos, los cuales generalmente se encuentran asociados con condiciones favorables para la germinación y el establecimiento (Mandujano *et al.* 2001, Esparza-

Olguín *et al.* 2002). Siendo *A. fissuratus* una especie de ciclo de vida largo, resulta probable que durante el periodo de estudio no hayan existido las condiciones óptimas para que se diera un mayor índice de reclutamiento.

La variabilidad ambiental, en diversos factores abióticos es común en los ambientes desérticos; en este caso determinada entre otras cosas por las escasas y variables precipitaciones y las altas fluctuaciones de temperatura características de los ambientes áridos (Mandujano *et al.* 2007). Estas condiciones ambientales desfavorables tienen un efecto directo sobre el crecimiento individual de *A. fissuratus*, ya que las plantas responden con una reducción en su tamaño mediante la pérdida de tubérculos. Este comportamiento es común en el género *Ariocarpus* (Mandujano *et al.* 2007; obs. personal).

Además de estos factores, posiblemente las características fisicoquímicas del suelo podrían estar influyendo en la dinámica poblacional de *A. fissuratus* y contribuir a las diferencias de densidad entre las dos poblaciones. Se encontró que existen algunas diferencias en las características edafológicas, como son la densidad edáfica aparente y la densidad edáfica real, las cuales determinan el porcentaje de porosidad. Esta propiedad es muy importante porque influye en la capacidad de filtración y retención del agua, así como en el movimiento del aire y los nutrientes (Muñoz *et al.* 2000). El suelo de la población de menor densidad (B) presentó una mayor porosidad, por lo que posiblemente sus suelos presentan una menor retención de humedad, lo cual podría influir en la cantidad de individuos presentes. Sin embargo, una menor porosidad también presenta desventajas, ya que puede reducir la germinación y el desarrollo radicular de las plantas (Muñoz *et al.* 2000).

También se encontraron diferencias en el contenido de magnesio y potasio en los suelos de ambas poblaciones. El Mg es un macronutriente esencial para las plantas, pues

forma parte de la molécula de la clorofila, influyendo directamente en la fotosíntesis. Por otra parte, el K interviene en funciones importantes como por ejemplo en la formación y transferencia de azúcares, en la regulación de la pérdida de agua dentro de las células y en la velocidad de las reacciones enzimáticas (Muñoz *et. al.* 2000). La concentración de estos nutrientes fue mayor en la población A, lo que quizá explica las mayores densidades en este sitio.

La pedregosidad es una característica importante del suelo en donde crece *A. fissuratus*, pues las rocas pueden tener una función protectora. Se ha reportado que las rocas pueden actuar como nodrizas, ya que crean microhábitats que amortiguan las condiciones ambientales extremas, reduciendo la radiación solar y la temperatura, disminuyendo la pérdida de humedad del suelo, dando lugar a condiciones que favorecen la germinación de semillas, así como el establecimiento y crecimiento de plántulas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Peters *et al.*, 2008). La función nodriza de las rocas presenta algunas ventajas sobre las plantas nodriza, ya que las rocas no generan interacciones negativas, como la competencia por recursos cuando éstos son limitados, y no atraen la presencia de herbívoros o patógenos (Hausmann *et al.* 2010). Peters y cols. (2008) realizaron una revisión sobre algunas especies de cactus que se encuentran asociadas a rocas, entre ellas se encuentran *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus thurberi*, *Cereus calcirupicola* y *Astrophytum asterias*, además, evaluaron esta asociación en algunas especies de *Mammillaria*. Estos autores concluyen que la asociación de plantas con rocas es más común de lo que se pensaba, sobre todo en especies de cactus globosos, y que una de las razones por las cuales existe una mayor preferencia a asociarse con rocas que a alguna otra especie, es que las plantas nodrizas pueden reducir la cantidad de radiación fotosintéticamente activa.

Probablemente por estas razones y debido a su forma de crecimiento, *A. fissuratus* no necesita establecer una asociación de nodricismo con alguna otra especie. No obstante, habría que evaluar si la pedregosidad del suelo pudiera afectar el establecimiento de las plántulas y el crecimiento de los individuos, ya que el terreno en las poblaciones estudiadas presentan una ligera pendiente (A= 5.2° (\pm 3.5), B= 6.7° (\pm 3.4)), y en época de lluvias puede ocurrir un arrastre de rocas, y por lo tanto llevarse consigo a las plántulas, o bien cubrir a los individuos impidiéndoles el paso de luz, y por lo tanto afectando su tasa fotosintética.

Además de las diferencias edafológicas posiblemente existen otros factores que influyen en las diferencias de densidad y en la dinámica poblacional de *A. fissuratus*. Si las diferencias encontradas entre las dos poblaciones fueran atribuidas exclusivamente a estas diferencias edáficas, entonces probablemente la población A es la que presenta mejores condiciones para el desarrollo de *A. fissuratus*, lo que podría reflejarse en la alta abundancia de los individuos; sin embargo, a pesar de que en este sitio aparentemente existen mejores características edafológicas (mayor cantidad de nutrientes *e.g.* Mg y K, y menor porosidad) el tamaño promedio de los individuos es menor que en la población B, lo que sugiere la existencia de otros factores, como por ejemplo algunas interacciones bióticas como la competencia intraespecífica por recursos. Además *A. fissuratus* es la especie con mayor distribución geográfica de su género (Aguliar-Morales *et al.* 2011), lo que refleja que es una especie que no presenta una especialización tan alta a un tipo de suelo determinado para su desarrollo y crecimiento, como su especie hermana *A. kotschoubeyanus*.

Sin embargo, la competencia es fenómeno que puede ser difícil de detectar en la naturaleza (Andrewartha y Birch 1954, en Hixon *et al.* 2002), sobre todo en ambientes donde existe una escasez de recursos, condiciones climatológicas extremas y una alta

variabilidad ambiental, por lo que en este tipo de comunidades la existencia de ésta ha sido muy controversial (Fowler 1986). No obstante, existen diversos estudios en los que se ha demostrado la existencia e importancia de la competencia en regiones áridas y semiáridas (Yeaton y Cody 1976; Phillips y MacMahon 1981; Fowler 1986; Welden *et al.* 1988; Tilman 1989; Pantastico-Caldas y Venable 1993; Briones *et al.* 1998; Ebert 2006). Aún cuando la competencia en ocasiones sea poco frecuente, puede desempeñar una función importante en la estructuración de las comunidades y en la regulación de las poblaciones (Fowler 1986).

En el caso de las poblaciones estudiadas de *A. fissuratus*, los valores de λ fueron similares entre las dos poblaciones durante los años de estudio, por lo que la densidad no aparece como un factor que afectara de manera directa el crecimiento poblacional. La tendencia al decrecimiento refleja una condición abiótica perjudicial a nivel de la región, en la que la densidad no tiene un efecto muy claro. Sin embargo, existen ciertas características entre las poblaciones que sugieren que la densidad, junto con otros factores (*e. g.* características edafológicas, clima, humedad) pueden tener un efecto dentro de cada población más que entre ellas, conduciendo a diferentes estrategias de historia de vida como respuesta a estas presiones.

5.1.1. Estructura de la población

La estructura poblacional en cada sitio fue diferente entre las poblaciones. La abundante presencia de individuos de tallas medianas (clases 2 y 3) en la población A y la poca frecuencia de individuos grandes, aún cuando en este sitio se presentan mejores condiciones edafológicas, sugieren la posible existencia de competencia intraespecífica por la adquisición de recursos (Harper 1977; Antonovics y Levin 1980), teniendo un efecto sobre el crecimiento de cada individuo. Mientras que en la población B la mayor proporción corresponde a las clases de tamaño mayores (clases 3, 4 y 5), probablemente

la competencia sea menor debido a que hay menor número de individuos, y la baja frecuencia de individuos pequeños puede ser resultado de un bajo reclutamiento.

5.1.2. Valores reproductivos

El valor reproductivo de *A. fissuatus* se incrementa con el tamaño de los individuos, lo cual se ha observado que ocurre de manera general en plantas y en otras especies de cactus (e.g. *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano 2007), *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra *et al.* 2007), *Mammillaria crucigera* (Contreras y Valverde 2002), *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguín *et al.* 2002) y *Opuntia macrocentra* (Mandujano 2007b)), debido a que los individuos de mayor tamaño presentan mayores probabilidades de sobrevivir y por lo tanto pueden invertir mayor cantidad de recursos a la reproducción (Stearns 1992). Esto corresponde con los resultados obtenidos, en los que los mayores valores reproductivos se presentaron en la población B, donde la mortalidad es menor y el tamaño promedio de los individuos es mayor que en la población A. Además si se considera que las plantas se encuentran espacialmente más distantes entre sí, la probabilidad de competencia intraespecífica es menor y por lo tanto puede que se asigne mayor cantidad de recursos a la reproducción.

5.2. Análisis de sensibilidad y elasticidad

Los análisis de sensibilidad mostraron que las mayores presiones selectivas recaen principalmente sobre la transición de semilla a la categoría 1 (plántula), ya que este estadio es altamente vulnerable ante las condiciones que lo rodean (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000). Seguida de esta categoría, aunque con valores mucho menores, se encuentran las categorías 2 y 3 en la población A y las 3 y 4 en la población B. Las presiones selectivas sobre estas categorías probablemente se deban a que son individuos reproductivos que aún no alcanzan su mayor tamaño, y posiblemente ocurra un *trade-off* entre la fecundidad y el crecimiento, es decir, que las plantas asignen mayores recursos

a la reproducción, “sacrificando” el incremento de tamaño. Stearns (1992) describe a este *trade-off* como uno de los más frecuentes, y menciona algunos ejemplos con especies animales y vegetales. Este compromiso de historia de vida se hace aparente en los análisis de elasticidad, en el triángulo demográfico (Silvertown *et al.* 1993) se observa un aumento en el crecimiento cuando disminuye la supervivencia, y este mecanismo es más evidente en la población de alta densidad.

