



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

Características demográficas y de  
historia de vida de *Echinomastus*  
*unguispinus*, un cactus raro del norte  
de México

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
(Biología ambiental)

P R E S E N T A

SYLVIA PATRICIA RUIZ GONZÁLEZ.

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DEL  
CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ

COMITÉ TUTOR: M en C. IRENE PISANTY BARUCH  
DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA.

MÉXICO, D.F. MES, AÑO



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 17 de octubre de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL) de la alumna RUÍZ GONZÁLEZ SYLVIA PATRICIA con número de cuenta 510020682 con la tesis titulada "CARACTERÍSTICAS DEMOGRÁFICAS Y DE HISTORIA DE VIDA DE *Echinomastus unguispinus* UN CACTUS RARO DEL NORTE DE MÉXICO", realizada bajo la dirección de la DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ:

Presidente: DR. ARTURO FLORES MARTÍNEZ  
Vocal: M. EN C. FERNANDO VITE GONZÁLEZ  
Secretario: M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH  
Suplente: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA  
Suplente: DR. JOSÉ JAIME ZÚNIGA VEGA

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

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 11 de abril de 2012.

*María del Coro Arizmendi*  
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente de la interesada.

### **Agradecimientos.**

Al posgrado en ciencias biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de maestría.

A los proyectos 0350 Conacyt-Semarnat MMS, IN207411 PAPIIT-DGAPA-UNAM a MMS y presupuesto operativo Instituto de Ecología, UNAM a cargo de la Dra. Mandujano y 83790 y 62390 CONACyT a cargo del Dr. Jordan Golubov.

A la Dra. María del Carmen Mandujano por dirigir esta tesis, introducirme al mundo de los desiertos, su ayuda en campo y todas sus enseñanzas, apoyo y amistad.

Al Dr. José Jaime Zúñiga Vega, mi tutor temporal en el año sabático de la Dra. Mandujano, parte de mi comité y jurado por todas las revisiones y correcciones que mejoraron este trabajo y por siempre brindarme su apoyo y amistad.

A la M en C. Irene Pisanty Baruch parte de mi comité y jurado, por revisar, corregir y hacer sugerencias que mejoraron este trabajo y por siempre brindarme su apoyo, amistad y compañía.

Al Dr. Jordan Golubov por enseñarme y ayudarme a realizar los análisis estadísticos de este trabajo, su ayuda en campo, su apoyo y amistad.

A los demás miembros del jurado: Dra. Ana Mendoza, Dr. Arturo Flores y M en C. Fernando Vite por todas sus cuidadosas revisiones, correcciones y sugerencias que mejoraron este trabajo.

A la M en C. Mariana Rojas Aréchiga por la enseñanza y ayuda para realizar las pruebas de germinación.

A la Biol. Gisela Aguilar Morales por ayudarme con los análisis pre-eliminarios de la categorización de los individuos, al Dr. Israel Carrillo Ángeles por su ayuda con los análisis de distribución espacial y al M en C. Hibraim A. Pérez Mendoza por su ayuda para formar las categorizaciones y para hacer los mapas.

A mis compañeros: Johannes Verhulst, Hugo G. Altairano Vázquez, Israel Carrillo Ángeles, Leonardo Guerrero Aguilera, Juan F. Hidalgo Palacios, Concepción Martínez Peralta, Donají Flores López, Hibraim Pérez Mendoza, Veronica Zepeda Martínez, Gisela Aguilar Morales, Erick García Morales, Tania Garrido Garduño, Habacuc Flores Moreno y los alumnos de la UAM-X por toda la ayuda en campo.

A mis papás Sylvia y Francisco por todo su amor, enseñanzas y apoyo incondicional en todos los aspectos de mi vida. A mis hermanos Lore y Francisco porque siempre puedo contar con ustedes y por todos los momentos que hemos pasado, Lore gracias por ayudarme a hacer todas las etiquetas que usé en este trabajo.

A Elsa y Carlos, gracias por formar parte de mi familia, por su cariño y porque se que siempre puedo contar con ustedes.

A mis abuelos, y a toda mi familia (tíos, primos, cuñados y sobrinos) por su compañía y por siempre estar al pendiente de mi.

A mis amigos y compañeros que siempre han estado conmigo por todo su cariño, amistad y todas las cosas que hemos pasado juntos: Luisa, Mónica, Tere, Armandin, Velin, Ruth, Romy, Oli, Jos, Medinita, Coni, Gis y Habacuc.

A mi esposo Hibraim, por su apoyo incondicional, su amistad, amor, compañía y por siempre alentar mis sueños.

*A Hibra: Compartir mi vida contigo  
hace que mis días estén llenos de luz.*

*A mi mamá: Por hacerme la persona  
que soy, te siento conmigo todo el tiempo.*

## Índice

	Página
<b>Resumen</b> .....	1
<b>Abstract</b> .....	2
<b>I. Introducción</b> .....	3
- Las cactáceas.....	3
-Rareza biológica.....	3
-Ecología de poblaciones.....	4
Demografía.....	4
Caracteres de historia de vida.....	6
Germinación y establecimiento.....	7
Patrón de distribución espacial y nodricismo.....	7
<b>II. Objetivos</b> .....	10
<b>III. Materiales y métodos</b> .....	11
3.1 Especie de estudio.....	11
3.2 Sitio de estudio.....	12
3.3 Muestro en campo.....	14
3.4 Ecología de poblaciones.....	15
3.4.1 Germinación y establecimiento en campo.....	15
3.4.2 Patrón de distribución espacial.....	18
3.4.3 Vegetación acompañante y nodricismo.....	19
3.4.4 Demografía.....	20
3.5 Descripción de los caracteres de historia de vida.....	28
<b>IV. Resultados</b> .....	29
4.1 Ecología de poblaciones.....	29
4.1.1 Germinación y establecimiento.....	29
4.1.2 Patrón de distribución y nodricismo.....	33
4.1.3 Demografía.....	43
4.2 Caracteres de historia de vida.....	67
<b>V. Discusión</b> .....	69
- Germinación y establecimiento.....	69
-Patrón de distribución y nodricismo.....	71
- Demografía.....	72
-Caracteres de historia de vida.....	76
-Conservación.....	77
<b>VI. Conclusiones</b> .....	78
<b>Literatura citada</b> .....	79
<b>Apéndices</b> .....	88

## RESUMEN

*Echinomastus unguispinus* es un cactus globoso que se distribuye en los estados norteños del desierto Chihuahuense en México. A pesar de presentar atributos de rareza, de estar en la lista de CITES II y estar considerada como sujeta a protección especial en la Norma Oficial Mexicana, se tiene poca información de su ecología, este trabajo aborda varios aspectos de la ecología de poblaciones de esta especie: patrón de distribución espacial, asociación nodriza-protégido con otras especies vegetales, germinación y dinámica poblacional. El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, en Durango, México. Los datos se colectaron en doce parcelas permanentes de 30 x 20 metros, ubicados en tres sitios dentro de la reserva. En cada parcela todos los individuos fueron etiquetados, mapeados (mediante coordenadas cartesianas), medidos (alto y ancho en cm) y censados anualmente. Las pruebas de germinación se hicieron para estimar la fecundidad de la especie y evaluar si tiene el potencial de formar un banco de semillas. Para describir la demografía de esta población se utilizaron matrices de tipo Lefkovitch. Se categorizaron a los individuos a partir de su tamaño y se utilizaron datos de tres periodos anuales (2007-2008, 2008-2009 y 2009-2010). También se construyeron matrices de sensibilidad, elasticidad periódicas y estocásticas.

La población presentó una distribución espacial aleatoria dentro de las parcelas y una densidad poblacional de 416 ind/ha. También muestra una clara asociación con plantas nodrizas, principalmente con especies arbustivas. La cantidad de semillas por fruto es de 58.26 ( $\pm$  37.85). Las semillas presentan fotoblastismo positivo (81.8% de germinación con el tratamiento de luz y 0% con el tratamiento de obscuridad) y una alta germinación (73.6%) después de tres años de su cosecha, lo que indica que tienen potencial para formar banco de semillas. El incremento en el ancho del tallo de la planta explica el incremento en la fecundidad por lo que se utilizó esta variable para categorizarlos, también se utilizó una categorización a partir del volumen de los individuos. En la proyección poblacional de las matrices obtenidas bajo las dos categorizaciones, y para las tres transiciones la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) fue significativamente menor a 1, lo que indica que la población ha decrecido en los años de estudio. Los análisis de sensibilidad muestran que la transición de semillas a plántulas es la presión selectiva más grande por la que pasa esta población. Los análisis de elasticidad muestran que la permanencia es el proceso demográfico que más contribuye a  $\lambda$ . Debido a que en los años de estudio se ha observado un decremento considerable de la población (aproximadamente el 50%), los análisis alternativos (matrices periódicas y estocásticas) muestran una  $\lambda < 1$  y una probabilidad de extinción local igual a 1. Estos resultados sugieren que la población actualmente está en grave peligro de desaparecer. Una medida importante para la conservación de la especie es la conservación de su hábitat, la protección de los individuos adultos reproductivos tanto de la colecta humanas como de la herbivoría y la re-introducción de plántulas a las poblaciones.

## ABSTRACT

*Echinomastus unguispinus* is a globose cactus that is distributed in the northern states of the Chihuahuan Desert in Mexico. Despite the fact that it presents attributes of rarity, that it is on the CITES II list, and considered under special protection in the Mexican Official Norm, little is known about its ecology. This paper addresses several aspects of the ecology of populations of this species: spatial distribution, association with other plant species, germination and population dynamics. The study was conducted in the Biosphere Reserve Mapimí in Durango, Mexico. Data was collected in twelve permanent plots of 30 x 20 meters, located at three sites within the reserve. In each plot, all individuals were tagged, mapped (using Cartesian coordinates), measured (width and height in cm) and counted annually. Germination tests were made to estimate the species fecundity and to determine its potential to form a seed bank. To describe the demographics of this population we used Lefkovich matrix models. We categorized individuals based on their size and used data from three annual periods (2007-2008, 2008-2009 and 2009-2010). We also constructed sensitivity and elasticity matrices of sensitivity and used the periodic and stochastic matrix models to incorporate environmental variability.

The population showed a random spatial distribution within plots. The density of this population is 416 ind/ha. The individuals are clearly associated with nurse plants, mainly shrubs. The number of seeds per fruit is 58.26 ( $\pm 37.85$ ). Seeds are photoblastic (81.8% of germination light treatment and 0% with the treatment of darkness) and present a high germination rate (73.6%) after three years of harvest. These results suggest that they have potential to form seed bank. We formed to categorizations one using the width and the other using the volume of each plant. In the population projection of the matrices obtained under both categorizations, and for the three transitions the finite rate of population increase ( $\lambda$ ) was significantly lower than 1, indicating that the population has decreased over the years of study. Sensitivity analyzes show that the transition from seeds to seedlings is greater selective pressure for this population, and elasticity analyzes show that permanence is the demographic process that contributes the most to  $\lambda$ . Because in the years of study there has been a considerable decrease of the individuals in the population (approximately 50%), alternative analyzes (periodic and stochastic matrices) show a  $\lambda < 1$  and a probability of local extinction equal to 1. These results suggest that the population is in serious danger of disappearing. An important measure for the conservation of the species is the protection of its habitat, the protection of adult-reproductive individuals from herbivory and collection and re-introducing seedlings to the population.



## I. INTRODUCCIÓN.

Las cactáceas son una familia de plantas suculentas perennes originarias del Continente Americano. Se distribuyen a lo largo de éste donde ocupan ambientes que varían desde desiertos extremadamente secos hasta selvas tropicales perennifolias. Esta amplia variedad de hábitats ha resultado en una gran diversidad en la familia, que cuenta con 125 géneros y 1810 especies con una gran variedad de formas y tamaños. México es el centro de diversificación más importante, con 63 géneros y 669 especies (Nobel, 2001; Guzmán *et al.*, 2003).

En general, las cactáceas son plantas que presentan bajas tasas de reclutamiento, crecimiento lento y ciclos de vida largos. Muchas de las especies presentan además una distribución restringida, una alta especificidad de hábitat y una distribución discontinua, lo que genera poblaciones aisladas (Hernández y Godínez, 1994; Hernández y Bárcenas, 1995; Cullman *et al.*, 1987; Esparza-Olguín *et al.*, 2002). La combinación de estos factores hace que varias especies pertenecientes a esta familia sean consideradas raras, lo que las hace particularmente vulnerables a los disturbios antropogénicos, especialmente el cambio de uso de suelo y colecta excesiva (Anderson, 2001). Por este motivo, toda la familia se encuentra listada en CITES, además hay 239 especies listadas en distintas categorías de la NOM-059-2010 y 59 especies en la lista roja de la UICN (Hunt, 1992; Anderson *et al.*, 1994; Hernández y Godínez, 1994; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003, Arias *et al.*, 2005).

En las últimas décadas han existido varias definiciones de rareza biológica, que en general están asociadas a organismos observados con poca frecuencia y con una baja abundancia (Gastón, 1994). En 1981, Rabinowitz reconoció tres factores que dan origen a la rareza: a) cuando una especie presenta un área de distribución restringida (rareza biogeográfica), b) especies que presentan alta especificidad de hábitat (rareza de hábitat), y c) especies con baja abundancia (rareza demográfica). Así, Rabinowitz propone combinar estos factores para definir siete tipos de rareza (Tabla 1).

Tabla 1. Tipos de rareza según Rabinowitz 1981.

Distribución (rareza biogeográfica)	Especificidad de hábitat (rareza de hábitat)			
	Alta		Baja	
Abundante	Tipo 1	Tipo 3	Común	Tipo 6
Restringida	Tipo 2	Tipo 4	Tipo 5	Tipo 7
	Abundante	Escasa	Abundante	Escasa
	Abundancia (rareza demográfica)			

De los 48 géneros de cactáceas que se encuentran en México, 20 géneros que contienen entre 435 y 587 especies se consideran casi endémicos y 15 (31.3%) se consideran totalmente endémicos del país y (Hernández y Godínez, 1994). Esto hace imperativo conocer el estado cuantitativo de las poblaciones de las especies raras en México.

El estudio de la dinámica de poblaciones está ampliamente reconocido como una ruta para determinar el estado de las especies. Consiste en determinar cómo cambia el tamaño de una población a lo largo del tiempo y cuáles son las causas y consecuencias de estos cambios numéricos (Caswell, 2001). Estos cambios están dados por factores intrínsecos (*e.g.*, el tiempo generacional, el número de prole producida, etc.) y factores externos, que a su vez pueden ser bióticos (interacciones como polinización y herbivoría) o abióticos (temperatura, precipitación, etc.) (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Silvertown y Charlesworth, 2006; Ehrlén *et al.*, 2005). Para simplificar su estudio, los cambios en el tamaño poblacional se pueden resumir en nacimientos, muertes, inmigración y emigración. Aunque la mayoría de los modelos considera a las poblaciones como cerradas, es decir no toman en cuenta la migración (Gotelli, 2001; Silvertown y Charlesworth, 2006).

La demografía se puede definir como el conjunto de métodos que se utilizan para estudiar la dinámica poblacional (Gotelli, 2001; Caswell, 2001 y Lemos-Espinal *et al.*, 2005). Los modelos de poblaciones estructuradas que incorporan la variabilidad de los procesos demográficos en las diferentes categorías de talla o edad permiten describir cómo cambian estos parámetros a lo largo del ciclo de vida. Dentro de estos modelos se encuentran las tablas de vida y los modelos matriciales.

A diferencia de las tablas de vida, donde la estructuración de las poblaciones se hace por edades o por estadio, las matrices se pueden construir utilizando una categorización por edades, estadios o tamaños, lo que es de gran importancia en el estudio de las poblaciones vegetales, ya que las plantas presentan una gran plasticidad fenotípica, lo que puede ocasionar que dos individuos tengan la misma edad pero tamaños muy diferentes debido a que su crecimiento depende del sitio en el que se encuentren (Mandujano, 2007).

Las matrices de proyección poblacional consisten en un arreglo bidimensional de números (llamados entradas de la matriz), y cada entrada de la matriz indica la contribución de la clase indicada por la columna a la clase indicada por la fila (Tabla 2). Las entradas corresponden a los distintos procesos demográficos. En el primer renglón se sitúan las fecundidades ( $F$ ), en la diagonal principal se encuentran las permanencias

( $P$ ), en las sub-diagonales se encuentra el crecimiento ( $G$ ) y en las supra-diagonales las retrogresiones (Gotelli, 2001; Caswell, 2001).

Los modelos matriciales nos permiten conocer los procesos demográficos de una población, proyectar su tamaño y conocer la probabilidad de extinción local (Caswell, 2001; Ebert, 1999; Lemos-Espinal *et al.*, 2005; Silvertown y Charlesworth, 2006).

Existen tres tipos de modelos matriciales. Los más comunes son las matrices de Leslie y las de Lefkovitch. Las primeras representan ciclos de vida sencillos en las que los individuos están categorizados por edad o estadio, y sólo se representan la fecundidad y la transición a la siguiente categoría de tamaño. Las de tipo Lefkovitch permiten representar ciclos de vida más complejos. En ellas los individuos se pueden clasificar por categorías de tamaño, estadio o edad. Además se pueden incluir permanencias (individuos que permanecen en la misma categoría de  $t$  a  $t+1$ ), crecimiento de una categoría a cualquier otra y retrogresiones (cuando los individuos regresan a alguna categoría anterior, por ejemplo por disminución de tamaño o producción de clones). Finalmente, el último tipo de matrices se conocen como matrices de Goodman (una generalización de las matrices de Lefkovitch), y permiten clasificar a los individuos por edad y talla simultáneamente, haciendo matrices anidadas dentro de la matriz principal (Caswell, 2001, Lemos-Espinal *et al.*, 2005, Silvertown y Charlesworth, 2006).

A partir de estos modelos matriciales se pueden calcular parámetros demográficos como son: la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) que indica si la población está decreciendo ( $\lambda < 1$ ), creciendo ( $\lambda > 1$ ) o permanece estable ( $\lambda = 1$ ); el valor reproductivo ( $v$ ) que se puede interpretar como el número de hijos que se espera que tenga un individuo en cada categoría, según las probabilidades de sobrevivir y reproducirse en dicha categoría; y la estructura estable de edades o tallas ( $W$ ) que se puede interpretar como la estructura que alcanzaría la población si las condiciones ambientales permanecen constantes (Lemos *et al.*, 2005; Caswell, 2001).

También se pueden calcular las matrices de sensibilidad y elasticidad, que nos permiten determinar el impacto que tienen las diferentes categorías y procesos demográficos en la tasa finita de crecimiento. Estos análisis se llaman de perturbación prospectiva y tienen aplicaciones importantes para la conservación y el manejo de las poblaciones (Crouse *et al.*, 1987; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Congdon *et al.*, 1993).

Tabla 2. Arreglo de datos en una matriz de transición. *C* = categoría, *G* = crecimiento, *S* = supervivencia, *R* = regresos, *F*= fecundidad.

		Tiempo ( <i>t</i> )			
		<b>C1</b>	<b>C2</b>	<b>C3</b>	<b>C4</b>
Tiempo ( <i>t</i> +1)	<b>C1</b>	$S_{11}$	$F_{12}$	$F_{13}$	$F_{14}$
	<b>C2</b>	$G_{21}$	$S_{22}$	$R_{23}$	$R_{24}$
	<b>C3</b>	$G_{31}$	$G_{32}$	$S_{33}$	$R_{34}$
	<b>C4</b>	$G_{41}$	$G_{42}$	$G_{43}$	$S_{44}$

Estos modelos matriciales clásicos tienen varios supuestos; a) consideran un crecimiento poblacional exponencial, b) que las condiciones ambientales y tasas de vitales son constantes en el tiempo, c) que las poblaciones son cerradas, es decir que no hay migración y d) no toman en cuenta la estructura genética. A pesar de que en la naturaleza es raro que se cumplan estos supuestos la información obtenida con estos modelos resulta útil para describir numéricamente los cambios que ocurrieron en el tiempo de estudio.

Sin embargo, es importante incorporar modelos alternativos que al no contar con algunos de estos supuestos, nos permiten tener una idea más real de lo que ocurre en las poblaciones. Por ejemplo, los modelos matriciales periódicos y estocásticos que incorporan la variación ambiental. Las matrices periódicas incorporan la variación de ambientes cíclicos, por ejemplo las estaciones de un año (Caswell y Trevisan, 1994) mientras que las matrices estocásticas incorporan la variación ambiental de sitios donde los cambios, en vez de suceder de manera cíclica, dependen de fenómenos estocásticos (Bierzychudek, 1983; Caswell, 2001).

La demografía, además de aplicarse para el manejo y la conservación de las especies, es una herramienta que nos puede ayudar a entender la historia evolutiva de las especies. Esto se debe a que los procesos demográficos están ligados directamente con los procesos evolutivos, ya que determinan la transferencia de genes y caracteres en las poblaciones. Además, las herramientas demográficas también se pueden utilizar para describir algunos atributos de historia de vida, por ejemplo: la edad o talla a la primera y última reproducción, el tiempo generacional, el valor reproductivo que tiene cada categoría, la adecuación de los individuos en una población, las presiones de selección por las que pasa una población y la contribución de las diferentes categorías o procesos demográficos a la tasa finita de crecimiento poblacional (Stearns, 1992; Roff, 1992; Metcalf y Pavard, 2006).

Existen diversos trabajos de historia de vida y ecología de poblaciones para la conservación en las cactáceas (Rea y Ebert, 2002; Mandujano *et al.*, 2007; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Flores-Martínez *et al.*, 2010). Las investigaciones del tema generalmente reportan que no hay reclutamiento observado en el tiempo del estudio y elaboran diversos experimentos para estimar las contribuciones de paso de semillas a plántulas (Ureta y Martorell, 2009; Esparza-Olguín *et al.*, 2002). De igual manera, existe un problema para determinar si en las poblaciones existe un banco de semillas y de ser así por cuánto tiempo permanecen viables (ver Caswell, 2001).

La germinación de semillas está determinada por la combinación de distintos factores abióticos, por ejemplo, la disponibilidad de agua, los nutrientes y la luz. Entre éstos se ha descrito que la luz tiene un papel principal porque promueve la germinación al funcionar como un indicador del tiempo y el lugar para el establecimiento futuro (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990). De acuerdo con la respuesta de las semillas a la luz, éstas se han clasificado en tres tipos: 1) indiferentes, cuando germinan bajo condiciones de luz blanca y en la obscuridad, 2) fotoblásticas positivas cuando requieren de luz blanca para germinar y, 3) fotoblásticas negativas cuando la luz blanca inhibe la germinación (Baskin y Baskin 2001). El fotoblastismo positivo le confiere a las semillas la capacidad de formar bancos de semillas ya que éstas no germinan al estar enterradas. Además de que la ausencia de luz con imbibición por periodos prolongados puede inducir latencia secundaria que impide la germinación en la obscuridad y que probablemente se mantiene aún por un tiempo cuando pasan de la obscuridad a la luz (Baskin y Baskin, 1998; Rojas-Aréchiga y Batis, 2001; Romero-Schmidt *et al.* 1992; Flores *et al.*, 2006).

El conocimiento de las etapas tempranas del desarrollo de las plantas nos permite entender las dinámicas poblacionales y la estructura de las comunidades de las zonas áridas (Valiente-Banuet *et al.* 1991). Además, identificar los mecanismos de facilitación para el establecimiento es útil para el manejo local de plantas amenazadas, ya que la viabilidad de estas poblaciones generalmente está determinada por la presencia/ausencia de las condiciones necesarias para la supervivencia de la plántula. (Suzán *et al.*, 1994, Tewksburry *et al.*, 1999 y García *et al.*, 2002).

De esta forma, los requerimientos de establecimiento pueden explicar la distribución espacial de las especies. Esto se debe a que, por ejemplo, se espera que las especies que germinan bajo nodrizas presenten una distribución agregada a los núcleos de vegetación (Zúñiga *et al.*, 2005; Cody, 1993). El patrón de distribución de las especies está dado por factores bióticos como la capacidad de dispersión, y las interacciones (positivas y

negativas) intra- e inter-específicas, y factores abióticos como temperatura, agua disponible, luz, pH, y las interacciones entre todos estos factores (Begon *et al.*, 2006; Krebs, 1994; Basnet, 1992; Cross y Schlesinger, 1999). Es importante resaltar que la identificación de un patrón de distribución espacial depende de la escala a la que se estudie. En las especies vegetales se observa que, a escala global, las condiciones climáticas que están determinadas por la latitud, altitud, tamaño de la masa continental, el efecto de las estaciones, entre otras, determinan el patrón de éstas. Sin embargo a una escala local, se ha observado que las interacciones bióticas como la relación nodriza-protegido y las propiedades particulares del ambiente (*e.g.* condiciones edáficas y geomorfológicas) determinan, en gran medida, la distribución de estas especies, especialmente en las zonas áridas donde las condiciones ambientales son adversas y las nodrizas pueden proveer micro-sitios con condiciones favorables para la germinación, el establecimiento y la supervivencia de los individuos (Parker, 2001; Nobel, 2001; Rzedowski, 1978; McAuliffe, 1984; de Viana *et al.*, 1990; Valiente-Banuet *et al.*, 1991, Turner *et al.*, 1966, Jordan y Nobel, 1981).

El nodricismo o la relación nodriza-protegido se ha descrito como una interacción en la cual existe un mayor número de individuos de una especie vegetal debajo de la sombra de otra(s) especies perennes. Las especies que están bajo las sombra pueden estar beneficiándose por las condiciones ambientales que las especies perenes proveen (*e.g.*, amortiguar la temperatura, mayor cantidad de agua y nutrientes disponibles, protección de la herbivoría, de la compactación y de la erosión) (Ellner y Shmida 1981; Niering *et al.*, 1963; Flores y Jurado 2003).

Existen varios estudios que describen esta relación para especies de la familia Cactaceae, sin embargo, se ha observado en algunas especies de esta familia que existen individuos en áreas descubiertas sin la aparente protección de una nodriza (Mandujano *et al.*, 2002). También se han descrito casos de nodricismo abiótico que ocurre cuando un factor abiótico por ejemplo las rocas o la orientación de una ladera proveen condiciones propicias para el establecimiento y crecimiento de una planta (Niering *et al.*, 1963; Rodríguez y Ezcurra, 2000; Nobel, 1984; Mandujano *et al.*, 1998, Peters *et al.*, 2008).

El conocimiento de los procesos demográficos y atributos de historia de vida se relacionan directamente con la comprensión de los procesos que regulan la abundancia de las especies. Por lo tanto, diversos estudios enfocados en la dinámica poblacional y aspectos reproductivos se han utilizado como base para generar planes de manejo,

protección o aprovechamiento adecuados (*e.g.* Esparza-Olguín, 2004; Mandujano *et al.*, 2007). En el caso de las cactáceas, hay cada vez más estudios que evalúan el estado de conservación de distintas especies mediante el conocimiento de sus procesos demográficos (*e.g.* Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Álvarez *et al.*, 2004; Esparza-Olguín *et al.*, 2002)

En este trabajo se estudiaron diversos aspectos de la ecología de poblaciones de *E. unguispinus* con el fin de describir los procesos que determinan la distribución, abundancia y dinámica poblacional de la especie. Para esto se llevaron a cabo análisis matriciales de tipo Lefkovitch, donde se agruparon a los individuos en clases de tamaños (Begon *et al.* 2006).

## **II. OBJETIVOS.**

### **2.1 Objetivo general**

Caracterizar demográficamente una población de *Echinomastus unguispinus* para evaluar su estado de conservación y sentar bases para planes de manejo y conservación.

### **2.2 Objetivos particulares**

- 1) Modelar la dinámica poblacional para estimar la tendencia demográfica de la población.
- 2) Describir algunos aspectos de la ecología de la población de estudio, específicamente:
  - Patrón de distribución
  - Asociación nodriza-protegido
  - Densidad poblacional
- 3) Con base en la información obtenida, evaluar el estado de conservación de la especie y proponer acciones para su manejo y conservación.



### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 Especie de estudio

*Echinomastus unguispinus* es una cactácea globosa de color verde o verde azul que llega a medir hasta 15 cm de altura (Figura 1). Su época de floración es entre marzo y abril, sus flores son color marrón, formándose después frutos pequeños de color verde que contienen semillas grandes, negras y ovaladas. La especie puede considerarse representativa del género, ya que de las seis especies lo conforman, ésta presenta una mayor extensión en su distribución geográfica (Figura 2). *E. unguispinus* se distribuye en la ecorregión desierto Chihuahuense en los estados de Chihuahua, Coahuila, Durango, Zacatecas y San Luis Potosí (Guzmán *et al.*, 2003) (Figura 2).

Un estudio realizado en el año 2009 determinó que dentro de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, la distribución de esta especie se encuentra restringida a ciertos relieves que se distinguen por estar cubiertos de cantos rodados de color rojizo. Al analizar las propiedades químicas del suelo de estos sitios se determinó que el bajo contenido de calcio los hace significativamente distintos de otros sitios (Ruiz-González, 2011).



Figura 1. Especie de estudio *Echinomastus unguispinus* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango, México. Foto: Sylvia Patricia. Ruiz-González.

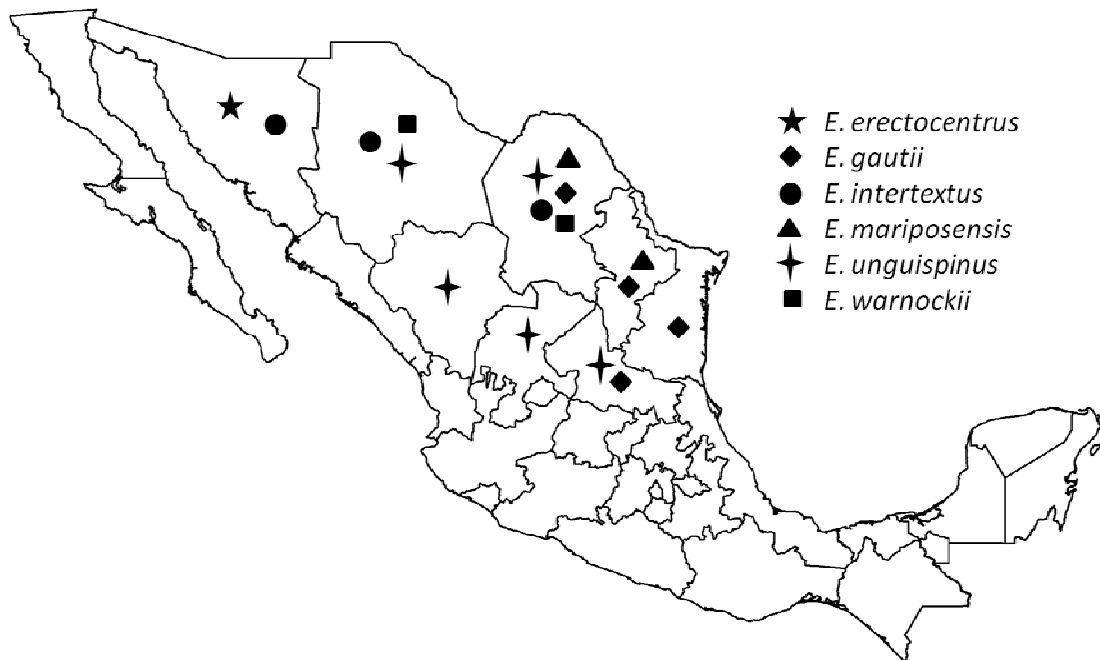


Figura 2. Distribución de las especies del género *Echinomastus* (Guzmán *et al.*, 2003).

### 3.2 Sitio de estudio

La Reserva de la Biosfera de Mapimí (RBM) se encuentra ubicada dentro de la región conocida como Bolsón de Mapimí, en los estados de Durango, Coahuila y Chihuahua, con una superficie total de 103 000 hectáreas (Figura 3).

De acuerdo con la estación meteorológica de Mapimí, la temperatura media anual en la zona varía de 13.2°C a 19.3°C. Existe una fuerte variación estacional ya que la media en invierno es de 3.9°C y en el verano la media es de 36.1°C. La precipitación total anual varía entre los 300 y 200 mm, la mínima llega a ser de 5.7 y la máxima de 320 mm. El clima del área según la clasificación de Köpen, adaptada a México por García (1973) es muy cálido, semiárido, con lluvias de verano y una amplitud térmica extrema.