Los análisis de elasticidad por categoría de tamaño revelan que son las categorías 2 y 3 de la población A y las clases 3, 4 y 5 en B las que contribuyen de manera más importante al crecimiento de la población. Este patrón en el que las categorías de tamaño correspondientes a los adultos contribuyen en mayor medida al valor de λ , más que los estadios de plántulas y juveniles, ha sido encontrado en diferentes especies de cactáceas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003), como es el caso de *Mammillaria crucigera*, *Opuntia rastrera*, *Astrophytum myriostigma* (Contreras y Valverde 2002; Mandujano 2001; López-Flores 2012). Además, cabe resaltar que la baja contribución del estadio de plántula a λ , también pueda deberse a que solo fue considerada una plántula para la estimación de esta categoría. Sin embargo, no se observó reclutamiento durante el estudio.

Las elasticidades por proceso demográfico muestran que la permanencia en la misma categoría es el proceso de mayor importancia para *A. fissuratus*, lo cual es una característica en los organismos con mayor longevidad (Silvertown *et al.* 1993; Godínez-Álvarez *et al.* 1999; Silva-Matos *et al.* 1999; Mandujano *et al.* 2001; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Rosas-Barrera y Mandujano 2002; Jiménez-Sierra *et al.* 2007) y, en este caso en particular, donde las condiciones ambientales son extremas y las plantas suelen estar sometidas a diversas condiciones estresantes, la supervivencia es un proceso de gran importancia. Posteriormente siguen los procesos de crecimiento y

retrogresión a clases menores, siendo la fecundidad el proceso demográfico que contribuye en menor medida al incremento de λ .

La retrogresión posiblemente es un proceso que incrementa las probabilidades de supervivencia de *A. fissuratus*. Las plantas de esta especie tienen la capacidad de contraer sus raíces o tallos para protegerse de las altas temperaturas (Garrett 2010), las cuales pueden superar los 70°C en la superficie del suelo (Nobel *et al.* 1986). Este mecanismo le permite posicionar parte de su estructura por debajo de la superficie del suelo, ayudándole a reducir la pérdida de agua (Garrett 2010), como se ha demostrado en dos especies de *Lithops* (Aizoaceae) (Eller y Ruess, 1982). En condiciones naturales se ha observado que *A. fissuratus* reduce su tamaño a través de la eliminación de tubérculos (obs. personal), como también ha sido reportado en *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano *et al.* 2007). La retrogresión es un proceso presente en diversas especies de cactáceas, y se ha asociado a condiciones desfavorables o como resultado de algún tipo de daño (e.g. depredación) (Mandujano *et al.* 2001, 2007, 2007b; Contreras y Valverde 2002; Jiménez-Sierra *et al.* 2007; López-Flores 2012).

5.3. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de cada categoría de tamaño

Las tasas intrínsecas de crecimiento (r) calculadas en cada una de las categorías (figura 14), mostraron que en la población A posiblemente existen las condiciones propicias (e. g. las características fisicoquímicas del suelo) que favorecen el reclutamiento de nuevos individuos, ya que se observó que esta categoría se ha venido incrementado a través del tiempo ($r= 0.062$), contrario a lo que ocurre en B, donde ha ocurrido un decrecimiento considerable, sin embargo, este hecho parece no se refleja en la tasa de crecimiento poblacional (λ).

Algunos trabajos reportan que durante los primeros estadios de desarrollo, las plantas pueden verse favorecidos a altas densidades, sin embargo, conforme se van desarrollando el efecto se invierte, causando efectos negativos sobre el crecimiento y/o supervivencia (Hubbell *et al.* 1990; Blundell y Peart 2004; Ramula y Buckley 2009).

El resto de las categorías (excepto la clase 3 de la población B) presentan un decrecimiento en ambas poblaciones, siendo mayor el decrecimiento de las categorías 1 y 2 en el sitio B, mientras que en A el mayor decrecimiento se presenta en las clases de mayor tamaño, por lo que la densidad no es un factor que muestre un efecto sobre estas categorías.

5.4. Comparación entre poblaciones de las tendencias numéricas de las tasas vitales

A través de los análisis matriciales y del modelo del vecindario con la disponibilidad de espacio, se encontró que la densidad no es un factor que influye de manera directa sobre el crecimiento poblacional y las tasas vitales de *A. fissuratus*, pero posiblemente influye dentro de las poblaciones, generando diferentes estrategias de historia de vida, que permiten a esta especie mantenerse bajo diferentes presiones ambientales.

En relación al crecimiento individual, no se encontraron diferencias significativas entre poblaciones ($P = 0.53$), sin embargo, el tamaño promedio de los individuos y la estructura poblacional en cada sitio, sugieren que el crecimiento posiblemente sea afectado indirectamente por la densidad, ya que con un mayor número de individuos, la disponibilidad de recursos disminuye (*e.g.* espacio, nutrientes, disponibilidad de agua) y probablemente ocurra competencia intraespecífica; en cambio, si hay una menor cantidad de individuos entonces la disponibilidad de recursos puede ser mayor, y por lo tanto, las plantas tienen mayores probabilidades de incrementar su tamaño (Goldberg *et al.* 2001).

Diversos trabajos han reportado efectos densodependientes negativos sobre el crecimiento. Miriti y cols. (2001) evaluaron una población de *Ambrosia dumosa* bajo los criterios de presencia y ausencia de vecinos, encontrando que el crecimiento de las plantas era mayor en aquellos individuos que se encontraban aislados, comparado con aquellos que presentaban vecinos cercanos. En *Digitalis purpurea* se encontró que la tasa de crecimiento estaba negativamente relacionada con la densidad, siendo el efecto mayor cuando se encontraba cerca de vecinos de la misma especie (Sletvold 2005). En *Shorea quadrinervis*, una especie arbórea tropical, se encontró que los individuos juveniles presentaban un mayor número de hojas en sitios donde la densidad de adultos era menor, teniendo un mayor crecimiento y supervivencia (Bludell y Peart 2004).

Por otra parte, el número de individuos muertos por vecindario mostró una correlación significativa con la disponibilidad de espacio sólo en algunos años (Figura 18), con una ligera tendencia a incrementarse cuando hay un mayor nivel de ocupación en la población A. Sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticas en el número de individuos muertos por vecindario entre las poblaciones (Tabla 3), lo que indica que la mortalidad es afectada por la densidad, pero a nivel de vecindario, en ambas poblaciones hay individuos con vecindarios llenos y también vacíos, por lo que tienden a presentar mortalidades similares a nivel del promedio a la escala pequeña. Las causas de mortalidad se desconocen con certeza. En campo se observó que algunos individuos presentaban larvas en su interior, lo que causó la muerte de algunas plantas; en otros casos solo se encontraban huecos en lugares en los que se encontraban individuos marcados, lo que sugiere la existencia de saqueo o posible depredación, lo cual confunde el poder de resolución de los análisis.

La producción de estructuras reproductivas tendió a incrementarse cuando la ocupación del vecindario fue mayor en las dos poblaciones (Figura 17). Esta tendencia

posiblemente se debe a que *A. fissuratus* es una especie que requiere de polinizadores para producir frutos (es polinizada principalmente por las abejas *Apis mellifera* y *Diadasia* sp) (Martínez-Peralta 2007), y se ha reportado que en la polinización mediada por animales, existe una tendencia de los polinizadores de moverse entre flores cercanas y entre plantas vecinas, optimizando la adquisición de recursos visitando un mayor número de flores por unidad de tiempo, lo que los lleva a moverse preferentemente entre flores y plantas contiguas antes de desplazarse hacia flores lejanas. Por lo que la densidad y la distribución espacial de las plantas reproductivas determinan la distancia a la que es dispersado el polen de una planta en particular (Pyke 1978; Cabrera 2011). Cuando existe una mayor densidad de flores la frecuencia de visitas de los polinizadores se puede incrementar, aumentando el éxito reproductivo porque se exporta más polen entre individuos y la diversidad genética de la progenie sería mayor (De Jong y Klinkhamer 1994; Martínez-Peralta 2007).

Por otra parte, el número de estructuras reproductivas producidas de manera individual y por vecindario, no fueron estadísticamente diferentes entre poblaciones (Tabla 3), como se esperaba. Sin embargo, si se considera el número de plantas presentes en cada población, se puede inferir que los individuos de la población B, producen mayor número de estructuras reproductivas, lo cual se puede relacionar con el tamaño de éstos, ya que en *A. fissuratus* se ha encontrado una correlación positiva entre el tamaño de la planta y el número de flores producidas (Martínez-Peralta 2007). Esto les puede dar la ventaja de atraer a los polinizadores, e incrementar las probabilidades de que sus flores sean polinizadas exitosamente y que produzcan frutos, ya que al haber una mayor separación espacial entre individuos, las probabilidades de que sus flores sean visitadas se reducen, y posiblemente sea por esta razón que asignen mayor cantidad de recursos a la producción de flores. En cambio, en la población A, el número de

individuos presentes hace que la producción de estructuras reproductivas no sea diferente de B.

También se encontró que el número de semillas promedio fue mayor en la población B, pero las diferencias entre poblaciones no fueron significativas. Resultaría conveniente incrementar el número de muestras para corroborar si la producción de semillas difiere entre sitios, ya que se ha sugerido que cuando el tamaño de la población es alto, el número de semillas producidas por planta es menor que cuando el tamaño de la población es menor (Smith 1983b; Ehrlich y Roughgarden 1987).