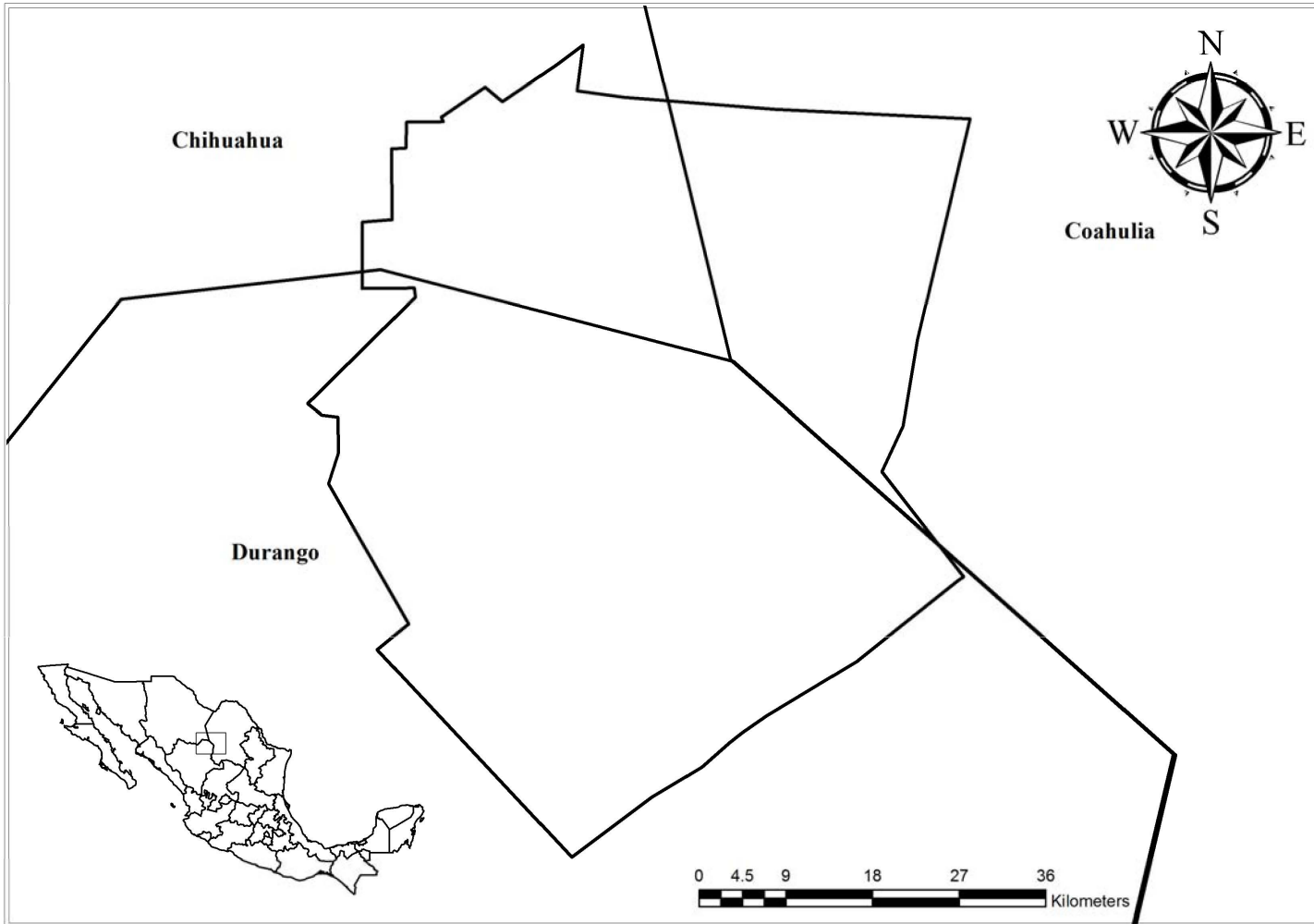


Figura 3. Ubicación de la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

### 3.3 Muestreo en campo.

Debido a que la distribución de la especie dentro de la RBM se encuentra restringida a ciertos lomeríos, en junio del 2007 se llevó a cabo una búsqueda de sitios donde se encontraran suficientes individuos de para el estudio. Una vez que localizados los sitios, se delimitaron doce parcelas permanentes de 30 x 20 metros. El número de parcelas que se colocó en cada sitio se determinó de acuerdo a la cantidad de relieves (lomeríos) que se encontraron por sitio; así las parcelas 1 y 2 se encuentran en el sitio 1, el sitio 2 contiene las parcelas 3, 4 y 5 y en el sitio 3 se encuentran las parcelas 6-12 (Figura 4).

Dentro de las parcelas, todos los individuos de *E. unguispinus* identificados fueron mapeados utilizando coordenadas cartesianas (X, Y) y etiquetados con clavo y cuentas de colores (chaquiras) siguiendo una clave numérica (Apéndice I). Las cuentas usadas son de plástico y las series se forman utilizando alambre de cobre por lo que su coloración y duración puede garantizarse por varios años. A cada planta marcada se le tomaron medidas de tamaño (diámetro y altura en cm) utilizando vernieres metálicos electrónicos. Se realizó un conteo de las estructuras reproductivas presentes en cada individuo, que en este estudio, por la época en la que se llevó a cabo el muestreo consistió de frutos o flores secas. Por último se registró si los individuos de se encontraban bajo la sombra de alguna especie o en espacios abiertos.

Además, dentro las parcelas se identificaron, mapearon y midieron (altura, y dos diámetros -el mayor y el perpendicular al mismo-) todos los individuos de otras especies vegetales acompañantes.

En el mes de junio de los años 2008, 2009 y 2010 se censaron y midieron todos los individuos de la especie de estudio. Asimismo, se contaron las estructuras reproductivas para estimar sus tasas vitales y describir los procesos demográficos de la población. En los años en los que se registraron plántulas se les asignó un número provisional (sin etiqueta) y no se midieron para evitar dañarlas.



Figura 4. Ubicación de los tres sitios donde se establecieron las doce parcelas para el estudio demográfico de *Echinomastus unguispinus* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Tomado de Google Earth.

### 3.4 Ecología de poblaciones

#### 3.4.1 Germinación y establecimiento.

Debido a que no se observó reclutamiento a lo largo del periodo de los censos poblacionales y a que se desconoce si la especie de estudio puede formar un banco de semillas, se realizaron diversos experimentos y observaciones sobre la germinación y establecimiento.

#### Descripción de las semillas y germinación.

En junio de 2007, mayo de 2008 y junio de 2010 se realizaron colectas de frutos y semillas de la especie de estudio. Estas se llevaron a cabo fuera de las parcelas a fin de alterar lo menos posible el reclutamiento futuro en los individuos del estudio. En éstas se colectaron la mayor cantidad de frutos completos posibles (la mayoría de los frutos se

habían secado y muchas de las semillas se habían dispersado), además se colectaron frutos rotos y semillas sueltas que permanecían en el tallo de los individuos adultos.

Las semillas y los frutos colectados se almacenaron en bolsas de papel de estraza a temperatura ambiente. Una vez en el laboratorio se hizo un conteo de semillas por fruto y de semillas totales. En 2007 se encontraron 24 frutos completos, en el 2008 la colecta consistió casi en su totalidad de frutos rotos y semillas sueltas y en 2010 se encontraron 11 frutos completos.

De las semillas colectadas en los años 2007 y 2008, se tomó una muestra de 150 semillas para obtener su peso y medidas (largo y ancho). Las semillas se pesaron en una balanza analítica SARTORIUS y posteriormente se fotografiaron bajo un microscopio estereoscópico para después medirlas (largo y ancho) utilizando el programa VisionWorks LS.

Las semillas colectadas en el 2007 se utilizaron para determinar si las semillas de esta especie presentan fotoblastismo positivo, negativo o si son indiferentes. Se llevó a cabo un experimento de germinación bajo dos condiciones: luz y oscuridad. En cada condición se sembraron 500 semillas en 50 cajas de Petri (cada caja contenía 10 semillas) con agar bacteriológico al 1%. Para el tratamiento de oscuridad se cubrieron con papel aluminio inmediatamente después de haberse sembrado. Los dos tratamientos se introdujeron en una cámara de germinación a 25°C con 12 horas de luz al día.

El grupo de semillas expuestas a la luz se revisó cada tercer día durante 48 días y se cuantificó el número de semillas que habían germinado. El grupo de oscuridad se revisó a los 48 días y se cuantificó el número total de semillas germinadas. Posteriormente se descubrieron las cajas para exponer a las semillas a la luz y se siguió el procedimiento anterior, hasta que se cumplieron los 100 días. La proporción final de germinación se analizó con un modelo lineal generalizado utilizando el programa JMP para determinar si existen diferencias significativas entre los tratamientos (Flores y Briones, 2001; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998).

Los datos obtenidos de la proporción de germinación se transformaron a la raíz cuadrada de su arco-seno para homogeneizar la varianza (Zar, 2010) y posteriormente se analizaron utilizando el programa TABLE-CURVE ® 2D 4.0 para obtener los siguientes parámetros: a) tasa máxima de germinación tomada como la primera derivada de la curva

de germinación ajustada a una ecuación sigmoide, b) tiempo de latencia (*lag time*), tomado como el número de días que pasaron entre la siembra de las semillas y su germinación y c) tiempo (en días) en alcanzar la germinación máxima en cada tratamiento. Estos parámetros se compararon utilizando una prueba de *t* con el programa JMP (Mooring, 1971; López y Valdivia, 2007; Malcolm *et al.*, 2003).

También, se cuantificó el número de plántulas sobrevivientes de ambos tratamientos, para ello se trasplantaron a un sustrato de suelo negro con tepojal, previamente esterilizado, y se pasaron a un invernadero. Estas revisaron cada semana por cuatro semanas para cuantificar el número de plántulas vivas.

Con las semillas colectadas en el 2008 se llevó a cabo una prueba de longevidad. Para esto, se sembró un grupo de 500 semillas en 50 cajas de Petri con agar bacteriológico al 1% dos meses después de su colecta. Se colocaron en una cámara de germinación a 25°C con 12 h luz al día y se revisaron cada tercer día por 45 días, en cada revisión se cuantificaba el número de plantas que habían germinado.

Se almacenaron semillas de esta misma en bolsas de papel estraza. Tres años después, en agosto del 2011, se tomaron 500 semillas de la misma colecta, se sembraron bajo las mismas condiciones y se revisaron cada tercer día por 70 días. La proporción final de germinación se analizó con un modelo lineal generalizado utilizando el programa JMP a fin de determinar si existen diferencias significativas entre los tratamientos (Flores y Briones, 2001; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998).

Los datos obtenidos de la proporción de germinación se transformaron a la raíz cuadrada de su arco-seno (Zar, 2010) y se obtuvieron los parámetros descritos anteriormente utilizando el programa TABLE-CURVE ® 2D 4.0 para los dos tratamientos y se compararon utilizando una prueba de *t* con el programa JMP.

### **Establecimiento en campo.**

Para estimar el reclutamiento de los individuos de la población de estudio, se realizó un experimento de establecimiento en campo. Este se llevó a cabo en septiembre del 2010, cuando la probabilidad de precipitación es más alta.. Se llenaron cien macetas de celulosa con suelo de los sitios, se regaron a capacidad de campo y se sembraron diez semillas (colectadas en junio del mismo año) en cada maceta y estas se enterraron, repartidas de

manera aleatoria, en las parcelas establecidas para la demografía (Apéndice II). Dentro de las parcelas las macetas se sembraron bajo especies perennes buscando favorecer la supervivencia de las plántulas.

Seis semanas después, se llevó a cabo una revisión para cuantificar el número de semillas que habían germinado y el número de semillas que permanecían dentro de las macetas.

### 3.4.2 Patrón de distribución espacial.

Para determinar si la especie presenta un patrón de distribución uniforme, agregado o aleatorio, se realizó la prueba de Hopkins (Krebs, 1999; Mandujano *et al.*, 2007). En esta prueba se obtiene el índice de Hopkins ( $I_H$ ) que está basado en las distancias que existen entre los individuos de una población y puntos aleatorios dentro del área de estudio. De esta manera, se puede determinar si la población de estudio presenta un patrón de distribución agregado, uniforme o aleatorio.

Cuando la distancia entre los puntos aleatorios y los individuos es mayor que entre los individuos entonces el patrón de distribución es agregado y el índice de Hopkins se aproxima a 1. Cuando las distancias entre los individuos son mayores que las que hay entre puntos aleatorios e individuos, el patrón de distribución es uniforme y el índice de Hopkins se aproxima a cero. Por último, cuando las distancias entre individuos y entre puntos aleatorios e individuos son similares el patrón de distribución observado es aleatorio y el índice de Hopkins se aproxima a 0.5 (Figura 5).

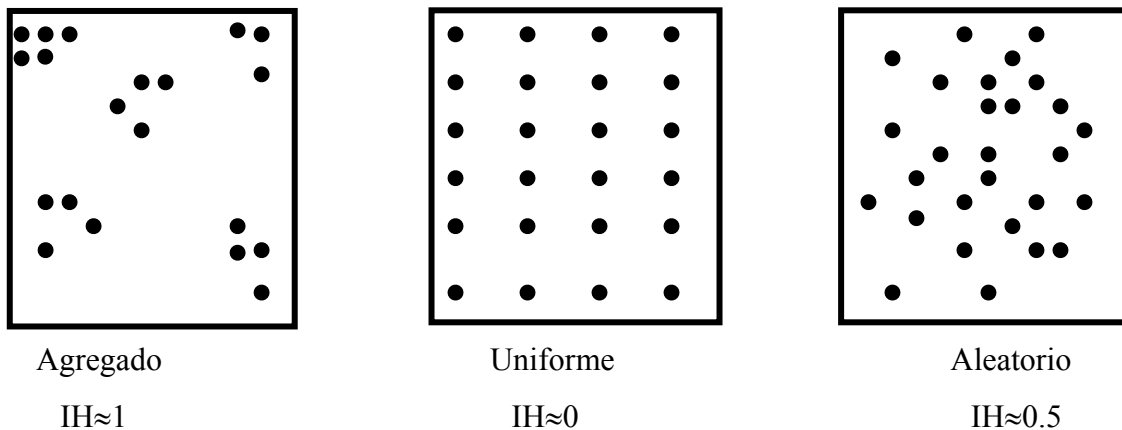


Figura 5. Representación de los distintos patrones de distribución espacial.



El índice de Hopkins ( $I_H$ ) se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$I_H = \frac{h}{1+h} = \frac{\sum(xi^2)}{\sum(xi^2) + \sum(ri^2)}$$

Dónde

$h$ = Prueba estadística de Hopkins para determinar aleatoriedad

$xi$ = Distancia de un punto aleatorio  $i$  al organismo más cercano

$ri$ = Distancia de un organismo aleatorio a su vecino más cercano

### 3.4.3 Vegetación acompañante y nodricismo.

Para describir la vegetación acompañante en las parcelas establecidas se obtuvo un promedio de las dos medidas de diámetro que se tomaron en cada especie para obtener la cobertura. Con los datos de ubicación y cobertura de las especies perennes se realizaron mapas de cobertura de vegetación utilizando gráficas de burbujas en Excel, en los que quedarán representadas las especies y su cobertura en cada parcela.

Con la información anterior se utilizó el índice de Shannon para describir la diversidad de las parcelas de estudio (Begon *et al.*, 2006)

$$H' = -\sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i$$

Donde

$S$ = el número de especies en cada parcela

$P_i$  = la proporción de individuos de la especie  $i$  respecto al total de individuos

Posteriormente utilizó una regresión lineal para establecer si existe relación entre la diversidad de especies y la densidad de individuos de *E. unguispinus* en el sitio de estudio.

Para determinar si existe una asociación nodriza-protégido entre *E. unguispinus* y alguna de las especies perennes o con el espacio descubierto y rocoso, se obtuvo el número de individuos que se esperaba estuvieran bajo el dosel de cada especie o en el espacio abierto, ponderado por la cobertura vegetal que fue estimada en las parcelas. Esta frecuencia esperada se comparó con el número de individuos observados en cada condición utilizando una prueba de  $\chi^2$  (Everitt, 1977). El número de individuos



Tabla 3. Resultados de las pruebas de Wald. Se muestra la significancia de las relaciones de las variables (Alto, Ancho y Volumen) con la supervivencia (*S*) y fecundidad (*F*) de cada año.

Año	2007( <i>S</i> )	2007( <i>F</i> )	2008( <i>S</i> )	2008( <i>F</i> )	2009( <i>S</i> )	2009( <i>F</i> )
Variable	Pr(> <i>z</i> )	Pr(> <i>z</i> )	Pr(> <i>z</i> )	Pr(> <i>z</i> )	Pr(> <i>z</i> )	Pr(> <i>z</i> )
Alto	0.044	2.16E-05***	0.885	0.329	0.7731	5.14E-05***
Ancho	5.83E-05***	1.15E-14***	5.04E-09***	0.385	7.52E-07***	3.08E-13***
Volumen	0.876	6.40E-06***	0.0019**	0.0037*	0.0262	4.15E-05***

Códigos de significancia: ≤0.0001 \*\*\* ≤0.001 \*\* ≤0.01 \*

Tabla 4. Categorías de tamaño utilizadas para el análisis poblacional de *Echinomastus unguispinus* con los dos criterios de clasificación de tamaño.

Categoría	Ancho (cm)	Volumen (cm <sup>3</sup> )
1	Semillas	Semillas
2	>0-2.5	>0-20
3	>2.5-5	>20-150
4	>5-7.5	>150-400
5	>7.5	>400

### Probabilidad de transición y estimados de fecundidad

Una vez definidas las categorías se determinó el número de individuos de cada categoría que en el transcurso de un año permanecieron en la misma categoría, los que crecieron y pasaron a categorías posteriores, los que decrecieron y pasaron a categorías anteriores y los que murieron. A partir de estas matrices de frecuencias se obtuvieron las probabilidades de transición de cada uno de estos procesos demográficos para cada una de las categorías. La fecundidad se estimó multiplicando el promedio de semillas por fruto por el número de frutos producido por los individuos de cada categoría y el valor obtenido se dividió entre el número de individuos presentes en cada categoría.

### Análisis Matricial

Una vez obtenidas las probabilidades de transición y la fecundidad por categoría se construyó una matriz de proyección poblacional para cada transición anual.

Mediante análisis numéricos de las matrices de transición se obtuvieron: la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) como el valor propio dominante de la matriz, la estructura estable de edades o tallas ( $\mathbf{w}$ ) como el vector propio derecho asociado al valor propio dominante y el valor reproductivo ( $\mathbf{v}$ ) como el vector propio izquierdo (i.e., el vector calculado a la matriz transpuesta) asociado al valor propio dominante (Caswell, 2001). Estos análisis se llevaron a cabo utilizando el paquete popbio del programa R (Stubben y Milligan, 2007) y el programa Matlab.

Para conocer si la tasa finita de crecimiento obtenida para cada transición anual es significativamente diferente de 1 se utilizó el método de re-muestreo (bootstrap) (Efron, 1979; Caswell, 2001) para estimar los intervalos de confianza al 95%. De una muestra de todos los individuos muestreados cada año, se seleccionaron individuos al azar de los datos observados de la población para construir 1000 matrices de transición diferentes y obtener la  $\lambda$  promedio y sus intervalos de confianza utilizando el programa R (Meyer et al. 1986, Caswell 2001, Kalisz y McPeck 1993).

Finalmente se utilizó una prueba de  $\chi^2$  para comparar la frecuencia de individuos observados en cada categoría cada año de estudio con la estructura estable de edades ( $\mathbf{w}$ ) obtenida para cada transición anual.

### **Análisis de perturbación prospectiva.**

#### a) Análisis de sensibilidad

Los análisis de sensibilidad miden el efecto absoluto sobre  $\lambda$  a partir de un cambio absoluto en una entrada de la matriz ( $a_{ij}$ ). Un valor alto de sensibilidad se puede interpretar como una transición que pasa por una fuerte presión de selección (Caswell, 1978; Caswell, 2001; van Groenendael *et al.*, 1988). Los elementos de esta matriz se pueden estimar directamente de los vectores propios izquierdo y derecho, asociados a  $\lambda$  utilizando la siguiente fórmula (Caswell, 2001):

$$S_j = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle}$$

Donde:

$v_i$  = i-ésimo elemento del vector propio izquierdo

$w_i$  = j-ésimo elemento del vector propio derecho

$wv$  = producto de los dos vectores propios (escalar).

Estos análisis presentan dos grandes limitantes: la primera es que la matriz de sensibilidad final contiene valores para todas las entradas de la matriz, aún en aquellas que no se observan contribuciones en las poblaciones naturales; y la segunda es que como las tasas vitales se miden en diferentes escalas, no se pueden comparar entre las

diferentes entradas de la matriz ni entre diferentes poblaciones o especies (Lemos-Espinal *et al.*, 2005).

b) Análisis de elasticidad.

Los análisis de elasticidad fueron propuestos por de Kroon y colaboradores en 1986. Estos miden de manera proporcional la sensibilidad de  $\lambda$  a cambios potenciales en las entradas de la matriz de transiciones. De hecho, las elasticidades son simplemente sensibilidades estandarizadas. Por lo tanto, se pueden realizar comparaciones entre entradas dentro de una matriz, entre matrices de distintas poblaciones de la misma especie y entre matrices de diferentes especies. Los análisis de elasticidad proveen de una herramienta más para comparar los procesos demográficos entre poblaciones y especies; al estar estandarizados los valores de elasticidad de una matriz, éstos siempre suman uno de manera que ésta se puede dividir en regiones que representan los diferentes procesos demográficos. Por ejemplo, la diagonal principal representa la probabilidad de permanencia y la fila superior representa la fecundidad, entonces, se puede obtener el valor de elasticidad para cada uno de los procesos demográficos y posicionar en una gráfica triangular (triángulo demográfico) a la especie o población de estudio. En esta gráfica triangular cada eje representa la elasticidad de los procesos demográficos: crecimiento, supervivencia y fecundidad (Silvertown *et al.*, 1993, Caswell, 2001, Lemos-Espinal *et al.*, 2005, Silvertown y Charlesworth, 2006).

Se obtuvieron las matrices de elasticidad estimando cada elemento  $e_{ij}$  con la siguiente fórmula (Caswell, 2001):

$$e_{ij} = \left( \frac{a_{ij}}{\lambda} \right) s_{ij}$$

Donde:

$s_{ij}$  = sensibilidades del elemento de la matriz

$a_{ij}$  = entradas de la matriz

$\lambda$  = tasa finita de crecimiento

Se sumaron los valores de elasticidad por proceso demográfico (fecundidad, crecimiento y permanencia) para cada transición anual con las dos categorizaciones y los valores se

analizaron en una gráfica triangular para determinar su posición dentro del triángulo demográfico (Silvertown *et al.*, 1993).

### Modelos alternativos

#### a) Matrices periódicas

Las matrices de transición describen los cambios en la población en un solo tiempo (en este caso un año). Sin embargo, las poblaciones experimentan variación ambiental en distintos periodos (estaciones, meses, años) y esta variación afecta las tasas vitales de los individuos de la población. Para describir los efectos de estos ambientes variables, se utilizaron los modelos de matrices periódicas que permiten incorporar esta variación ambiental (Skellam, 1966; Caswell y Trevisan, 1994) utilizando el siguiente modelo.

$$n(t+m) = \left[ B^{(m)} B^{(m-1)} B^{(m-2)} \dots B^{(1)} \right] n(t)$$

$$n(t+m) = A^{(1)} n(t)$$

Dónde:

$B^{(m)}$  = matriz del último periodo

$B^{(m-1)}$  = matriz de penúltimo periodo y así sucesivamente, hasta llegar al primer periodo  $B^{(1)}$

$A^{(1)}$  = matriz producto que proyecta a la población a través de todo el ciclo. El superíndice de  $A$  indica la fase en la que la proyección inicia, en este caso es la matriz  $B^{(1)}$ .

En este estudio, se tomó cada año como una fase y se obtuvieron tres matrices periódicas. De manera que cada matriz representa un ciclo y toma una fase diferente como la que lo inicia. Se calculó la tasa finita de crecimiento y la matriz de sensibilidad (utilizando los métodos descritos anteriormente) para cada una de estas matrices periódicas. La  $\lambda$  obtenida es igual para todas las matrices periódicas cuando las permutaciones son cíclicas (Mandujano *et al.*, 2001) y representa el crecimiento poblacional del periodo completo. Con los datos obtenidos se calcularon las sensibilidades ( $S_B^{(h)}$ ) y elasticidades ( $E_B$ ) de cada matriz de periodo o fase del ciclo utilizando las siguientes fórmulas (Caswell, 2001):

1. ( $S_B^{(h)}$ )

$$S_{B^{(h)}} = \left[ B^{(h-1)} B^{(h-2)} \dots B^{(1)} B^{(m)} B^{(m-1)} \dots B^{(h+1)} \right]^T S_{A^{(h)}}$$

Donde

$B$  = Matrices fase o periodo (se incluyen todas excepto  $B^{(h)}$ )

$S_A^{(h)}$  = Sensibilidad de lambda a cambios en la matriz periódica correspondiente

$T$  = denota la matriz transpuesta

## 2. ( $E_B$ )

$$e_{ij} = \left( \frac{b_{ij}}{\lambda} \right) \times s_{ij}^B$$

Donde:

$e_{ij}$  = elasticidades de  $\lambda$  a cambios en  $B^{(h)}$

$b_{ij}$  = entradas en  $B^{(h)}$

$s_{ij}$  = sensibilidades de  $\lambda$  a cambios en  $B^{(h)}$  (matrices de sensibilidad de la fase en el ciclo periódico)

Los valores de sensibilidad y elasticidad nos indican como cambiaría  $\lambda_p$  con los cambios en cada fase del ciclo.

### b) Matrices estocásticas

En algunos ambientes, la variación ambiental no es cíclica, si no más bien estocástica. Para poder entender las consecuencias de esta variación temporal se utilizó el método propuesto por Joel Cohen en 1981 de simulaciones estocásticas. Con este método se puede determinar la probabilidad de que aparezca cada matriz que representa un periodo con condiciones ambientales determinadas. Esto se determina con base en las condiciones ambientales históricas y a partir de esto se obtiene la lambda estocástica ( $\lambda_{\square}$ ) y la probabilidad de extinción de la población. Este modelo supone que el crecimiento de una población depende de una serie de condiciones diferentes (matrices anuales), y la secuencia de proyección de las matrices anuales ( $A_t$ ) es generada por un proceso estocástico que opera sobre un conjunto finito de matrices, que tienen una cierta probabilidad de ocurrir ( $p_i$ ) (Caswell 2001; Bierzychudek, 1982).

La fórmula que se utiliza es la siguiente (Caswell, 2001)

$$n(t) = A_t A_{t-1} \dots A_1 n(0)$$

Donde

$\mathbf{A}_t$  es la secuencia de matrices seleccionada de acuerdo a las probabilidades

$\mathbf{n}(t)$  es un vector que indica el tamaño poblacional en un tiempo

$\mathbf{n}(t+1)$  es el tamaño poblacional que resultaría al siguiente tiempo.

Se repite varias veces la simulación (en este caso 1000) y se obtiene un tamaño poblacional por cada simulación. Al graficar el logaritmo natural del tamaño final de la población y el tiempo (obtenido en la simulación) se obtiene una pendiente a partir de la cual se puede calcular  $r$  (tasa intrínseca de crecimiento poblacional), y a partir de ésta se puede calcular  $\lambda$  siendo esta la fórmula:

$$\lambda = e^r$$

El procedimiento anterior se repite un determinado número de veces, en este caso 30 y se obtiene un promedio de la lambda estocástica ( $\lambda_s = \ln \bar{\lambda}$ ) (Caswell 2001):

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

Dónde:

$T$  = intervalo de tiempo en el que se basa la estimación (en este caso 1000).

El intervalo de confianza para este análisis se obtiene como (Caswell 2001):

$$\ln \bar{\lambda} \pm (1.96) \sqrt{\frac{V[\ln \bar{\lambda}]}{m}}$$

Dónde

$V[\ln \bar{\lambda}]$  = varianza de  $\ln \bar{\lambda}$

$m$  = número de iteraciones

Para este estudio se revisaron las temperaturas promedio de los últimos 32 años (no se utilizaron los datos de precipitación ya que se observó que la precipitación en el sitio ha sido similar en los últimos años). El intervalo de temperatura de esos años se dividió en intervalos de medio grado y se calcularon la frecuencia y la frecuencia relativa con la que



se encontraron los intervalos de las temperaturas de los años de estudio (2007: 20.5°C, 2008: 20.95°C y 2009: 21.2°C). Las probabilidades de aparición de cada matriz de transición se asignaron de manera equiprobable, ya que las condiciones climáticas que representa cada tipo de año en este estudio son las mismas (datos climáticos Estación Laboratorio del Desierto) (Figura 6), así las probabilidades quedaron de la siguiente manera: 2007-2008= 0.333, 2008-2009= 0.333 y 2009-2010= 0.333.

Finalmente, la probabilidad de extinción local se calcula como la frecuencia relativa de  $I_s$  menores a 1 en las 30 repeticiones (Mondragón *et al.*, 2004; Valverde *et al.*, 2004).

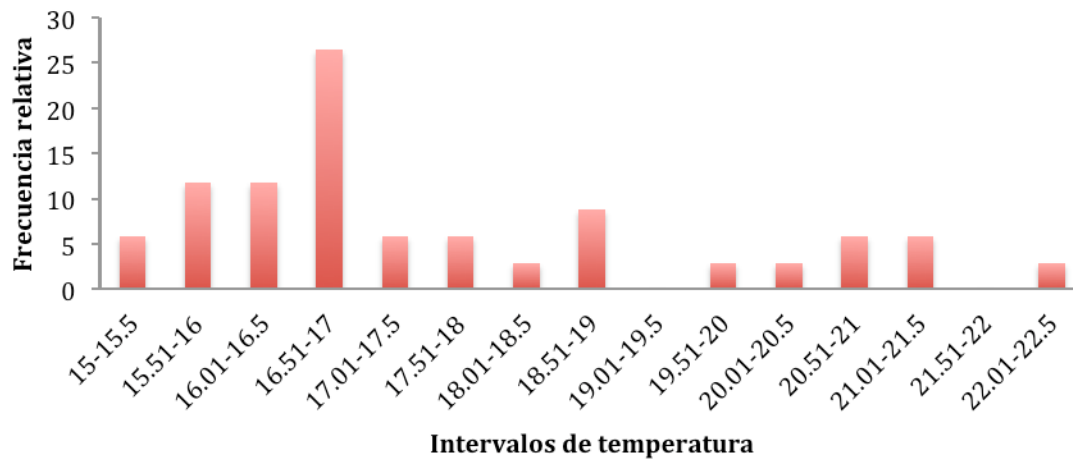


Figura 6. Frecuencia relativa de las temperatura promedio registradas en los últimos 32 años para la reserva de la biósfera de Mapimí, Durango México. Las temperaturas de los años de estudio se encuentran en los intervalos de 20.51-21 y de 21.01-21.5.

### **Simulaciones numéricas de los cambios en $\lambda$ respecto a cambios en parámetros demográficos.**

Con base en los resultados de los análisis de sensibilidad se realizaron simulaciones aumentando el porcentaje de supervivencia y la proporción de semillas que llegan a ser plántulas y se obtuvo la tasa finita de crecimiento para cada simulación en cada transición anual. Las simulaciones se llevaron a cabo utilizando el programa Simulacambio (Mandujano y Mandujano 2005) en MATLAB (TheMathWorks, 1995). La primera simulación consistió en aumentar gradualmente la entrada que representa la transición de semilla a plántula ( $a_{21}$ ) debido a que presentó los mayores valores de sensibilidad en todas las transiciones y no fue observada en campo. La segunda fue aumentar el proceso

de supervivencia en todas las categorías en un 10, 20, 30 y 40%, ya que este proceso presentó los valores más altos de elasticidad (Mandujano y Mandujano 2005). La finalidad fue evaluar el efecto que estas entradas tienen sobre la tasa de crecimiento poblacional, ya que a través de los análisis de sensibilidad se puede inferir sobre qué categorías recaen las mayores presiones selectivas. Este método permite observar el comportamiento de  $\lambda$  con respecto a los diferentes valores modificados en dichas entradas de la matriz A.