Otro aspecto en el que difirieron las dos poblaciones fue la categoría en la cual comienzan a contribuir a la fecundidad. El hecho de que en la población A los individuos de la categoría 1 sean reproductivos, mientras que en B lo sean hasta la categoría 2, probablemente se deba a que en este sitio existen mayores probabilidades de retrogresión, lo que sugiere que debido a la reducción de tamaño de las plantas de *A. fissuratus* (ya sea resultado de las condiciones ambientales y/o de la competencia), se haya encontrado que los individuos de la categoría 1 contribuyan a la fecundidad, y no a que ocurra una madurez sexual temprana, ya que se ha reportado que *A. fissuratus* comienza a ser reproductivo cuando alcanza un diámetro de aproximadamente 4 cm (Martínez-Peralta 2007). Además, la presencia de lana en esta especie puede ser un indicador de la madurez sexual de las plantas, y en los muestreos realizados, se encontró que los individuos con un diámetro mayor a 3.5 cm, presentaban esta característica. Sin embargo, se desconoce si esta reducción de tamaño cause una disminución en su fecundidad. Los estudios en los que reportan la retrogresión como un proceso que contribuye al crecimiento poblacional (Mandujano *et al.* 2001, 2007, 2007b; Contreras y Valverde 2002; Jiménez-Sierra *et al.* 2007; López-Flores 2012), no evalúan de manera

directa el efecto de este proceso sobre la fecundidad; los resultados solo sugieren que la reproducción de estos individuos puede verse disminuida.

Los resultados obtenidos en este trabajo, demuestran que las poblaciones de *A. fissuratus* no se encuentran reguladas de manera densodependiente, como se esperaba, sin embargo no hay que descartar que en algún momento lo sean, ya que se ha propuesto que la densodependencia puede ser temporal, es decir, que es un proceso que no necesariamente está presente en todo momento (Hassell 1986; Turchin 1995), pero es esencial en algún tiempo y lugar para la persistencia de las poblaciones (Hixon y Carr 1997; Sale y Tolimeri 2000; Hixon 2002).

Las diferencias encontradas en las poblaciones (tanto la densidad, como algunas de las características demográficas) pueden atribuirse principalmente a las características edafológicas de cada sitio, pero también es posible que otros factores se encuentren influyendo en estas diferencias.

Además hay que destacar que la presencia de vecinos es un factor importante que influye en las plantas, en todos los niveles de organización, desde el nivel individual hasta el nivel de comunidad (Hubbell *et al.* 1990; Miriti *et al.* 2001; Goldberg *et al.* 2001), y que las tendencias observadas van en el sentido que predice la densodependencia, teniendo consecuencias positivas y negativas que varían en un rango que puede ser desde una facilitación hasta una competencia extrema (Antonovics y Levin 1980; Miriti *et al.* 2001), y pueden estar determinadas por la disponibilidad de recursos.

Por estas razones, es probable que la densidad se encuentre influyendo de manera indirecta dentro de las poblaciones de *A. fissuratus*, más que entre éstas, y no necesariamente causando efectos negativos, ya que existen algunos procesos demográficos que aparentemente pueden verse favorecidos con una mayor densidad;

esto sin excluir la importancia que tienen otros factores, por ejemplo, la cantidad de recursos disponibles en el ambiente, las características fisicoquímicas del suelo, así como de las interacciones intra e inter-específicas, que en conjunto contribuyen en la evolución de las historias de vida (Takada y Nakajima 1992; Reznick *et al.* 2002).

Es interesante ver cómo esta especie ha desarrollado diferentes estrategias de historia de vida, que le han permitido adaptarse de alguna manera ante diferentes condiciones, en este caso a las características ambientales y a la densidad, y aunque las tasas de crecimiento poblacional no indiquen un crecimiento, ambas poblaciones se mantienen cercanas al equilibrio. Sin embargo, este trabajo solo da una aproximación de lo que realmente sucede en la compleja dinámica poblacional de *A. fissuratus*, aún faltan muchas cuestiones por revisar y analizar para definir con mayor precisión cuáles serían las condiciones adecuadas que favorezcan la persistencia y viabilidad de las poblaciones de *A. fissuratus*.

6. CONCLUSIONES

Las poblaciones de *Ariocarpus fissuratus* estudiadas en el Valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila, no presentaron evidencia de densodependencia. Las diferencias en la densidad de las poblaciones, posiblemente se deban principalmente a las características edafológicas de cada sitio, ya que se encontró que la población densa aparentemente presenta mejores características (mayor porcentaje de porosidad y mayores cantidades de magnesio y potasio) que favorecen una mayor abundancia de individuos.

Las tasas intrínsecas de crecimiento poblacional (λ) mostraron que las poblaciones de *A. fissuratus*, se encuentran decreciendo o cercanas al equilibrio numérico.

Los análisis matriciales de proyección poblacional y el modelo basado en la ocupación del vecindario no demostraron evidencia de densodependencia en ninguna tasa vital; así como tampoco se encontró un efecto de la densidad sobre las diferentes categorías de tamaño, excepto la categoría 1, la cual al parecer es favorecida a mayor densidad.

Aunque no se encontró evidencia contundente de densodependencia, existen ciertas características como el tamaño promedio de los individuos, las probabilidades de crecimiento y retrogresión, la categoría en la cual los individuos comienzan a reproducirse, los valores de fecundidad, entre otras, que sugieren que la densidad posiblemente influya de manera indirecta sobre éstas características, siendo la competencia intraespecífica generada por la limitación de recursos, el posible mecanismo que determine tales diferencias entre las poblaciones, aunado con las características edafológicas y los efectos causados por la variabilidad ambiental.

7. LITERATURA CITADA

- Aguilar-Morales G., C. Martínez.Peralta, T. Feria-Arrollo, J. Goluvov y M. Mandujano. 2011. Distribución geográfica del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 56: 49-63.
- Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park y K. P. Schmidt. 1949. Principles of Animal Ecology. W. B. Saunders, Philadelphia.
- Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press Inc.
- Antonovics, J. y D. A. Levin 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual review of ecology and Systematics* 11:411-452.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Third Edition. Blackwell Science Publications.
- Begon, M., y M Mortimer. 1995. Population ecology: A unified study of animals and plants. Cambridge. Blackwell Scientific Publications.
- Bertness, M. y R. M. Callaway. 1994 Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 191–193.
- Bishir, J. y G. Namkoong. 1992. Density-dependent dynamics in size-structured plant populations. *Journal of Theoretical Biology* 154: 163-188.
- Bludell, A. G. y D. R. Peart. 2004. Density-dependent population dynamics of a dominant rain forest canopy tree. *Ecology* 85: 704-715.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez Mejorada.1991. Las cactáceas de México. Vol. II. UNAM, México, D.F.
- Bravo, E. Y. 2011. Estudio demográfico de *Astrophytum capricorne* (A. Dietrich) Britton y Rose en Cuatro Ciénegas Cohahuila, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Briones, O., C. Montaña, E. Ezcurra. 1996. Competition between three Chihuahuan desert species: evidence from plant size–distance relations and root distribution. *Journal of Vegetation Science* 7:453–460.

- Briones, O., C. Montaña, E. Ezcurra. 1998. Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecologia* 116: 365-372.
- Cabrera, M. V. Características espaciales que afectan la distancia de dispersión de polen de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiff. (Cactaceae). Tesis Profesional. UNAM. México.
- Callaway, R.M. y L.R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78, 1958–1965.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Sinauer Associates Inc. Publishers.
- Cody, M. L. 1986. Structural niches in plant communities. En: Diamond J., Case T.J. (eds) Community ecology. Harper and Row, New York, pp 381-405
- CONABIO, Página en Internet. www.conabio.gob.mx
- Contreras, C. y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51: 89-102.
- De Jong, T. J. y P. G. L. Klinkhamer, 1994. Plant size and reproductive success through female and male function. *The Journal of Ecology* 82: 399-402.
- de Kroon, H., A Plaisier, J van Groenendael, H Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427–1431.
- Donohue, K. 2004. Density-dependent multilevel selection in the great lakes sea rocket. *Ecology* 85: 180-191.
- Ebert, T. A. 2006. Density dependent responses of cacti, *Cylindropuntia bigelovii* and *C. echinocarpa* (Cactaceae), in the desert of Southern California, USA. *Journal of Arid Environments*. 66:606-619.

- Ehrlich, P.R. y J. Roughgarden. 1987. *The Science of Ecology*. Macmillan, New York. 710p.
- Eller, B. M. y B. Ruess. 1982. Water relations of *Lithops* plants embedded into the soil and exposed to free air. *Physiologia Plantarum* 55: 329 – 334.
- Esparza-Olguín L, T. Valverde, E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103:349–359.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y M.C. Mandujano. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47: 229-245.
- Everitt, B.S. 1977. *The analysis of contingency tables*. Chapman and Hall. London.
- Flores-Martínez, A., G. I. Manzanero., M. Rojas-Aréchiga, M. C. Mandujano y J. Golubov. 2008. Seed age germination responses and seedling survival of an endangered cactus that inhabits cliffs. *Natural Areas Journal* 28:51-57.
- Forbis, T. A. y D. F. Doak. 2004. Seedling establishment and life history trade-offs in alpine plants. *American Journal of Botany* 9:1147–1153.
- Fowler, N. L. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions . *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:89-110.
- Fowler, N. L. 1995. Density-dependent demography in two grasses: a five-year study. *Ecology* 76:2145-2164.
- Fowler, N. L., R. D. Overath, y C. M. Pease. 2006. Detection of density dependence requires density manipulations and calculation of λ . *Ecology* 87: 655-664.

- Garrett, T. Y., C. V. Huynh y G. B. North. 2010. Root contraction helps protect the “living rock” cactus *Ariocarpus fissuratus* from lethal high temperatures when growing in rocky soil. *American Journal of Botany* 97: 1951–1960.
- Godínez-Álvarez, H., A.Valiente-Banuet, B. L.Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77:203–208.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173-203.
- Goldberg, D. E., R. Turkington, L. Olsvig-Whittaker, y A. R. Dyer. 2001. Density dependence in an annual plant community: variation among life history stages. *Ecological Monographs* 71: 423-446.
- Goodman, D. 1982. Optimal Life Histories, Optimal Notation, and the Value of Reproductive Value. *The American Naturalist* 119:803-823.
- Gotelli, N. J. 1991. Demographic models for *Leptogorgia virgulata*, a shallow water gorgonian. *Ecology* 72: 457-467.
- Gotelli, N. J. 2001. *A primer of ecology*. 3rd edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts.
- Grace, S. L., y W. J. Platt. 1995. Effects of adult tree density and fire on the demography of pregrass stage juvenile longleaf pine (*Pinus palustris* Mill.). *Journal of Ecology* 83:75-86.
- Grime, J. P. 1977 Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*. 982:1169-1194.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, New York 222pp.