Debido a la similitud observada entre las matrices con los dos diferentes tipos de categorización, para estas simulaciones solamente se utilizaron las matrices de transición realizadas con la categorización a partir del ancho de los individuos.

### 3.5 Descripción de los caracteres de historia de vida

Utilizando la información demográfica se obtuvieron los siguientes caracteres de historia de vida 1) talla a mínima a la reproducción, correspondiente al individuo de talla más pequeño que presenta reproducción 2) talla a la última reproducción, la última talla a la que los individuos se reproducen 3) Número y tamaño de hijos, el número de frutos, el número de semillas por fruto y el tamaño de éstas 4) Tiempo generacional, que se calculó como ( $\frac{\ln R_0}{\ln \lambda}$ ):

$$T = \frac{\ln R_0}{\ln \lambda}$$

Dónde

$R_0$ = reproductiva neta

$\lambda$ = tasa finita de crecimiento

5) El valor reproductivo de cada categoría, que es el vector propio izquierdo de las matrices de transición 6) Los análisis de sensibilidad y elasticidad nos indican dónde se encuentran las presiones selectivas más fuertes y las contribuciones de los diferentes procesos demográficos a la adecuación de los individuos de la población y 7) La adecuación de los individuos de la población, tomada como la tasa finita de crecimiento  $\lambda$  (Breton y Grant, 1999).

## IV. RESULTADOS

### 4.1 Ecología de poblaciones

#### 4.1.1 Germinación y establecimiento en campo

##### Descripción de las semillas y germinación

Se encontró que cada fruto en promedio contiene 58.26 ( $\pm 37.85$ ) semillas. El peso promedio de las semillas de *E. unguispinus* es de 1.428 ( $\pm 0.231$ ) mg y miden en promedio 1.694 ( $\pm 0.147$ ) mm de largo y 1.447 ( $\pm 0.142$ ) mm de ancho.

En el experimento de germinación del 2007 el porcentaje de semillas que germinaron en el tratamiento de luz a los 48 días fue de 81.8% y en el de obscuridad fue de cero, sin embargo, al descubrir las cajas y revisarlas durante por 106 días adicionales en la luz se encontró un porcentaje de germinación de 42% (Figura 7). El modelo lineal generalizado muestra que la germinación de las semillas que pasaron de la obscuridad a la luz es significativamente menor que las semillas que estuvieron expuestas a la luz desde el principio ( $\chi^2_{(98)} = 174.398$  y  $P < 0.001$ ).

Con el tratamiento de luz blanca, la tasa máxima de germinación varió entre 3.66 y 15.04 (semillas germinadas/día), el tiempo de latencia fue entre 2.46 y 2.93 días, y el tiempo en alcanzar la germinación máxima varió entre 23.37 y 41.96 días, mientras que las semillas que estuvieron en la obscuridad y posteriormente expuestas a la luz presentaron una tasa máxima de germinación que va de 2.04 a 3.08, un tiempo de latencia que oscila de 4.18 a 5.24 días y el tiempo en alcanzar la germinación máxima fue entre 56.15 y 75.24 días (Figura 7) (Tabla 5). La prueba de  $t$  indica que las semillas en el tratamiento de luz presentaron una tasa máxima de germinación significativamente mayor ( $t_8 = -3.70$ ;  $P = 0.003$ ), un tiempo de latencia significativamente menor ( $t_8 = 8.19$ ;  $P = 0.0001$ ) y un tiempo en alcanzar la germinación máxima significativamente menor ( $t_8 = 6.98$ ;  $P = 0.0001$ ) que las semillas que pasaron de la obscuridad a la luz.

Tabla 5. Tasa de germinación máxima, tiempo de latencia y tiempo en alcanzar la germinación máxima obtenida de *Echinomastus unguispinus* bajo dos tratamientos de luz. Todas las diferencias son significativas

<b>Tratamiento</b>	<b>Tasa de germinación máxima Media (D.E)</b>	<b>Tiempo de latencia (días) Media (D.E)</b>	<b>Tiempo en alcanzar la germinación máxima (días) Media (D.E)</b>
<b>(Luz blanca)</b>	9.73 (4.3044)	2.56 (0.207)	31.82 (7.103)
<b>(obscuridad-Luz)</b>	2.54 (0.464)	4.82 (50.580)	64.21 (7.559)

De las 380 semillas que germinaron con el tratamiento de luz, 337 sobrevivientes, se transplantaron a tierra negra con tepojal y se pasaron de la cámara de germinación al invernadero. Después del transplante, las plántulas se regaron cada tercer día. La primera semana se observa una supervivencia del 100%, sin embargo, posteriormente se observa cómo disminuye a 60.83% en la segunda semana, 28.49% en la tercera semana y 0% en la última semana (Figura 8).

En el experimento de 2008 se observa que las semillas que fueron sembradas dos meses después de su cosecha presentan germinación final de 80.4% (D.E. 9.29) y las semillas que se sembraron tres años después de su cosecha presentan una germinación final de 73.6% (D.E. 4.56) (Figura 9).

El modelo lineal generalizado muestra que la germinación de las semillas que se sembraron tres años después de su colecta presentan una germinación total menor que las que fueron sembradas dos meses después de su colecta, sin embargo la diferencia no es significativa ( $z_{(98)}= 20.37; P < 0.093$ ).

Las semillas que fueron sembradas dos meses después de colectarse presentaron una tasa máxima de germinación que va de 3.58 a 4.16 (semillas germinadas/día), el tiempo de latencia fue de 3 días para todas las semillas, y el tiempo en alcanzar la germinación máxima varió entre 27 y 29 días. Las semillas que fueron sembradas tres años después de su colecta presentaron una tasa máxima de germinación que varió entre 3.38 y 3.96, un tiempo de latencia de 4 días y el tiempo en alcanzar la germinación máxima fue entre 35 y 53 días (Figura 9) (Tabla 6). La prueba de  $t$  indica que las semillas que fueron sembradas en tiempos distintos no presentan una tasa máxima de germinación diferente entre ellas ( $t_8=3.30; P=0.64$ ). El tiempo de latencia no presentó variación dentro de los tratamientos y fue de un día más para las semillas sembradas 3 años después, mientras

que el tiempo en alcanzar la germinación máxima fue significativamente menor para las semillas que se sembraron dos meses después de su colecta ( $t_8 = 0.9989$ ;  $P = 0.0021$ ).

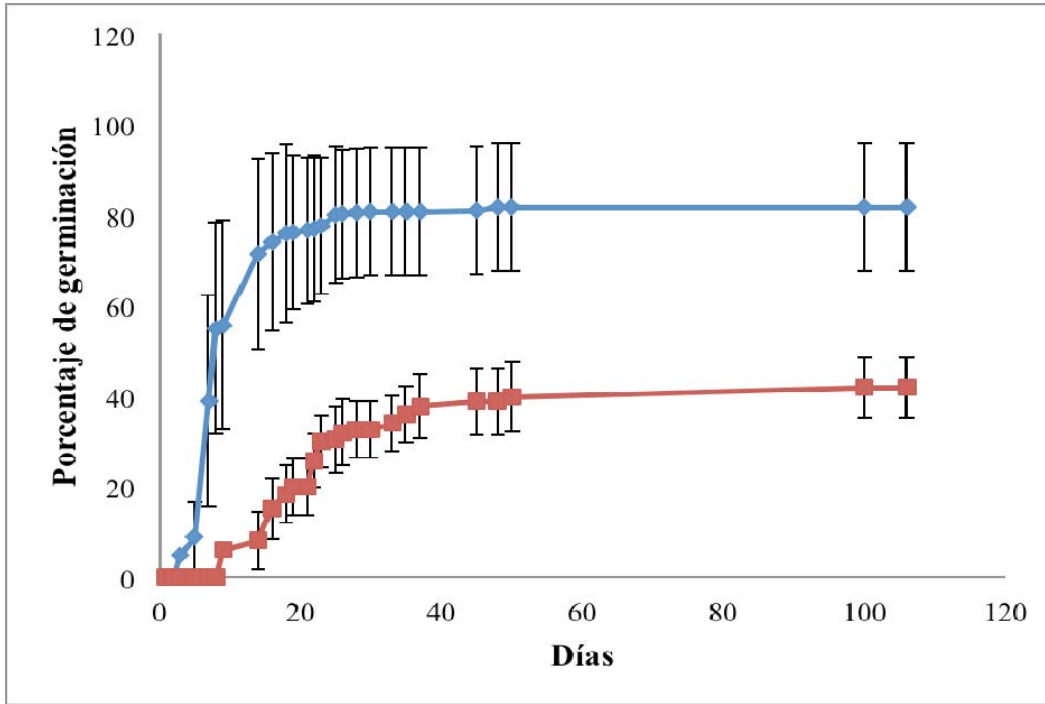


Figura 7. Porcentaje de germinación de las semillas de *Echinomastus unguispinus* cosechadas en 2007 en dos tratamientos de luz. Semillas que estuvieron expuestas a la luz desde el principio (línea con rombos) y las semillas que estuvieron en la oscuridad por 48 días y posteriormente fueron expuestas a la luz (línea con cuadrados). Las líneas perpendiculares indican la desviación estándar.

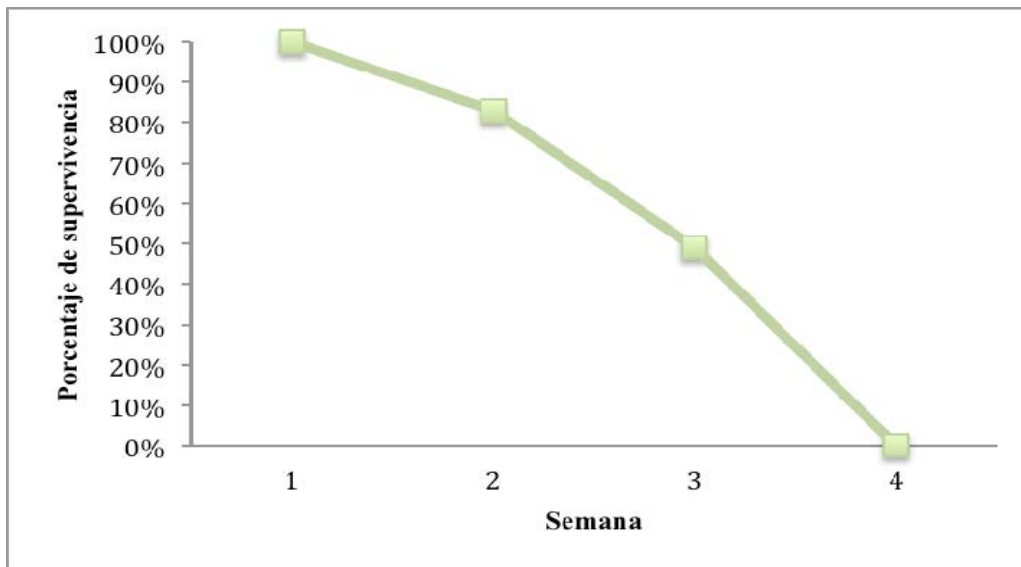


Figura 8. Porcentaje de supervivencia al final de cada semana de las plántulas de *Echinomastus unguispinus* que germinaron en el 2007 y que se trasplantaron del agar a un sustrato de tierra negra con tepojal.

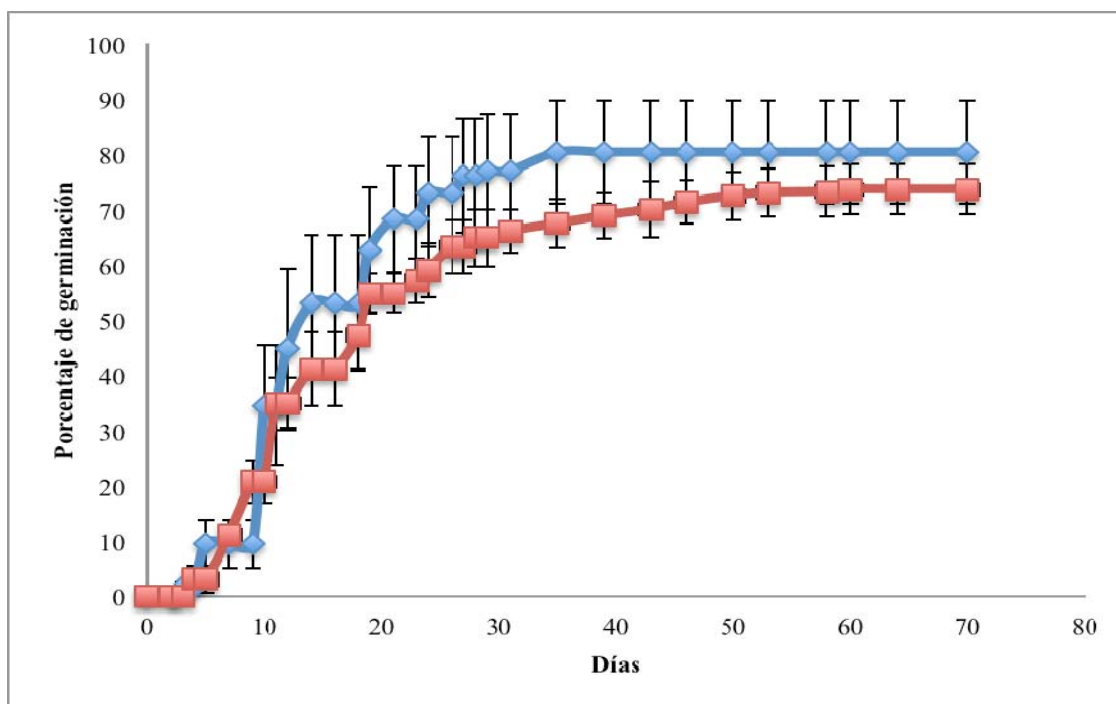


Figura 9. Porcentaje de germinación de las semillas de *Echinomastus unguispinus* cosechadas en 2008 y sembradas en dos tiempos distintos. Semillas que fueron sembradas dos meses después de su colecta (línea con rombos) y las semillas que fueron sembradas tres años después de su colecta (línea con cuadrados). Las líneas perpendiculares representan la desviación estándar.

Tabla 6. Tasa de germinación máxima, tiempo de latencia y tiempo en alcanzar la germinación máxima obtenida de *Echinomastus unguispinus* con diferentes tiempos de siembra

Tratamiento	Tasa de germinación máxima (media ± D.E)	Tiempo de latencia (días) (media ± D.E)	Tiempo en alcanzar la germinación máxima (días) (media ± D.E)
Siembra dos meses después de la colecta	3.87 (2.87)	3 (0)	28.2 (2.607)
Siembra tres años después de la colecta	3.67 (2.87)	4 (0)	44.6 (2.638)

### Establecimiento en campo.

Al revisar las macetas de celulosa seis semanas después de la siembra se encontró que ninguna semilla había germinado. Después de esa fecha no se continuó con las revisiones planeadas debido a que se suspendieron las visitas al sitio de estudio por motivos de seguridad (guerra contra el crimen organizado).