- Gurney W. S. C. y R. M. Nisbet. 1998. *Ecological Dynamics*. Oxford University Press, Oxford: 335 pp.
- Guzmán, U., Arias, S. y Dávila, P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. UNAM, CONABIO. México, D.F. 315 pp.
- Harper, J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. New York: Academic Press.
- Hassell, M. P. 1986. Detecting density dependence. *Trends in Ecology and Evolution* 1:90–93.
- Hausmann, N.S., M.A. McGeoch y J.C. Boelhouwers. 2010. Contrasting nurse plants and nurse rocks: The spatial distribution of seedlings of two sub-Antarctic species. *Acta Oecologica* 36:299-305.
- Hixon, M.A y M. H. Carr. 1997. Synergistic predation, density dependence, and population regulation in marine fish. *Science*. 277:946-949.
- Hixon, M.A., S. W. Pacala y S. A. Sandin. 2002. Population regulation: Historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* 83: 1490-1508.
- Hubbell, S. P., R. Condit y R. B. Foster. 1990. Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. *Philosophical Transactions* 330:269-281.
- Jiménez-Sierra, C., M.C. Mandujano y L.E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacan, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* 135: 278-292.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Third Edition. Harper y Row. New York.
- Krebs, C.J. 1995. Two paradigms of population regulation. *Wildlife Research* 22:1-10.

- López-Flores, D. 2012. Demografía de *Astrophytum myriostigma* Lem. (Cactaceae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- López, V. M. 1999. Dinámica poblacional de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis Maestría, UNAM
- Mandujano, M.C., J.A.M. Verhulst, I.G. Carrillo-Ángeles y J. Golubov. 2007a. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödecker (Cactaceae): evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences* 168 (7): 1035-1044.
- Mandujano, M. C., J. Golubov, L. F. Huenneke. 2007b. Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology* 49:141-153.
- Mandujano, M. C., C. Montaña, M. Franco, A. Flores y J. Golubov. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82: 344-359.
- Mandujano, M.C., C. Montaña, I. Méndez y J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* in two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 86: 911-921.
- Mandujano, M. C. y Mandujano F. 2004. Programa Clases. Algoritmo de Moloney para categorizar individuos por tamaño. Plataforma Matlab. Disponible a solicitud de usuarios: mcmandu@gmail.com
- 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: mcmandu@gmail.com

- Martínez-Peralta, C. 2007. Biología floral de *Ariocarpus fissuratus* (Engelmann) Schumann (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Tesis Profesional. UNAM. México D.F.
- Martínez-Peralta, C. y M. C Mandujano. 2011. Reproductive ecology on an endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *Journal of the Botanical Torrey Society* 138:145–155.
- Martorell, C. y Peters E. 2006. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biol Conserv* 124:199-207.
- McLeod, S. R. 1997. Is the concept of carrying capacity useful in variable environments?. *Oikos* 79: 529-542.
- Miriti, M. N., S. J. Wright, y H. F. Howe. 2001. The effects of neighbors on the demography of a dominant desert shrub (*Ambrosia dumosa*). *Ecological Monographs* 71:491:509.
- Moloney, K. A 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* 69:176–180.
- Montiel S. y C. Montaña. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahuan Desert. *Plant Ecology* 166: 241-248.
- Morris, W.F. y D.F. Doak. 2002. Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates Inc.
- Muñoz, I. D., A. Mendoza, F. Galindo, A. Aburto y M. Hernández. 2000. Edafología. Manual de Métodos de Análisis de Suelo. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. México.
- Nakaoka, M. 1996. Dynamics of age- and size-structured populations in fluctuating environments: applications of stochastic matrix models to natural populations. *Researches on Population Ecology* 38: 141-152.

- Neubert, M. G. y Caswell H. 2000. Density-dependent vital rates and their population dynamics consequences. *Journal of Mathematical Biology* 43: 103-121.
- Nobel P. S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedling of desert succulents. *Oecologia* 62:310-317
- Nobel , P. S. , G. N. Geller , S. C. Kee , y A. D. Zimmerman . 1986. Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near the soil surface. *Plant, Cell y Environment* 9: 279 – 287.
- Nobel, P. 1989. Temperature, water availability and nutrient levels at various soil depths. Consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botany* 76: 1486-1492.
- Ortega-Baes, F. P. 2001. Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 81 pp.
- Pantastico-Caldas, M. y D. L. Venable. 1993. Competition in two species of dessert annuals along a topographic gradient. *Ecology* 74: 2192-2203.
- Peters, E.M., C. Martorell y E. Ezcurra. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (Mammillaria) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72:593-601.
- Phillips, D. L. y J. A. MacMahon 1981. Competition and Spacing Patterns in Desert Shrubs. *The Journal of Ecology* 69: 97-115.
- Pyke, G. H. 1978. Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. *Oecologia* 36: 281-293.

- Ramula, S. y Y. M. Buckley. 2009. Multiple life stages with multiple replicated density levels are required to estimate density dependence for plants. *Oikos* 118: 1164-1173.
- Reznick, D., M. J. Bryant y F. Bashey. 2002. *r*- and *K*- selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. *Ecology* 83: 1509-1520.
- Rojas-Aréchiga, M. y C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* 44: 85-104.
- Rosas-Barrera, M.D. y Mandujano M. C. (2002) La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 47:33-41
- Roughgarden, J. 1998. *Primer of Ecological theory*. Prentice Hall, NJ, USA.
- Ruedas, A., T. Valverde y J. Zavala-Hurtado. 2006. Analisis of the factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in their degree of rarity, *Acta Oecologica* 29, 155-164.
- Sale, P. F. y N. Tolimieri. 2000. Density dependence at some time and place? *Oecologia*. 124: 166-171.
- Scrosati, R. 2004. A discrete-time logistic model of frond dynamics for *Mazzaella parksii* (Rhodophyta, Gigartinales). *Journal of Applied Phycology* 16:69-72.
- Servicio Meteorológico Nacional (SMN). Página de internet: <http://smn.cna.gob.mx>
- Shaw, R. G. 1987. Density dependence in *Salvia lyrata*: experimental alteration of densities of established plants. *Journal of Ecology* 75:1049-1063.
- Sibly, R. M. and Hone, J. 2002. Population growth rate and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 357: 1153-1170.
- Silva-Matos, D. M., R. P. Freckleton, y A. R. Watkinson. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80:2635-2650.

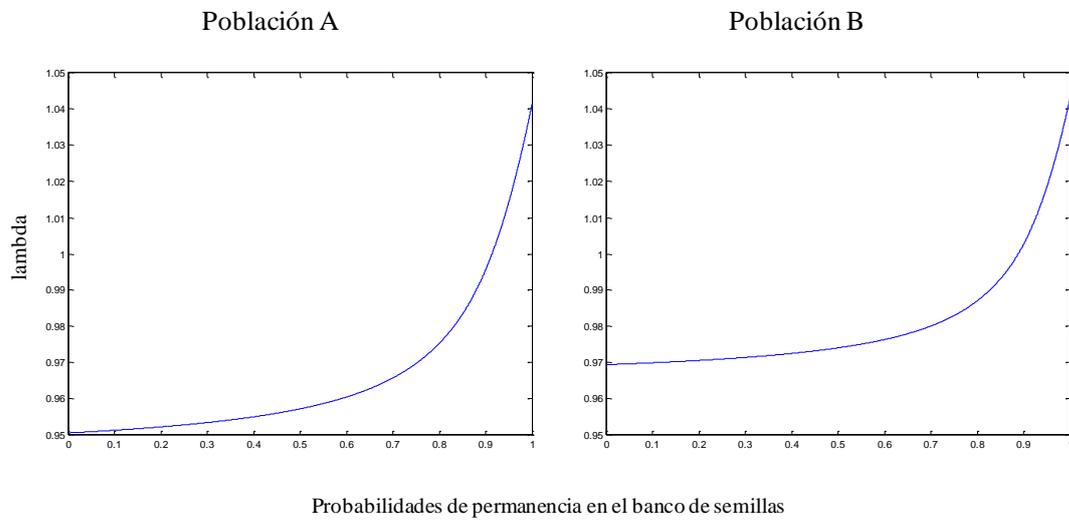
- Silvertown, J., M. Franco, y K. McConway. 1992. A demographic interpretation of Grime's triangle. *Functional Ecology*. 6: 130-136.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*. 81: 465-476.
- Sletvold, N. 2005. Density-dependent growth and survival in a natural population of the facultative biennial *Digitalis purpurea*. *Journal of Ecology* 93, 727-736.
- Smith, B. H. 1983a. Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest-floor annual. I. Density-dependent growth and mortality. *Journal of Ecology* 71:391-404.
- Smith, B. H. 1983b, Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest-floor annual. II. Density-dependent reproduction. *Journal of Ecology* 71:405-412.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, NY.
- Stubben, C.J. y Milligan B.G. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software* 22: 1-22.
- Takada, T. y H. Nakajima. 1992. An Analysis of Life History Evolution in Terms of the Density-Dependent Lefkovich Matrix Model. *Mathematical Biosciences* 112: 155-176.
- Tavecchia, G., R. Pradel, M. Genovart, y D. Oro. 2007. Density-dependent parameters and demographic equilibrium in open populations. *Oikos* 116: 1481-1492.
- The MathWorks. 1995. Matlab. Prentice Hall, NJ, USA.
- Tilman, D. 1989. Competition, nutrient reduction and the competitive neighborhood of a bunchgrass. *Functional Ecology* 3:215-219.