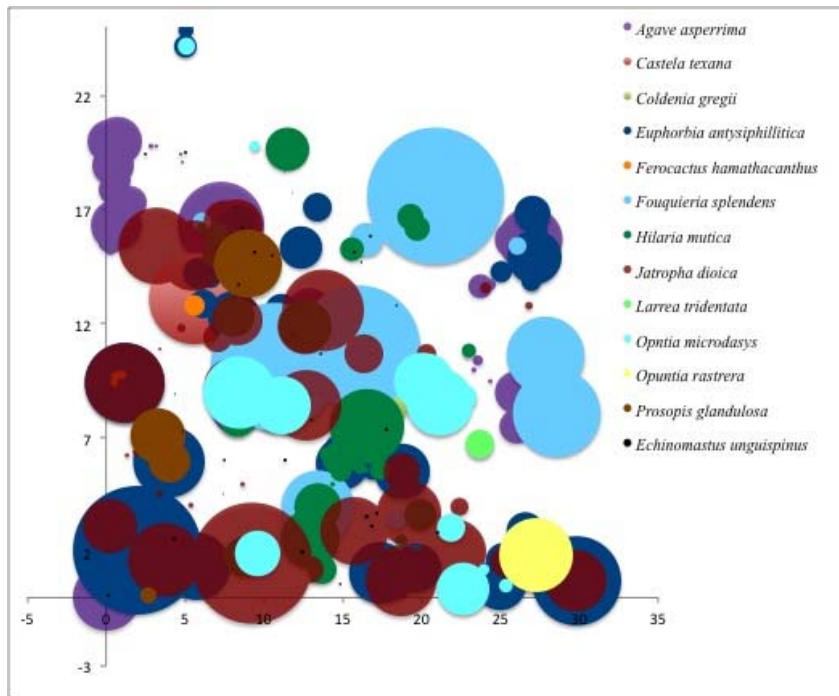
#### 4.1.2 Patrón de distribución y nodricismo

Se identificaron 26 especies vegetales como flora acompañante de *E. unguispinus* (Tabla 7). En la figura 10 se observa la representación gráfica de la cobertura y la ubicación de cada especie dentro de las parcelas, el número de individuos de *E. unguispinus* encontrados en cada parcela, el índice de diversidad para cada parcela y su la referencia geográfica de esta. El área sin vegetación representa el 75% de la superficie muestreada y solamente el 25% presenta cobertura vegetal. La cobertura total de las especies perennes en todas las parcelas es aproximadamente de 1762.93 m<sup>2</sup>, y las especies que presentan mayor cobertura son: *Larrea tridentata*, *Acacia* sp., *Fouquieria splendens*, *Jatropha dioica* y *Agave asperrima* (Tabla 8). Los valores obtenidos con el índice de Shannon van desde 1.11 a 2.23 y el número de individuos encontrados en cada parcela fue entre tres y 47. Las parcelas 5 y 3 (ubicadas en el sitio 2) presentan los valores más altos de diversidad (2.23 y 2.21, respectivamente) mientras que las parcelas 8 y 6 presentan los valores más bajos (1.11 y 1.21, respectivamente). La parcela 9 (Figura 10-I), donde se observa un índice de diversidad intermedio (1.59), presenta el mayor número de individuos de *E. unguispinus*.

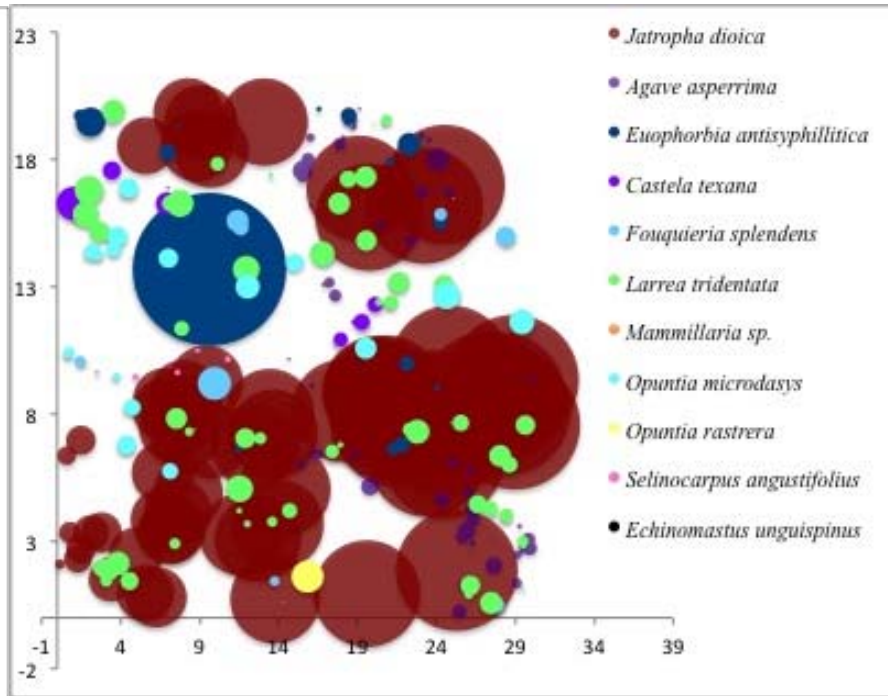
Tabla 7. Lista de especies perennes acompañantes de *Echinomastus unguispinus* con su cobertura y la cobertura relativa. Datos obtenidos de 12 parcelas de 30 x 20 m en la Reserva de la Biosfera de Mapimi, Dgo., México.

Especie	Cobertura (m <sup>2</sup> )	Cobertura relativa (%)
<i>Agave asperrima</i>	104.071	0.014
<i>Acacia sp.</i>	272.939	0.038
<i>Castela texana</i>	27.766	0.004
<i>Coldenia greggi</i>	4.011	0.001
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	5.063	0.001
<i>Cylindropuntia schottii</i>	10.021	0.001
<i>Euphorbia antysiphilitica</i>	79.166	0.011
<i>Echinomastus unguispinus</i>	0.862	0.0001
<i>Ferocactus hamathacanthus</i>	1.979	0.000
<i>Fouquieria splendens</i>	248.006	0.034
<i>Hillaria mutica</i>	10.054	0.001
<i>Jatropha dioica</i>	178.312	0.025
<i>Kallstroemia sp.</i>	2.350	0.000
<i>Larrea tridentata</i>	617.879	0.086
<i>Opuntia macrocentra</i>	0.036	0.000
<i>Opuntia microdasys</i>	46.983	0.007
<i>Opuntia rastrera</i>	15.508	0.002
<i>Parthenium hysterophorus</i>	0.345	0.000
<i>Prosopis glandulosa</i>	8.009	0.001
<i>Selinocarpus angustifolius</i>	35.358	0.005
<i>Solanum hindsianum</i>	16.490	0.002
<i>Sp. 6</i>	24.297	0.003
<i>Sp. 7</i>	6.890	0.001
<i>Sp. 8</i>	3.266	0.000
<i>Tetracoccus fassciculatus</i>	42.063	0.006



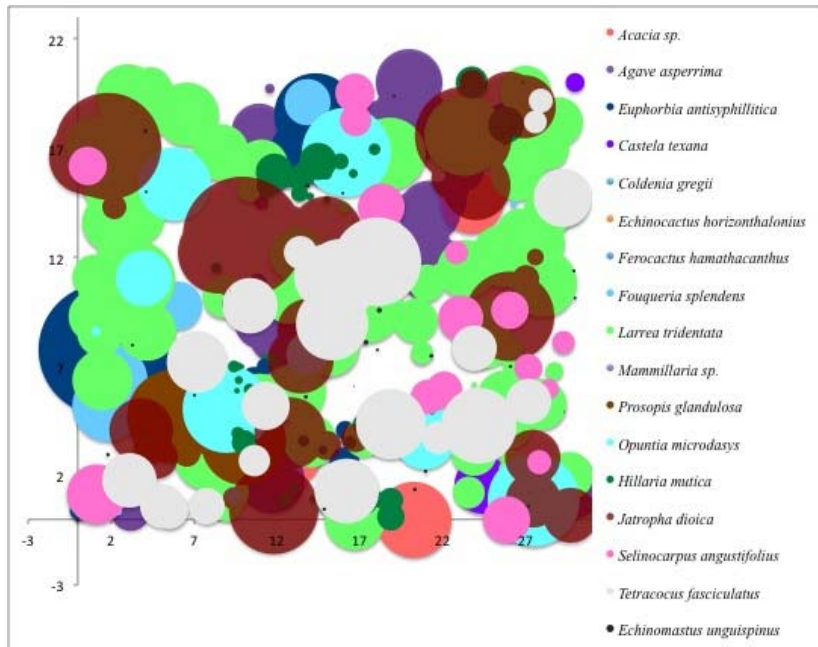


**A)**  $H' = 1.88$  Núm de ind= 28  
 Coordenadas geográficas  
 26°39,56.47''N  
 103°42'29.33''W

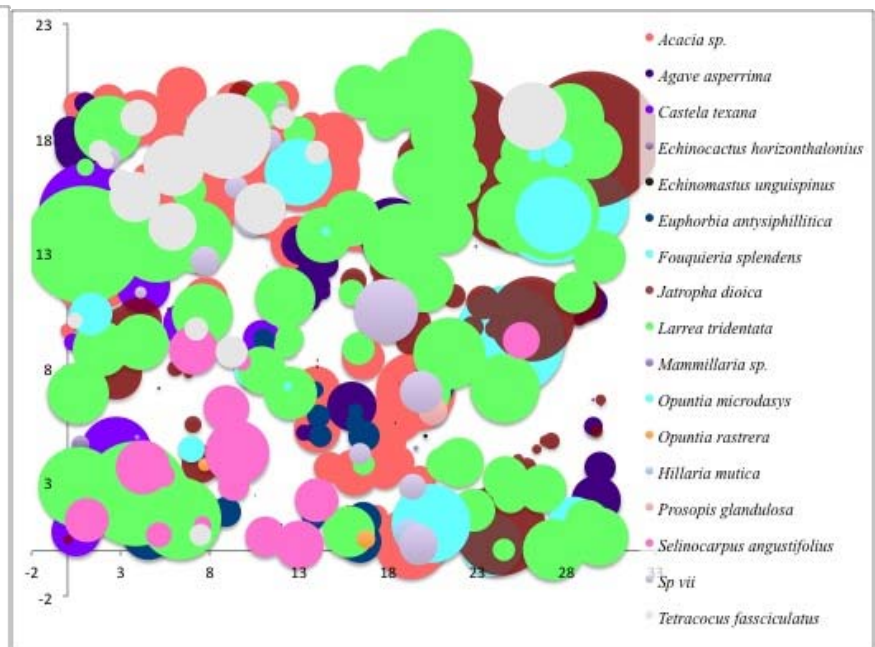


**B)**  $H' = 1.75$  Núm de ind= 24  
 Coordenadas geográficas  
 26°39,56.88''N  
 103°45'29.31''W

Figura 10 (A a L). Cobertura, distribución y diversidad de la vegetación acompañante de *Echinomastus unguispinus* en las parcelas de estudio. Debajo de cada figura se indica el valor del índice de Shannon, el número de individuos de la especie de estudio y las coordenadas geográficas de cada parcela.

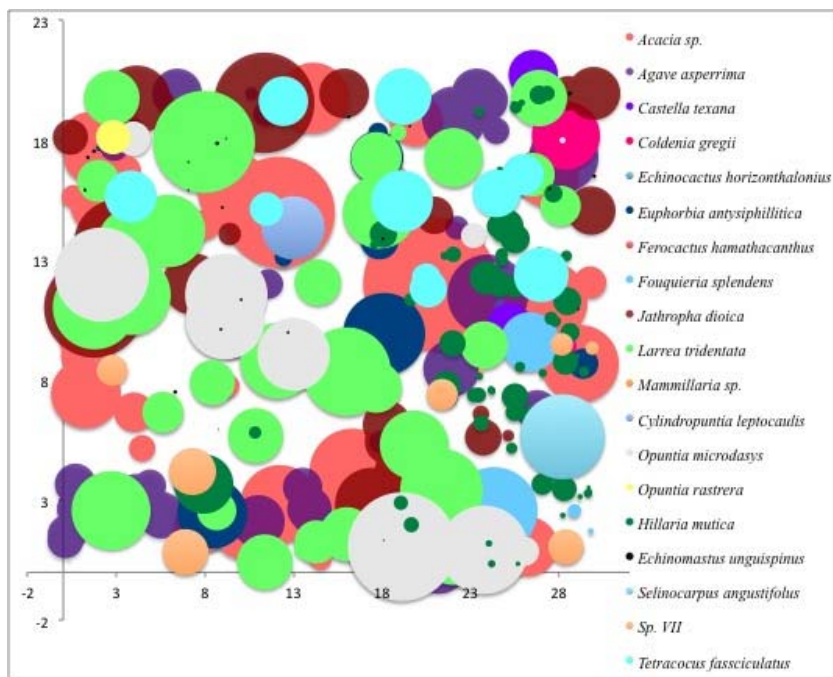


C)  $H' = 2.21$  Núm de ind= 32  
 Coordenadas geográficas  
 26°40'59.06''N  
 103°43'58.76''W

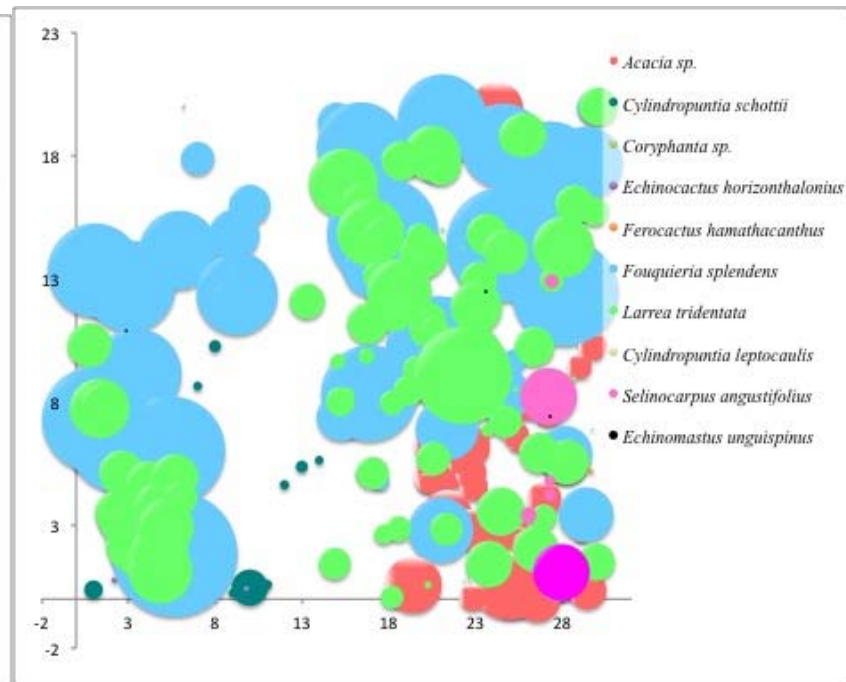


D)  $H' = 1.88$  Núm de ind= 28  
 Coordenadas geográficas  
 26°40'57.75''N  
 103°44'0.89''W