- Toft, A. C., y T. Fraizer. 2003. Spatial Dispersion and density dependence in a perennial desert shrub (*Chrysothamnus nauseosus*: Asteraceae). *Ecological Monographs* 73: 605-624.
- Turchin, P. 1995. Population regulation: old arguments and a new synthesis, pp 19-40. En: Cappuccino N. and P. W. Price. 1995. Population Dynamics: New Applications and Synthesis. Academic Press, NY.
- Turkington, R., D. E. Goldberg, L. Olsvig-Whittaker y A. R. Dyer. 2005. Effects of density on timing of emergence and its consequences for survival and growth in two communities of annual plants. *Journal of Arid Environments* 61: 377-396.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valverde, T., S. Quijas, M. López-Villavicencio y S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in Central Mexico. *Plant Ecology* 170: 167-184.
- Vázquez-Yanes C., A. Orozco, M. Rojas, M. E. Sánchez y V. Cervantes. 1997. La reproducción de las plantas: semillas y meristemos. Fondo de Cultura Económica. México D. F.
- Verhulst, P. F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondances Mathématiques et Physiques* 10 : 113-121.
- Villavicencio, E., J. López, O. Martínez y G. Ponce. 2006. Distribución digitalizada y características ecológicas del género *Ariocarpus spp.* en Coahuila. SAGARPA-INIFAP. <http://biblioteca.inifap.gob.mx:8080/jspui/bitstream/handle/123456789/440/203.pdf;jsessionid=6096390BA98533279F4CF7D9C29BD710?sequence=1>

- Watkinson, A. R. 1990. The population dynamics of *Vulpia fasciculata*: a nine-year study. *Journal of Ecology* 78:196-209.
- Welden, C. W., W. L. Slauson y R. T. Whithams. 1988. Competition and abiotic stress among trees and shrubs in Northwest Colorado. *Ecology* 69: 1566-1577.
- Went, F.W. 1955. The ecology of desert plants. *Scientific American* 192: 68-75
- Yeaton, R. I. y M. L. Cody. 1976. Competition and spacing in plant communities: The Northern Mohave Desert. *The Journal of Ecology* 64: 689-696.
- Zepeda, M., V.N. 2010. Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protégido de *Astrophytum ornatum* (DC.) F.A.C. Weber ex Britton y Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F. 60 pp.

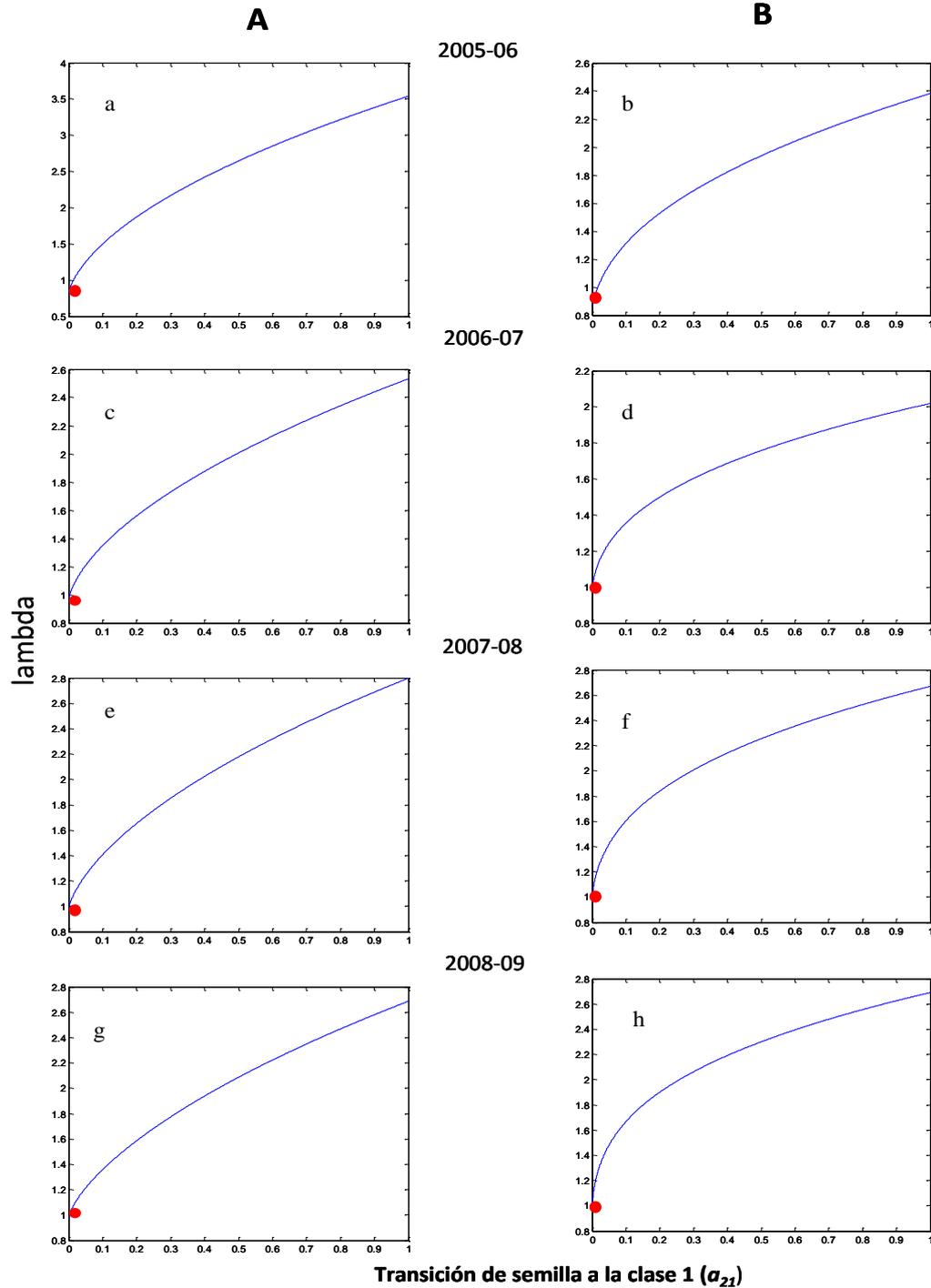
ANEXO 1. Simulaciones numéricas sobre la permanencia en el banco de semillas.

Las simulaciones fueron realizadas mediante el programa Simulacambio (Mandujano y Mandujano 2005) en MATLAB (The Math Works, 1995)



ANEXO 2. Simulaciones numéricas sobre la transición de semilla a plántula.

Resultados de las simulaciones numéricas para estimar el efecto de la transición de semilla a plántula (a_{21}) sobre la tasa intrínseca de crecimiento de las poblaciones de *Ariocarpus fissuratus* en los diferentes años de estudio. A=alta densidad (a,c,e,g) y B= baja densidad (b, d,f,h).



ANEXO 3. Métodos utilizados en los análisis fisicoquímicos del suelo

1. Características físicas

Humedad del suelo

1. Se toman 5 g de suelo y se colocan en un vaso de precipitados, el cual tiene que ser pesado previamente.
2. Posteriormente se colocan en el horno de secado durante un periodo de tiempo de aproximadamente 48 horas.
3. Se registra el peso de las muestras secas de suelo.

El porcentaje de humedad se calcula de la siguiente manera:

$$\% \text{ Humedad} = [(Psh - Pss) \times 100] / Pss$$

Donde: Psh = peso del suelo húmedo.

Pss = peso del suelo seco

Textura

Método del hidrómetro de Bouyoucos

- 1) Pesar 55 g de suelo y colocarlo en un vaso de precipitados de 500 ml.
- 2) Agregar dos veces 25 ml de peróxido de hidrógeno (H₂O₂) al 8% y mezclarlos con un agitador de vidrio.
- 3) Secar en baño María.
- 4) Pesar 50 g de suelo seco
- 5) Mezclar con una batidora, agregando 5 ml de oxalato de sodio al 5 %, 5 ml de metasilicato de sodio al 5 % y agua hasta la segunda ranura del vaso de la batidora.
- 6) Agitar durante 10 minutos.
- 7) Pasar a una probeta de 1000 ml.
- 8) Aforar a 1000 ml con agua de la llave
- 9) Agitar un minuto (para que la muestra quede homogénea), reposar 40 segundos y tomar la primera lectura con el hidrómetro.
- 10) Medir y anotar la temperatura.
- 11) Reposar 2 horas y tomar la segunda lectura.
- 12) Medir y anotar la temperatura
- 13) Hacer los cálculos y ver la textura en el triángulo de texturas de suelo

Cálculos:

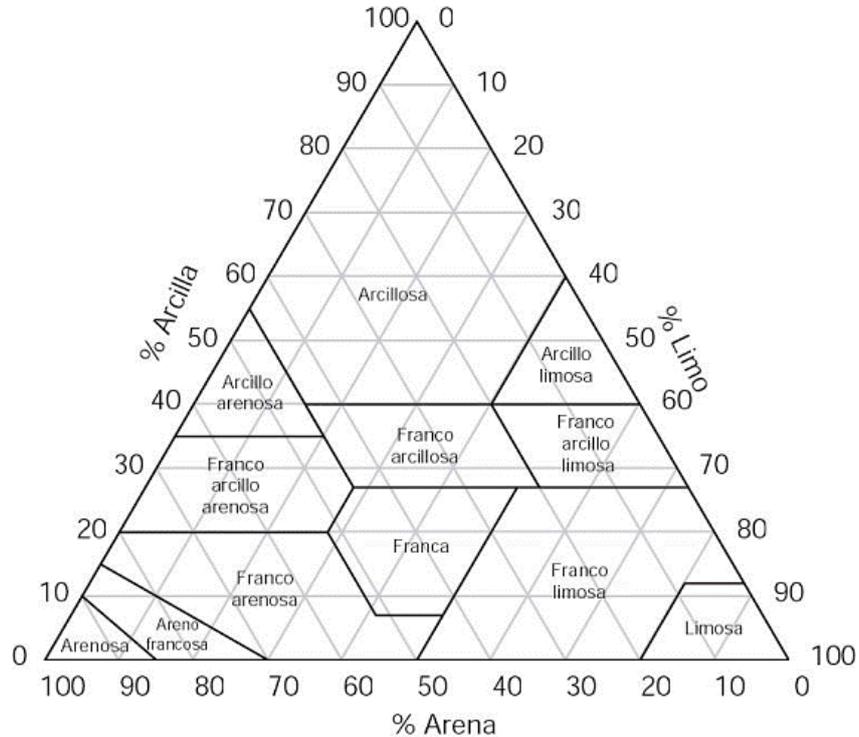
Determinación de la textura

$\% \text{ de limos} + \% \text{ arcillas} = (\text{Primera lectura (100)}) / \text{g de suelo}$

$\% \text{ arena} = 100 - (\% \text{ de limos} + \% \text{ de arcillas})$

$\% \text{ de arcillas} = (\text{segunda lectura (100)}) / \text{g de suelo}$

$\% \text{ de limo} = (\% \text{ de limos} + \% \text{ arcillas}) - \% \text{ arcilla}$



Densidad real

Método del picnómetro

- 1) Utilizar picnómetros o matraces aforados de 50 ml previamente secos y anotar su peso (siempre manipular con guantes o pinzas)
- 2) Agregar 5 g de suelo, empleando un embudo y pesar.
- 3) Agregar una tercera parte de agua destilada con una pipeta, cuidando de no mojar el picnómetro por fuera.
- 4) Aplicar un movimiento de rotación suave, para desalojar el aire.
- 5) Dejar reposar 30 minutos y desplazar las burbujas de aire hasta observar que no haya quedado ninguna.
- 6) Llenar el picnómetro hasta la línea de aforo, cuidando que quede lleno el capilar del tapón, secar con papel filtro o un lienzo de lino.
- 7) Pesar el picnómetro con suelo y agua.
- 8) Lavar el picnómetro y/o matraz, dejarlo secar en la estufa durante 2 horas y sacarlo, enfriarlo en un desecador y llenarlo con agua destilada y pesarlo.

Cálculos:

Para determinar la densidad real del suelo se emplea la siguiente ecuación:

$$Dr = S / (S+A) - (s+a)$$

Donde:

S = Peso del suelo (g) A = Peso del agua (g) s+a = Peso del suelo y el agua mezclados (g)

Cálculo del espacio poroso

Para estimar el porcentaje de espacio poroso existente en las muestras del suelo, se emplea la fórmula siguiente:

$$\%P = 1 - (Da / Dr) (100)$$

Donde: %P = Porcentaje de espacio poroso. Da = Densidad aparente (g/ml).

Dr = Densidad real (g/ml).

Densidad aparente

Método Volumétrico

1. Pesar una probeta vacía de 10 ml
2. Agregar el suelo (previamente seco y cernido a través de un tamiz de malla No. 10) a la probeta hasta completar 10 ml y golpear ligeramente (5 veces) sobre una superficie firme (cubierta con una franela). El golpeteo de la probeta sobre la franela debe ser moderado y siempre aplicando la misma fuerza.
3. Agregar el suelo que falte hasta completar nuevamente los 10 ml
4. Volver a golpear ligeramente (3 veces) sobre la franela
- 5) Pesar la probeta más el suelo y restarle el peso de la probeta vacía
6. Sustituir los resultados en la siguiente fórmula:

$$\text{Densidad aparente (g/ cm}^3\text{)} = \text{Peso del suelo / Volumen}$$

Color del suelo

Técnica de comparación con Tablas de color (desarrollada por Munsell, 1985)

1. Tomar un poco de suelo seco a temperatura ambiente y colocarlo en la placa de porcelana.
2. Comparar el color del suelo con las Tablas de color de Munsell, seleccionando el que coincida o el que presente mayor similitud.
3. Humedecer la misma muestra con la piceta, cuidando que no quede muy saturada de agua.

4. Nuevamente comparar el color del suelo con las tablas Munsell.
5. Finalmente anotar el color de la siguiente forma:

Ejemplo: 10 YR 5/2 pardo grisáceo muy oscuro

Elemento	Color en seco	Color en húmedo
Notación Munsell	10 YR 5 / 2	10 YR 2 / 1
Nombre	Café grisáceo	Negro

2. Características químicas

pH

1. Pesar 10 g de suelo
2. Colocar el suelo en un vaso de precipitados de 100 ml
3. Agregar 25 ml de agua destilada y agitar durante 30 minutos en un agitador mecánico.
4. Leer el pH de las muestras.
- 5.

Acidez o alcalinidad	pH del suelo
Excesivamente ácido	< de 4
Fuertemente ácido	4.1 - 5.0
Moderadamente ácido	5.1 - 6.0
Ligeramente ácido	6.1 - 6.5
Neutro	6.6 - 7.5
Ligeramente alcalino	7.6 - 9.0
Fuertemente salino	9.1 - 10.0
Excesivamente salino	> de 10

Sodio y Potasio intercambiables

Método del Espectrofotómetro de flama

1. Pesar 1 g de suelo
2. agregar 50 mL de solución de acetato de amonio
3. Agregar 0.1 g de carbón activado
4. Agitar y reposar 30 minutos.
5. Filtrar
6. construir la curva patrón para sodio y potasio
7. Obtener las lecturas de sodio y potasio en el espectrofotómetro
8. Extrapolar los datos de las lecturas obtenidas en la curva patrón constituida por mínimos cuadrados, sacando las partes por millón (ppm)

9. Sustituir los valores en ppm en la siguiente fórmula:

$$\text{Sodio o potasio (meq)} = \text{ppm} \times 5 / \text{peso equivalente}$$

Donde: 5 = factor de dilución

Criterios

CATEGORÍA	VALOR DE POTASIO (ppm)
Muy pobre	< 40
Pobre	40 - 80
Medio	81 - 200
Rico	201 - 320
Muy rico	> 320

Ca²⁺ y Mg²⁺ intercambiables

Método del versenato o de Cheng y Kurtz, 1960

1. Pesar 1g de suelo y colocarlo en un tubo de centrífuga.
2. Agregar 5 ml de acetato de amonio 1N; pH 7 y mezclar con un agitador de vidrio durante 3 minutos.
3. Agregar otros 5 ml de acetato de amonio
4. centrifugar durante 5 minutos a 3 000 rpm y guardar en un frasco Gerber
5. Repetir la operación anterior (paso 2 a 4) 5 veces y guardar para titular por el método del versenato (EDTA).
6. Filtrar la alícuota y aforar a 50 ml.

Para determinar Calcio + Magesio (Ca²⁺ + Mg²⁺)

1. tomar una alícuota de 10 ml del centrifugado
2. Agregar 5 ml de solución buffer pH 10
3. Agregar 5 gotas de clorhidrato de hidroxilamina
4. Agregar 5 gotas de KCN al 2%.
5. Agregar 5 gotas de negro de ericromo T.
6. Titular con versenato (EDTA) 0.02N hasta que vire de púrpura a azul.

Para determinar Calcio (Ca²⁺)

1. tomar una alícuota de 10 ml del centrifugado
2. Agregar 5 ml de hidróxido de sodio al 12%

3. Agregar una "pizca" (0.1 g) de murexida.
4. Titular con versenato (EDTA) 0.02N hasta que vire de rosa a violeta

Observación: se preparan 2 blancos con los reactivos de CaCl₂ 0.02N para valorar el EDTA de la siguiente manera:

1. Tomar una alícuota de 10 ml de CaCl₂ 0.02N para valorar el EDTA.
2. Agregar 5 ml de solución buffer pH 10
3. Agregar 5 gotas de clorhidrato de hidroxilamina
4. Agregar 5 gotas de KCN al 2%.
5. Agregar 5 gotas de negro de ericromo T.
6. Titular con versenato (EDTA) 0.02N hasta que vire de púrpura a azul.

Cálculos:

$$\text{Ca} + \text{Mg} = [\text{ml de EDTA (5)(Nreal)} \times 100] / \text{Peso de la muestra}$$

$$\text{Ca} = [\text{ml de EDTA (5)(Nreal)} \times 100] / \text{Peso de la muestra}$$

$$\text{Nreal} = (10 \text{ ml de cloruro de calcio} / \text{gasto de EDTA del blanco}) \text{ Nt}$$

Donde:

$$\text{Nt} = \text{Cuando el EDTA se prepara con } 1.8613 \text{ g} = 0.01$$

$$\text{Cuando se prepara con } 4 \text{ g} = 0.02$$

Las unidades de ambos cationes están dadas en meq/100g

Criterios de acurdo con la NOM-021.RECNAT-2000. Utilizando acetato de amonio pH

7.

CLASE	Ca	Mg
	Cmol (+)Kg ⁻¹	
Muy baja	< 2	< 0.5
Baja	2 - 5	0.5 - 1.3
Media	5 - 10	1.3 - 3.0
Alta	> 10	3.0

Capacidad de Intercambio Catiónico

1. Pesar 1 g de suelo y colocarlo en un tubo de centrífuga
2. Agregar 5 ml de cloruro de calcio 1N; pH 7 y mezclar con un agitador de vidrio, durante 3 minutos.
3. Agregar otros 5 ml de cloruro de calcio
4. Centrifugar durante 5 minutos a 3 000 rpm y decantar (se desecha)
5. Volver a centrifugar, decantar y desechar (esta operación se repite 5 veces)

6. Agregar 5 veces alcohol etílico, centrifugar y desechar (esta operación se repite 5 veces)
7. Centrifugar 5 veces con cloruro de sodio y guardar para titular por el método del versenato (EDTA).

Valoración por el método del versenato (EDTA)

1. Tomar 5 ml del centrifugado con NaCl
2. Agregar 5 ml de solución buffer pH 10
3. Agregar 5 gotas de clorhidrato de hidroxilamina
4. Agregar 5 gotas de KCN al 2%
5. Agregar 5 gotas de negro de ericromo T
6. Titular con Versenato (EDTA) 0.02 N hasta que vire de púrpura a azul.