Figura 10 (A-L) Continuación

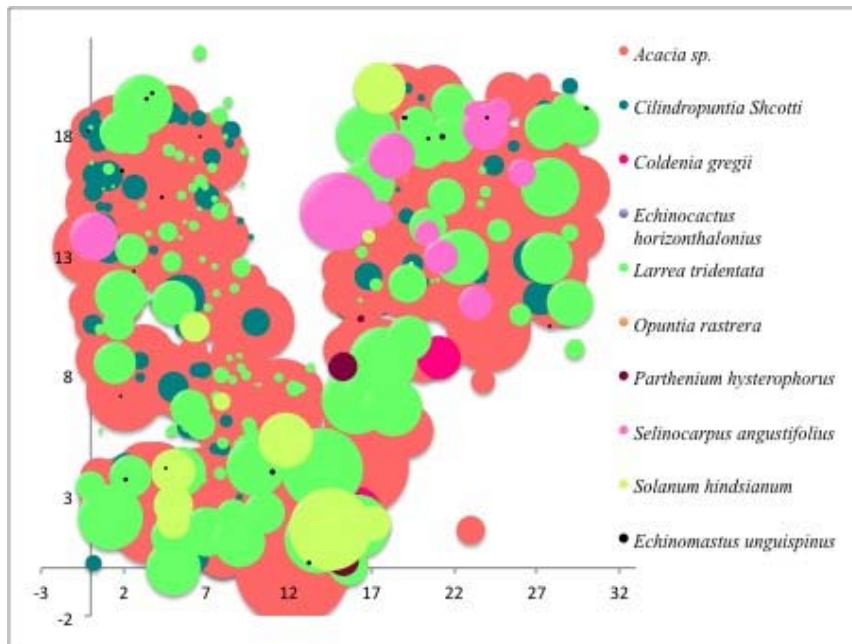


**E)**  $H' = 2.23$  Núm de ind= 27  
 Coordenadas geográficas  
 26°40'57.86''N  
 103°40'59.83''W

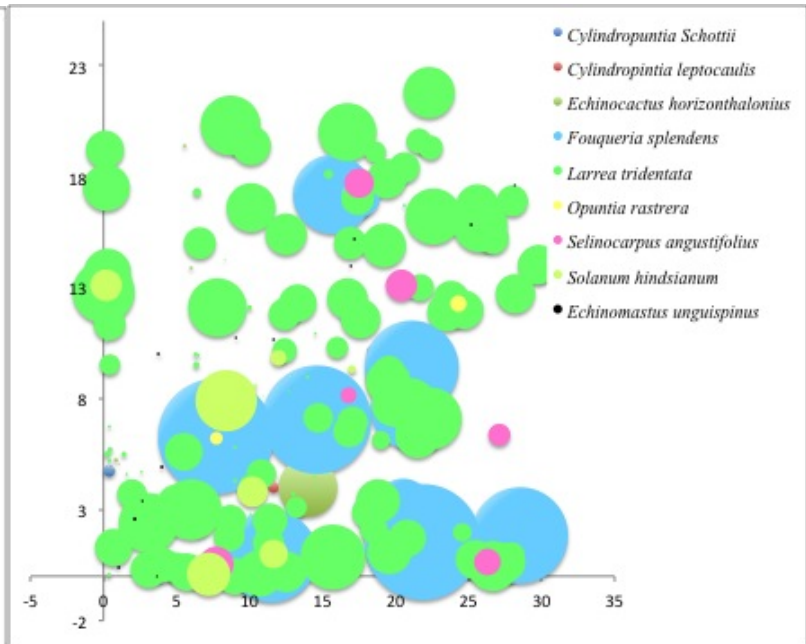


**F)**  $H' = 1.21$  Núm de ind= 3  
 Coordenadas geográficas  
 26°42'24.52''N  
 103°44'51.79''W

Figura 10 (A-L) Continuación

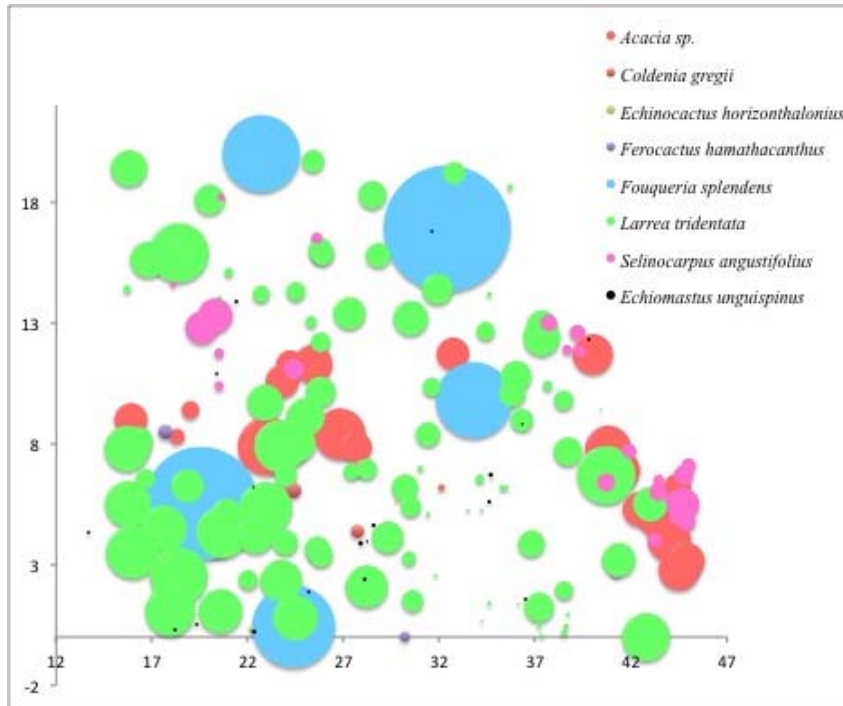


**G)**  $H' = 1.29$  Núm de ind= 12  
 Coordenadas geográficas  
 26°42'26.18''N  
 103°44'44.64''W

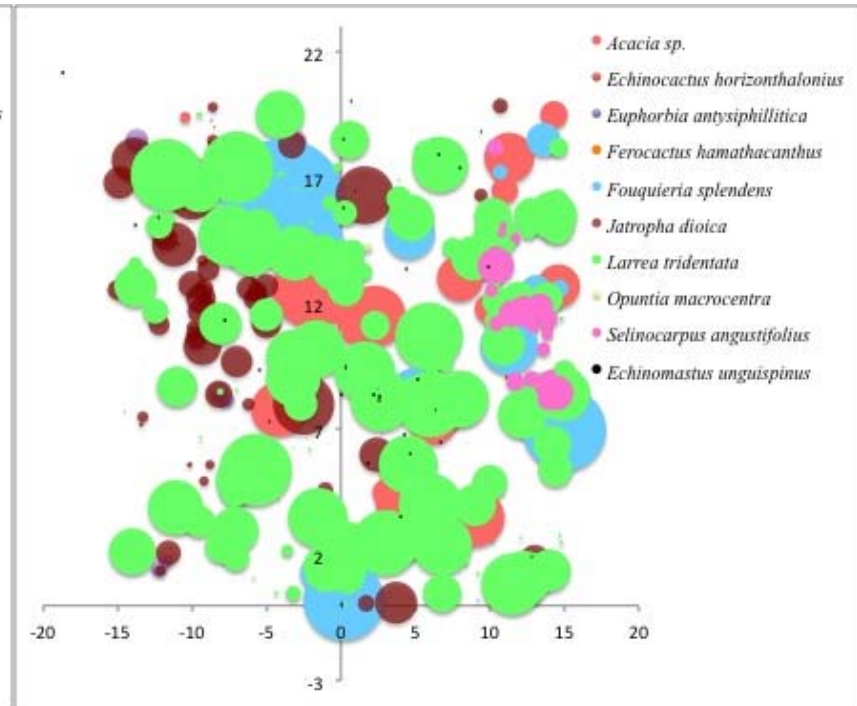


**H)**  $H' = 1.11$  Núm de ind= 10  
 Coordenadas geográficas  
 26°42'27.81''N  
 103°45'0.78''W

Figura 10 (A-L) Continuación

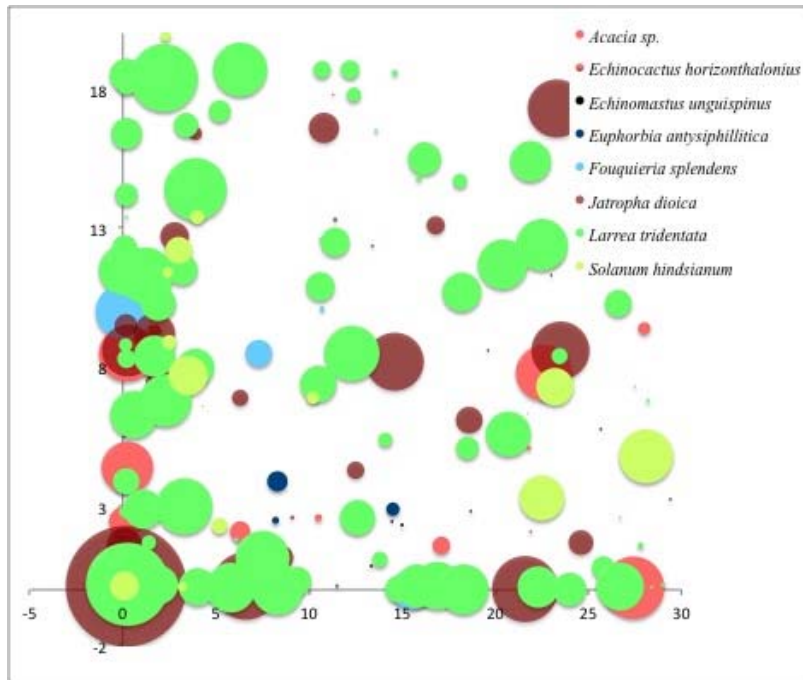


**I)**  $H' = 1.59$  Núm de ind= 47  
 Coordenadas geográficas  
 26°42'27.81''N  
 103°45'8.45''W

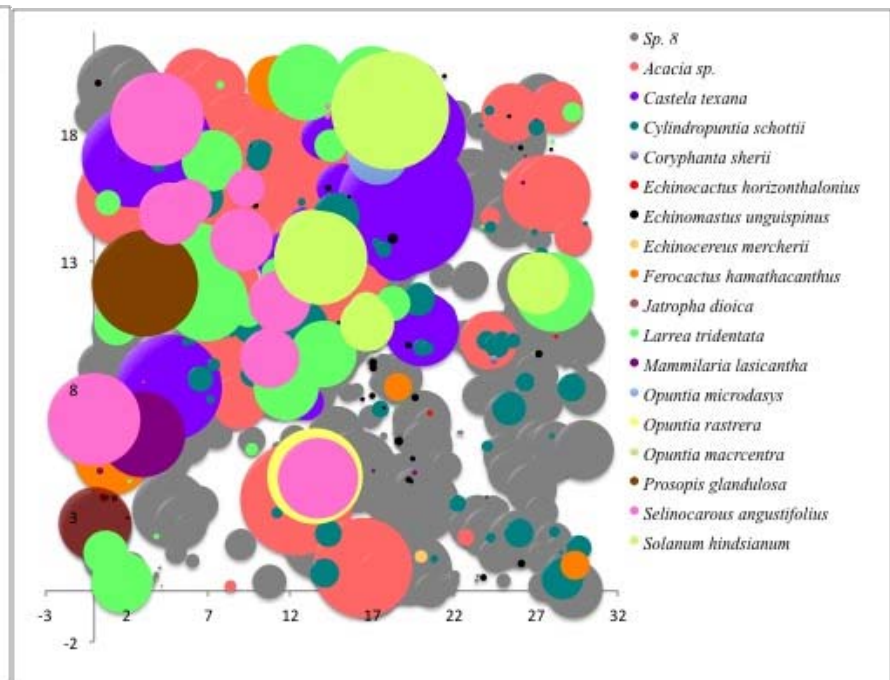


**J)**  $H' = 1.49$  Núm de ind= 18  
 Coordenadas geográficas  
 26°42'27.81''N  
 103°45'8.45''W

Figura 10 (A-L) Continuación



**K)**  $H' = 1.40$  Núm de ind= 13  
 Coordenadas geográficas  
 26°42'25.89''N  
 103°45'10.59''W



**L)**  $H' = 1.63$  Núm de ind= 19  
 Coordenadas geográficas  
 26°42'0.44''N  
 103°45'19.03''W

Figura 10 (A-L) Continuación

Mediante una regresión lineal se encuentra que existe una relación entre la diversidad de la parcela y el número de individuos de *E. unguispinus* que se encuentran en dicha parcela (Figura 11).

En el análisis de asociación se encontró que existe una asociación positiva entre *E. unguispinus* y once especies perennes: *Cylindropuntia schottii*, *Coldenia gregii*, *Euphorbia antysiphilitica*, *Ferocactus hamatacanthus*, *Hilaria mutica*, *Jatropha dioica*, *Kallstroemia sp*, *Larrea tridentata*, *Opuntia microdasys* y *Prosopis glandulosa*. La asociación entre los individuos de la especie y el área sin vegetación es negativa lo que indica que la especie tiende a estar asociada con otras especies vegetales (Tabla 8).

#### **4.1.3 Densidad poblacional y patrón de distribución espacial.**

La densidad estimada de individuos de la especie es de 416 ind/ha. El índice de agregación obtenido para los individuos de *Echinomastus unguispinus* fue de 0.470, lo que indica un patrón de distribución aleatorio.

Tabla 8. Valores observados y esperados de la asociación de *E. unguispinus* con las diferentes especies vegetales en las parcelas, valores de  $\chi^2$  y valores de los residuos. El tipo de asociación se indica con el signo de los residuos (positiva o negativa -) se marcan con negritas las asociaciones significativas.

Especie	Observado		Esperado	$\chi^2$	Residuos
	Observado	corregido			
<i>Agave asperima</i>	0	0.05	4.340	-4.290	-2.059
<i>Acacia sp.</i>	15	15.05	11.382	3.668	1.087
Área sin cobertura	188	188.05	226.733	-38.683	<b>-2.569</b>
<i>Castela texana</i>	0	0.05	1.158	-1.108	-1.030
<i>Coldenia greggi</i>	1	1.05	0.167	0.883	<b>2.158</b>
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	0	0.05	0.211	-0.161	-0.351
<i>Cylindropuntia schottii</i>	2	2.05	0.418	1.632	<b>2.525</b>
<i>Euphorbia antysiphilitica</i>	10	10.05	3.301	6.749	<b>3.714</b>
<i>Ferocactus hamathacanthus</i>	1	1.05	0.083	0.967	<b>3.368</b>
<i>Fouquieria splendens</i>	1	1.05	10.342	-9.292	<b>-2.889</b>
<i>Hillaria mutica</i>	6	6.05	0.419	5.631	<b>8.696</b>
<i>Jatropha dioica</i>	15	15.05	7.436	7.614	<b>2.792</b>
<i>Kallstroemia sp.</i>	1	1.05	0.098	0.952	<b>3.041</b>
<i>Larrea tridentate</i>	39	39.05	25.766	13.284	<b>2.617</b>
<i>Opuntia macrocentra</i>	0	0.05	0.002	0.048	1.245
<i>Opuntia microdasys</i>	10	10.05	1.959	8.091	<b>5.780</b>
<i>Opuntia rastrera</i>	0	0.05	0.647	-0.597	-0.742
<i>Parthenium hysterophorus</i>	0	0.05	0.014	0.036	0.297
<i>Prosopis glandulosa</i>	5	5.05	0.334	4.716	<b>8.160</b>
<i>Selinocarpus angustifolius</i>	3	3.05	1.474	1.576	1.298
<i>Solanum hindsianum</i>	0	0.05	0.688	-0.638	-0.769
Sp. 6	2	2.05	1.013	1.037	1.030
Sp. 7	0	0.05	0.287	-0.237	-0.443
Sp. 8	0	0.05	0.136	-0.086	-0.234
<i>Tetracoccus fassiculatus</i>	0	0.05	1.754	-1.704	-1.287

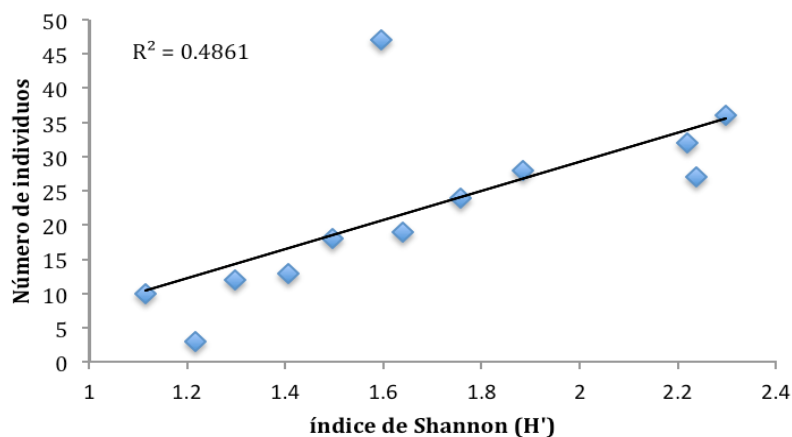


Figura 11. Regresión lineal entre la diversidad (índice de Shannon H') y la densidad de *Echinomastus unguispinus* las parcelas de 30x20 m ( $n = 12$ ) en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Dgo., México.



#### 4.1.4 Demografía

##### Estructura poblacional.

A partir del número de individuos de cada categoría encontrados en cada año de estudio, se obtuvo la estructura poblacional por año utilizando la categorización con volumen y con ancho (Figura 12). Debido a que las semillas presentan una gran proporción de individuos no se graficaron para poder observar a detalle la proporción del resto de las categorías.

Se observa que, utilizando la categorización a partir del volumen la mayoría de los individuos se encuentran en las categorías 3 y 4 para los cuatro años de estudio y con la categorización a partir del ancho la mayor parte de los individuos de la población se encuentran en la categoría 4. La categoría 2, que incluye a las plántulas y a los individuos no reproductivos, es la que presenta la menor proporción en ambos casos.