Cálculos

$$\text{CIC} = [5 \text{ ml alícuota (ml de EDTA gastados)} N \times 100] / \text{g de la muestra}$$

donde: N = Normalidad real del EDTA

Para determinar la normalidad real de versenato, se preparan 2 blancos con una solución de cloruro de calcio 0.02 N.

$$N \text{ real} = \frac{V_t \times N_t}{V \text{ real}} = (10 \times 0.02) / V \text{ real gasto del EDTA (del blanco)}$$

Donde: V_t = volumen teórico $V \text{ real}$ = volumen real N_t = Normalidad teórica

Materia Orgánica

Método de Walkley y Black, 1947

1. Pesar 0.5 g de suelo
2. Colocar la muestra de suelo en un matraz erlenmeyer de 250 ml
3. Agregar de dicromato de potasio; 1 N
4. Agregar lentamente 10 ml de ácido sulfúrico concentrado
5. Agitar durante 1 minuto y dejar reposar 30 minutos
6. Agregar 100 ml de agua destilada
7. Adicionar 5 ml de ácido fosfórico
8. Agregar 8 gotas de indicador bariosulfonato de difenilamina
9. Titular con sulfato ferroso 0.5 N (el vire es verde esmeralda)

Cálculos

$$\% \text{ de M. O.} = 5 - [\text{ml de FeSO}_4 \text{ (N real)} 0.69] / \text{Peso de la muestra (g)}$$

Donde:

5 = cantidad de dicromato de potasio agregado ($K^2Cr_2O_4$)

N = normalidad real del $FeSO_4$

0.69 = constante

N real = 10 (0.5) / ml de $FeSO_4$ (gastados en el blanco)

Donde:

10 = Valor teórico del $FeSO_4$ utilizado en el blanco

0.5 = Normalidad teórica del $FeSO_4$

Para determinar el % de carbono ⁺⁺:

% C = % M.O./1.724 ó % C = M. O. (0.58)

En el siguiente cuadro se presenta una guía para la interpretación de los resultados de materia orgánica y carbón orgánico en el suelo.

MATERIA ORGÁNICA	CARBÓN ORGÁNICO	CLASIFICACIÓN
< 0.60	< 0.35	MUY BAJO
0.60 - 1.80	0.35 - 1.05	BAJO
1.81 - 3.50	1.05 - 2.30	MEDIANO
3.50 - 6.0	2.30 - 3.50	ALTO
> 6.0	> 3.50	MUY ALTO

ANEXO 4. Frecuencias esperadas y observadas de cada categoría y los resultados de las pruebas de G y residuos ajustados.

Año	Clase	Población A				Población B			
		Frecuencia observada	Frecuencia esperada	G	Residuos ajustados	Frecuencia observada	Frecuencia esperada	G	Residuos ajustados
2005-06	1	89	43.99	46.05	6.79	10	8.13	0.43	0.66
	2	335	277.84	11.76	3.43	48	20.63	36.31	6.03
	3	417	481.59	8.66	-2.94	121	81.27	19.42	4.41
	4	236	275.53	5.67	-2.38	145	104.41	15.78	3.97
	5	39	37.05	0.10	0.32	83	192.56	62.34	-7.90
2006-07	1	107	121.05	1.63	-1.28	7	12.86	2.67	-1.63
	2	270	317.57	7.12	-2.67	32	29.47	0.22	0.47
	3	374	366.30	0.16	0.40	108	138.23	6.61	-2.57
	4	200	141.49	24.20	4.92	117	123.23	0.31	-0.56
	5	30	34.59	0.61	-0.78	103	63.22	25.03	5.00
2007-08	1	121	77.43	24.52	4.95	7	1.31	24.61	4.96
	2	276	315.37	4.92	-2.22	30	28.91	0.04	0.20
	3	377	492.92	27.26	-5.22	107	195.77	40.25	-6.34
	4	177	93.78	73.86	8.59	127	109.05	2.95	1.72
	5	32	3.50	231.92	15.23	89	24.96	164.27	12.82
2008-09	1	106	38.64	117.40	10.83	1	1.91	0.44	-0.66
	2	276	163.03	78.28	8.85	29	13.39	18.19	4.27
	3	422	386.45	3.27	1.81	126	51.65	107.02	10.34
	4	124	243.94	58.97	-7.68	131	174.09	10.66	-3.27
	5	20	115.93	79.38	-8.91	65	110.96	19.03	-4.36

ANEXO 5. Resultados de las regresiones de las tasas vitales con la disponibilidad de espacio.

ANÁLISIS DE VARIANZA

<i>Año</i>	<i>Población</i>		<i>Grados de libertad</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Valor crítico de F</i>	<i>r</i>	<i>r²</i>
2005-06	A	Regresión	1	1441.6	1441.6	14.68	0.0001	0.1173	0.0138
		Residuos	1052	103303.76	98.2				
		Total	1053	104745.36					
	B	Regresión	1	28.57	28.57	0.32	0.57	0.0305	0.0009
		Residuos	346	30685.99	88.69				
		Total	347	30714.57					
2006-07	A	Regresión	1	102.7	102.696	1.5285	0.21661	0.03809	0.00145
		Residuos	1052	70680.35	67.1866				
		Total	1053	70783.05					
	B	Regresión	1	0.22	0.21678	0.0894	0.76508	0.0161	0.0003
		Residuos	346	838.69	2.42396				
		Total	347	838.91					
2007-08	A	Regresión	1	112.49	112.489	2.03	0.15452	0.04389	0.00193
		Residuos	1052	58295.37	55.4138				
		Total	1053	58407.86					
	B	Regresión	1	623.06	623.058	8.8347	0.00316	0.1578	0.0249
		Residuos	346	24401.21	70.5237				
		Total	347	25024.26					
2008-09	A	Regresión	1	2.47	2.46713	0.0627	0.80231	0.00772	0.00006
		Residuos	1052	41386.86	39.3411				
		Total	1053	41389.33					
	B	Regresión	1	27.52	27.5226	0.3762	0.54007	0.0330	0.0011
		Residuos	346	25316.33	73.1686				
		Total	347	25343.86					
PROMEDIO	A	Regresión	1	39.44	39.4442	3.6856	0.05516	0.05909	0.00349
		Residuos	1052	11258.86	10.7023				
		Total	1053	11298.30					
	B	Regresión	1	19.05	19.0476	1.6883	0.19469	0.0697	0.0049
		Residuos	346	3903.63	11.2822				
		Total	347	3922.68					

<i>Año</i>	<i>Pobl.</i>		<i>Grados de libertad</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Valor crítico de F</i>	<i>r</i>	<i>r²</i>	
Correlaciones entre el número de estructuras reproductivas producidas por vecindario y la disponibilidad de espacio	2005-06	A	Regresión	1	134.04	134.04	433.32	5.177E-83	0.5048	0.2548
			Residuos	1267	391.91	0.31				
			Total	1268	525.95					
		B	Regresión	1	6.29	6.29	14.1727	0.0001908	0.1817	0.0330
			Residuos	415	184.28	0.44				
			Total	416	190.58					
	2006-07	A	Regresión	1	173.61	173.61	387.691	1.645E-75	0.4840	0.2343
			Residuos	1267	567.37	0.45				
			Total	1268	740.98					
		B	Regresión	1	14.76	14.76	14.7463	0.0001422	0.1852	0.0343
			Residuos	415	415.36	1.00				
			Total	416	430.12					
2007-08	A	Regresión	1	99.36	99.36	207.023	1.368E-43	0.3748	0.1404	
		Residuos	1267	608.11	0.48					
		Total	1268	707.47						
	B	Regresión	1	50.44	50.44	40.0166	6.526E-10	0.2966	0.0879	
		Residuos	415	523.05	1.26					
		Total	416	573.48						
2008-09	A	Regresión	1	2.02	2.02	52.6099	7.063E-13	0.1997	0.0399	
		Residuos	1267	48.72	0.04					
		Total	1268	50.74						
	B	Regresión	1	42.03	42.03	48.6528	1.212E-11	0.3239	0.1049	
		Residuos	415	358.55	0.86					
		Total	416	400.58						
PROMEDIO	A	Regresión	1	79.22	79.22	611.291	1.88E-110	0.5705	0.3255	
		Residuos	1267	164.20	0.13					
		Total	1268	243.42						
	B	Regresión	1	17.21	17.21	40.0081	6.552E-10	0.2965	0.0879	
		Residuos	415	178.49	0.43					
		Total	416	195.69						

			<i>Grados de libertad</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Valor crítico de F</i>	<i>r</i>	<i>r²</i>	
<i>Año</i>	<i>Pobl.</i>									
Correlaciones entre el número de individuos muertos por vecindario y la disponibilidad de espacio	2005-06	A	Regresión	1	4.19	4.19	12.49	0.0004	0.0988	0.0098
			Residuos	1267	424.54	0.34				
			Total	1268	428.73					
		B	Regresión	1	1.86	1.86	15.35	0.0001	0.1878	0.0353
			Residuos	420	51.03	0.12				
			Total	421	52.89					
	2006-07	A	Regresión	1	0.44	0.44	4.85	0.0278	0.0618	0.0038
			Residuos	1267	114.89	0.09				
			Total	1268	115.33					
		B	Regresión	1	0.09	0.09	3.41	0.0655	0.0897	0.0081
			Residuos	420	11.67	0.03				
			Total	421	11.76					
2007-08	A	Regresión	1	0.12	0.12	1.16	0.2823	0.0302	0.0009	
		Residuos	1267	133.75	0.11					
		Total	1268	133.87						
	B	Regresión	1	0.01	0.01	0.94	0.3318	0.0474	0.0022	
		Residuos	420	5.90	0.01					
		Total	421	5.91						
2008-09	A	Regresión	1	8.45	8.45	100.06	1E-22	0.2705	0.0732	
		Residuos	1267	106.95	0.08					
		Total	1268	115.40						
	B	Regresión	1	0.04	0.04	1.18	0.2782	0.0529	0.0028	
		Residuos	420	13.62	0.03					
		Total	421	13.66						
PROMEDIO	A	Regresión	1	1.46	1.46	45.45	2E-11	0.1861	0.0346	
		Residuos	1267	40.67	0.03					
		Total	1268	42.13						
	B	Regresión	1	0.19	0.19	19.57	1E-05	0.2110	0.0445	
		Residuos	420	4.14	0.01					
		Total	421	4.34						

ANEXO 6. Características fisicoquímicas del suelo de *Ariocarpus fissuratus* en las poblaciones de Cuatro Ciénegas, Coahuila.

Características físicas.

Sitio	muestra	% humedad	Densidad aparente	Densidad real	% Espacio poroso	Textura			Color		
						% arena	% limo	% arcillas	Textura	Seco	Húmedo
Población A	1	9.16	1.07	2.20	51.65	48	44	8	Franca	10 YR 6/3	10 YR 4/4
	2	10.89	1.20	2.29	47.85	50	38	12	Franca	10 YR 6/3	10 YR 4/4
	3	9.18	1.06	2.28	53.70	48	38	14	Franca	10 YR 7/3	10 YR 5/4
	4	7.83	1.06	2.24	52.86	48	48	4	Franca arenosa	10 YR 7/3	10 YR 5/4
	5	8.99	0.99	2.26	56.07	50	44	6	Franca arenosa	10 YR 7/3	10 YR 5/4
	6	11.07	1.03	2.22	53.47	50	44	6	Franca arenosa	10 YR 7/3	10 YR 4/4
	7	9.31	1.05	2.22	52.57	48	36	16	Franca	10 YR 7/3	10 YR 4/4
	8	10.89	1.04	2.28	54.45	56	28	16	Franca arenosa	10 YR 7/3	10 YR 4/4
	9	11.37	0.94	2.16	56.48	50	36	14	Franca	10 YR 7/3	10 YR 5/4
	10	10.04	0.96	2.15	55.08	60	26	14	Franca	10 YR 7/3	10 YR 4/4
Población B	1	9.64	1.14	2.39	52.31	52	42	6	Franca arenosa	10 YR 6/3	10 YR 4/3
	2	12.03	0.91	2.28	60.10	48	36	16	Franca	10 YR 6/3	10 YR 4/3
	3	11.03	0.87	2.33	62.42	48	38	14	Franca	10 YR 6/3	10 YR 4/3
	4	11.86	0.96	2.29	58.36	48	38	14	Franca	10 YR 6/3	10 YR 4/3
	5	10.18	0.92	2.30	59.94	50	38	12	Franca	10 YR 6/3	10 YR 4/3
	6	10.18	0.91	2.23	59.14	48	36	16	Franca	10 YR 6/3	10 YR 4/3
	7	10.96	0.98	2.33	57.73	48	36	16	Franca	10 YR 6/3	10 YR 4/3
	8	12.81	0.94	2.30	59.38	48	38	14	Franca	10 YR 6/3	10 YR 4/3
	9	11.37	0.90	2.28	60.49	50	34	16	Franca	10 YR 6/3	10 YR 4/3
	10	8.96	1.00	2.31	56.71	48	38	14	Franca	10 YR 6/3	10 YR 4/3

Color del suelo:

10 YR 6/3 = pardo pálido.

10 YR 7/3 = pardo muy pálido.

10 YR 4/4= pardo amarillento oscuro.

10 YR 5/4 pardo amarillento.

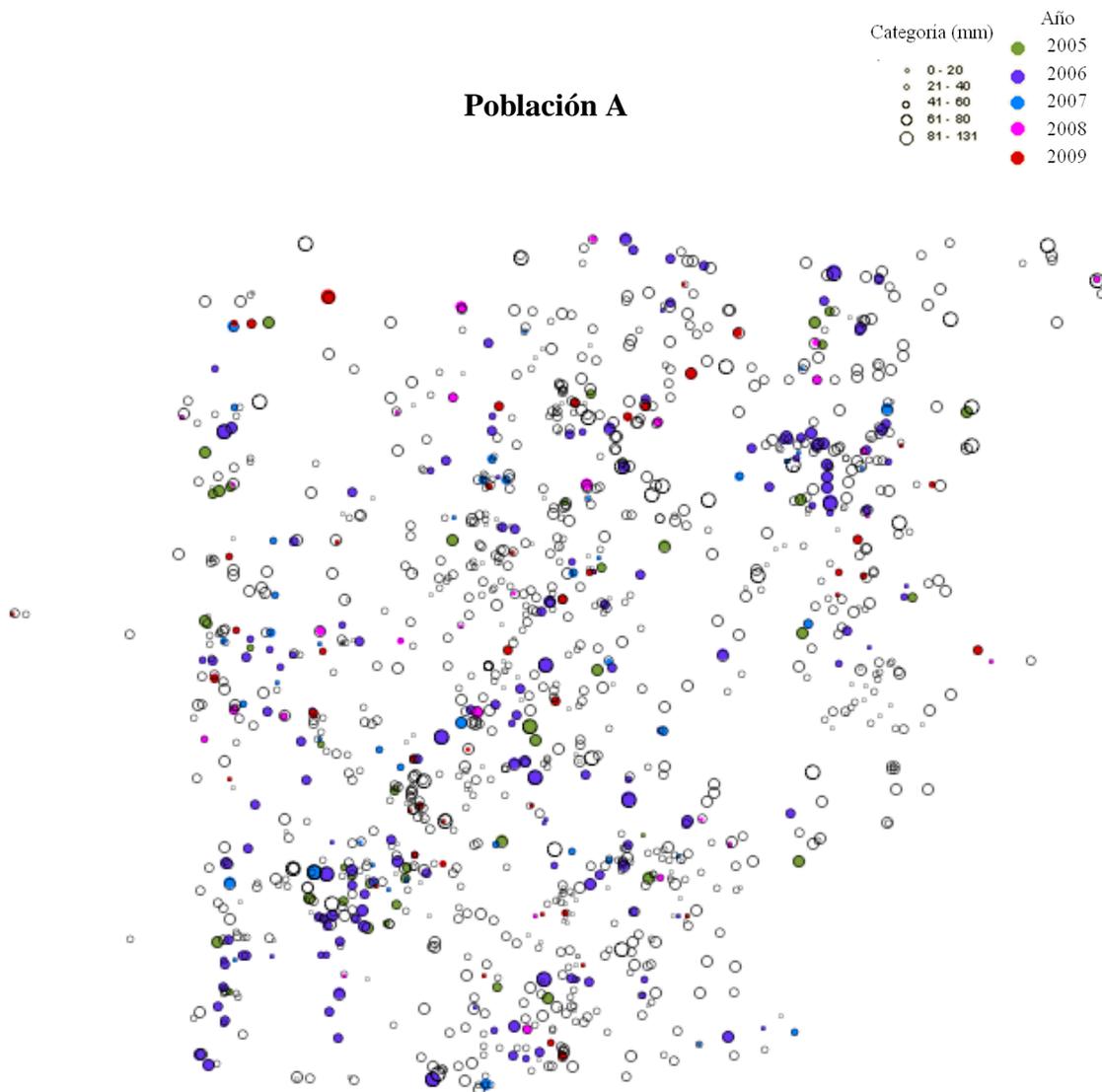
10 YR 4/3 pardo

Características químicas

sitio	muestra	pH	% Materia Orgánica	% C orgánico	%N	Ca (meq/100g)	Mg (meq/100g)	Na (meq/100g)	K (meq/100g)	Capacidad de intercambio catiónico (meq/100g)
Población A	1	7.7	3.75	2.18	0.19	65.09	7.13	5.24	8.48	36.78
	2	7.7	2.12	1.23	0.11	50.00	2.78	1.28	3.04	33.33
	3	7.7	2.97	1.72	0.15	46.75	4.64	0.64	2.17	29.89
	4	7.6	3.09	1.79	0.15	54.73	3.60	1.92	0.43	29.89
	5	7.6	3.03	1.76	0.15	51.78	9.34	3.20	0.65	31.03
	6	7.7	2.84	1.65	0.14	70.12	6.27	4.99	7.39	39.08
	7	7.7	2.66	1.54	0.13	53.85	8.10	2.56	3.26	36.78
	8	7.6	3.33	1.93	0.17	53.85	3.93	0.51	0.87	40.23
	9	7.9	0.24	0.14	0.01	49.11	6.44	2.70	5.87	36.78
	10	7.8	2.06	1.19	0.10	48.22	2.33	0.64	0.43	35.63
Población B	1	7.4	2.66	1.54	0.13	59.17	6.11	2.30	0.87	34.48
	2	7.9	3.27	1.90	0.16	51.48	2.59	0.77	3.04	34.48
	3	7.8	3.09	1.79	0.15	50.89	2.45	1.28	1.09	31.03
	4	7.8	2.42	1.40	0.12	51.18	1.18	1.28	0.65	32.18
	5	7.8	2.72	1.58	0.14	53.25	2.42	0.77	3.91	32.18
	6	7.9	3.21	1.86	0.16	54.14	0.81	0.64	2.61	29.89
	7	7.9	2.66	1.54	0.13	50.59	1.07	0.64	1.30	29.89
	8	7.8	2.60	1.51	0.13	49.70	2.24	1.15	6.09	35.63
	9	7.9	3.15	1.83	0.16	49.70	0.57	1.02	4.78	32.18
	10	7.9	2.84	1.65	0.14	49.70	0.82	0.77	0.65	36.78

ANEXO 7. Distribución de los individuos muertos a lo largo del período de estudio en las poblaciones de alta y baja densidad

Cada individuo está presentado de acuerdo a su categoría de tamaño, y se presentan los individuos muertos en cada año, marcados con diferentes colores. Los individuos vivos están representados por círculos vacíos.



Población B