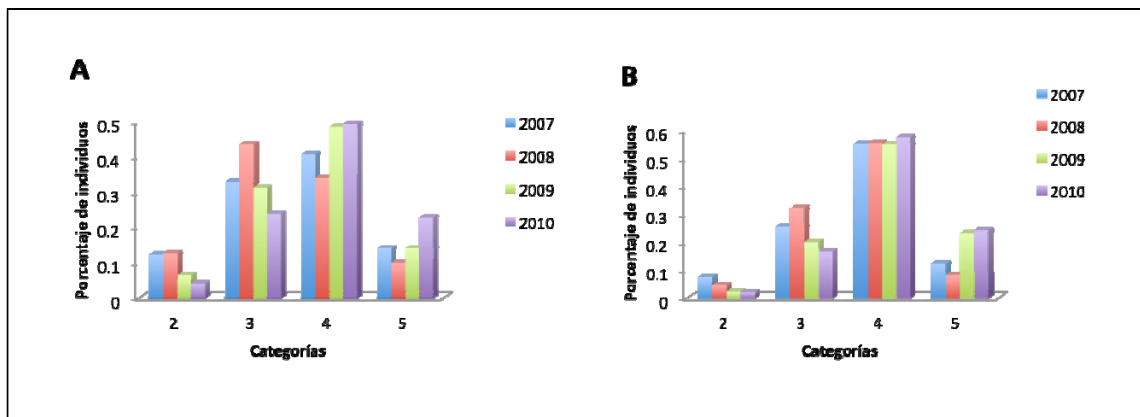


Figura 12. Estructura poblacional encontrada cada año de estudio en la población de *Echinomastus unguispinus* clasificando a los individuos por su talla: A) volumen (cm<sup>3</sup>) y B) ancho (cm). Datos de las 12 parcelas de 30x20 m en la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

##### Probabilidades de transición.

A partir de los datos de cada año se cuantificaron el número de individuos que permanecían en su categoría (permanencia), que pasaban a una categoría superior (crecimiento), a una inferior (retrogresión) o que murieron ( $m_i$ ), y el número de semillas que existían por categoría (Tabla 9). En el caso de la permanencia dentro de la categoría de semillas en todos los años y en la transición de semillas a plántulas en la primera transición anual no se obtuvieron datos en el campo por lo que en la tabla se les asignaron

signos de interrogación. Se observa que para ambos tipos de categorización el mayor número de individuos se encuentran en la permanencia, en la transición a la categoría siguiente y en algunos casos en la mortalidad.

A partir de esto se obtuvieron las probabilidades de transición permanencia, retroceso, mortalidad ( $m_i$ ) y fecundidad para cada transición anual estudiada (2007-2008, 2008-2009 y 2009-2010) para cada categorización (por volumen y por ancho). La probabilidad de permanencia de las semillas y de transición de semilla a plántula, se estimaron con valores bajos. Esto se basó en los datos obtenidos con las pruebas de germinación (ver figuras 7, 8 y 9) que indican que estos procesos suceden en la población de estudio, sin embargo el no haberlos observado en condiciones naturales hace suponer que las probabilidades de que sucedan son bajas.

Con la categorización a partir del volumen se observa que la transición del 2009-2010 se encontró una mayor germinación de semillas ( $a_{12}$ ), valores más altos de crecimiento y menos retrocesos que en las dos transiciones anteriores. En las tres transiciones anuales se observa que la fecundidad incrementa conforme aumenta el volumen de los individuos (Tabla 9 y Figura 13).

Con la categorización a partir del ancho se observa que (al igual que con la categorización a partir del volumen) la tercera transición anual es la que presenta la mayor germinación de semillas ( $a_{12}$ ). Al categorizar a los individuos a partir del ancho se observa que conforme aumenta el ancho de los individuos disminuye la fecundidad (Tabla 9 y Figura 14).

Tabla 9. Número de individuos para en 2007-2008, 2008-2009 y 2009-2010. Las matrices de frecuencia **A**, **B** y **C** muestran el número de individuos de *Echinomastus unguispinus* encontrados en cada categoría utilizando la categorización a partir del volumen de los individuos y las matrices de frecuencia **D**, **E** y **F** muestran el número de individuos encontrados a partir de la categorización por el ancho de los individuos. Los valores de la primera fila representan el número de semillas en cada categoría. La fila  $m_i$  muestra el número de individuos muertos en cada categoría para la transición anual correspondiente. Datos de 12 parcelas permanentes de 30 x 20m, en la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

2007-2008 <b>A</b>						2007-2008 <b>D</b>					
	1	2	3	4	5		1	2	3	4	5
1	?	0	2758.95	10851.87	4046.46	1	?	0	12813.79	5640.52	1103.58
2	?	26	5	0	0	2	?	10	2	0	0
3	0	1	73	40	0	3	0	2	55	28	0
4	0	1	1	69	18	4	0	1	7	123	16
5	0	0	1	3	22	5	0	0	0	2	19
$m_i$	?	12	28	21	6	$m_i$	?	11	19	27	5
Total	?	40	108	133	46	Total	?	24	83	180	40

2008-2009 <b>B</b>						2008-2009 <b>E</b>					
	1	2	3	4	5		1	2	3	4	5
1	?	0	3923.84	6682.79	2329.78	1	?	0	6498.86	3739.91	367.86
2	2	12	1	0	0	2	2	4	0	0	0
3	0	7	49	5	0	3	0	7	32	5	0
4	0	0	42	56	5	4	0	0	35	82	4
5	0	0	1	14	15	5	0	0	0	36	14
$m_i$	?	14	21	14	6	$m_i$	?	1	17	22	3
Total	?	33	114	89	26	Total	?	12	84	145	21

2009-2010 <b>C</b>						2009-2010 <b>F</b>					
	1	2	3	4	5		1	2	3	4	5
1	?	0	1777.99	6866.72	6437.55	1	?	0	4046.46	7479.82	1103.58
2	3	8	0	0	0	2	3	4	0	0	0
3	0	6	35	5	0	3	0	1	30	1	0
4	0	0	25	70	0	4	0	0	10	92	10
5	0	0	0	16	28	5	0	0	0	12	35
$m_i$	?	0	9	16	3	$m_i$	?	0	4	16	6
Total	?	14	69	107	31	Total	?	5	44	121	51

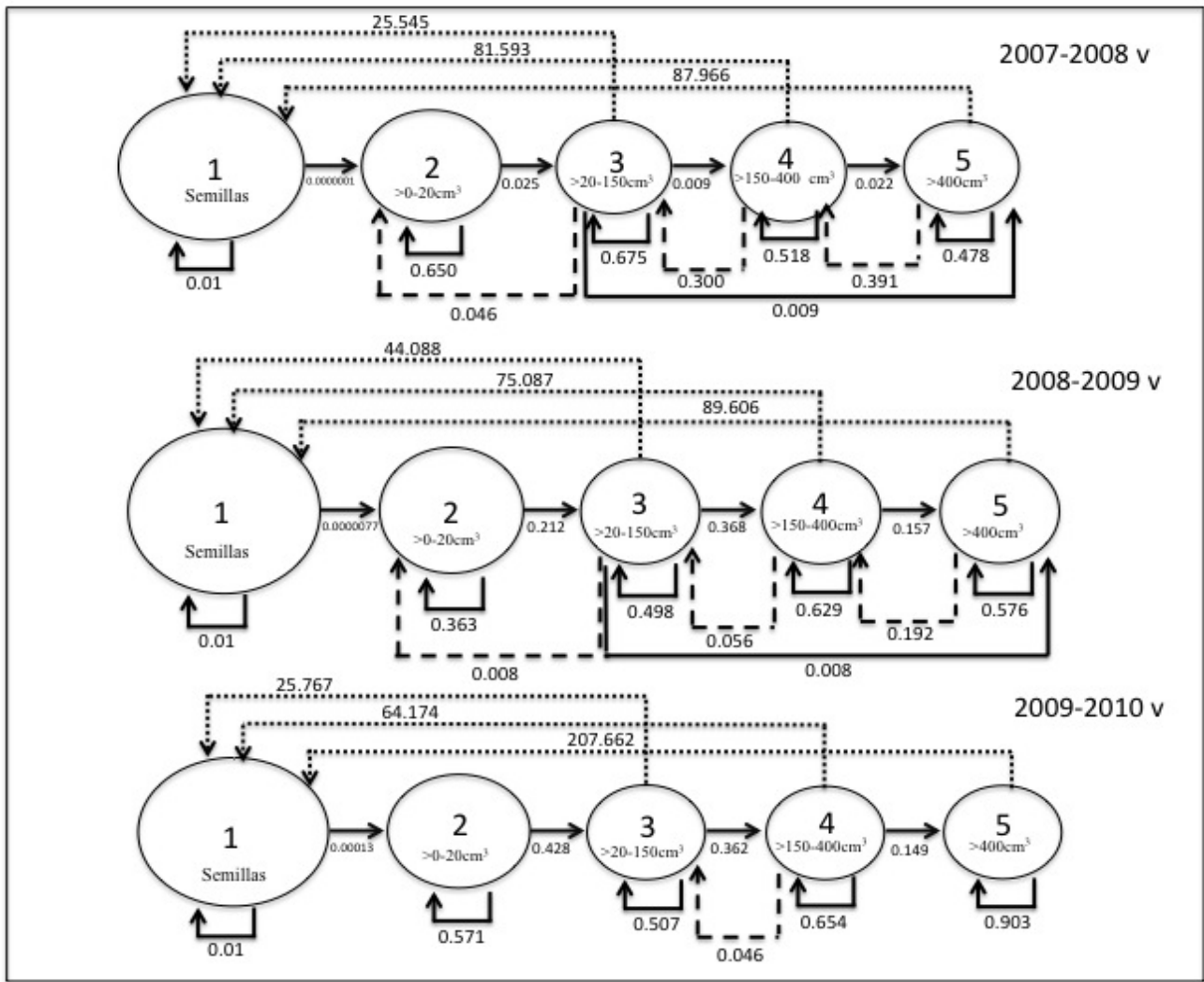


Figura 13. Representación de los ciclos de vida de la población de estudio para las tres transiciones anuales con los individuos de *E. unguispinus* mediante el volumen. Los números representan la probabilidad que tienen los individuos de realizar las transiciones indicadas, excepto en la fecundidad donde los números representan el número de semillas producidas por categoría.

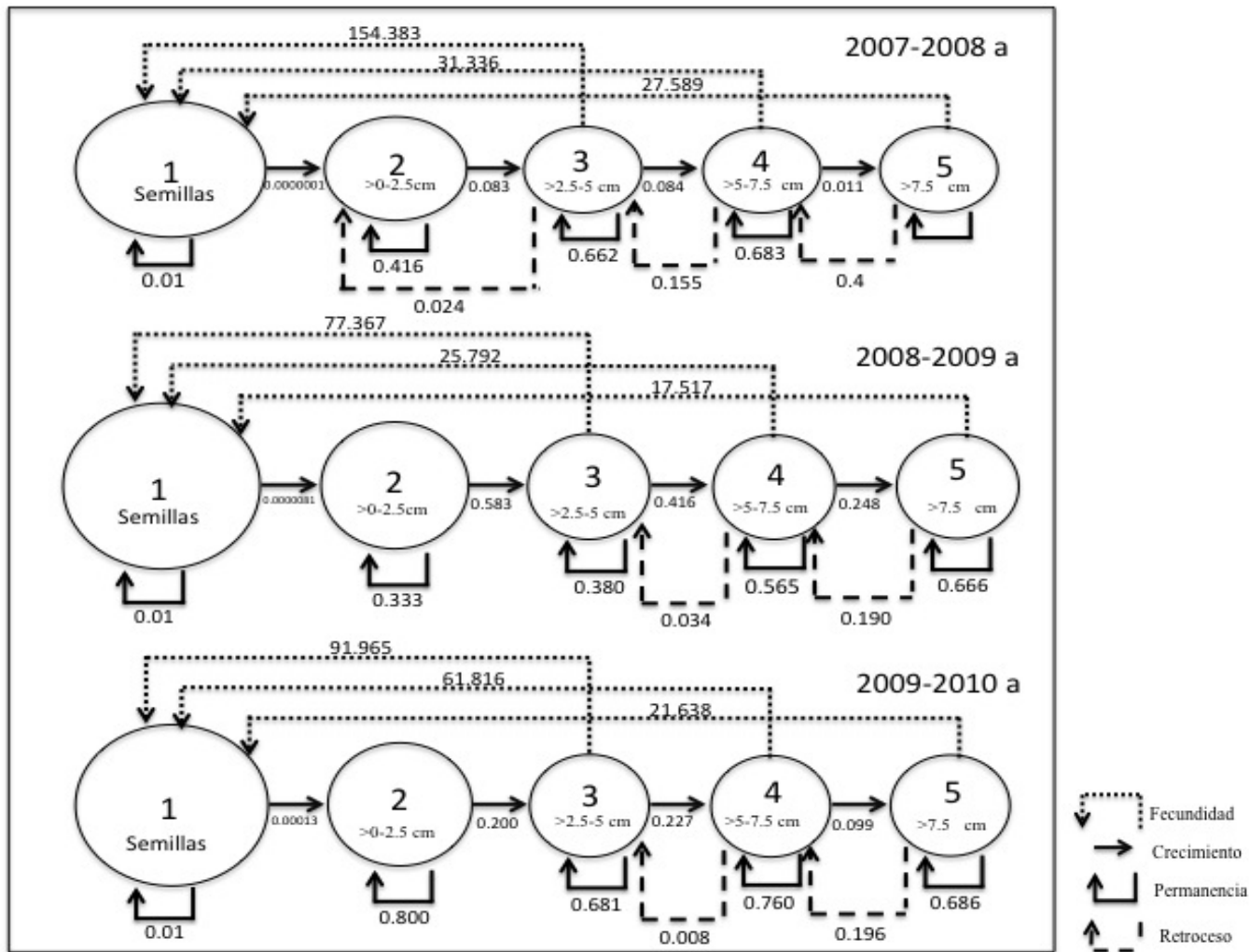


Figura 14. Representación de los ciclos de vida de la población de estudio para las tres transiciones anuales con los individuos de *E. unguispinus* mediante el ancho. Los números representan la probabilidad que tienen los individuos de realizar las transiciones indicadas, excepto en la fecundidad donde los números representan el número de semillas producidas por categoría.

### Matrices de transición anual.

Utilizando los ciclos de vida se obtuvieron las matrices de transición anual. En la primera transición anual (2007-2008) no se registraron plántulas recién germinadas por lo que se le asignó una probabilidad muy pequeña. La probabilidad de permanencia de semillas (el banco de semillas) también es un estimado ya que no se ha estudiado el banco de semillas de esta especie.

La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) con sus intervalos de confianza, la estructura estable de edades ( $w$ ) y el valor reproductivo ( $v$ ) se muestran en la Tabla 10 para la categorización a partir del volumen y en la Tabla 11 para la categorización a partir del ancho. Se observa que las  $\lambda$  obtenidas bajo las dos categorizaciones son similares, para la primera transición anual la matriz con la categorización de volumen presenta una  $\lambda=0.744$  y la de ancho presenta una  $\lambda=0.798$ . En la segunda transición anual, la matriz realizada a partir del volumen presenta una  $\lambda=0.817$  y la realizada a partir del ancho una  $\lambda=0.854$ . En la última transición la matriz con la categorización a partir del volumen presenta una  $\lambda=0.925$  y la matriz con la categorización a partir del ancho presenta una  $\lambda=0.893$ . Los intervalos de confianza indican que en las tres transiciones anuales utilizando las dos categorizaciones  $\lambda$  es significativamente diferente de 1, lo cual indica que la población ha decrecido en los años de estudio.

Se observa una similitud entre la estructura estable de tallas, en todas las transiciones anuales. En caso de que las condiciones ambientales fueran como las registradas en los años de estudio, el resultado sería que el mayor porcentaje de la población estaría concentrado en semillas.

En el caso del valor reproductivo se observa que, con la categorización a partir del volumen de los individuos, el valor reproductivo aumenta conforme aumenta el volumen. La primera transición anual presenta los valores más altos en el valor reproductivo. Con la categorización a partir del ancho no se puede determinar un patrón claro en el valor reproductivo. Se observa que en la primera transición anual el valor reproductivo incrementa con el aumento en el ancho, en la segunda transición anual el valor reproductivo se mantiene similar y en la última transición anual el valor reproductivo disminuye con el aumento del ancho.

Tabla 10. Matrices de transición anual de *Echinomasts unguispinus* para los cuatro años de estudio con la categorización a partir del volumen. Para cada transición se muestra la matriz de transición anual, el valor reproductivo ( $v$ ), la estructura estable de tallas ( $W$ ), la tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ) y entre paréntesis los intervalos de confianza de esta. Datos de las 12 parcelas de 30 x 20 m situadas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango México.

<b>2007-2008</b>	Volume	$\lambda=$	0.744	( $\pm 0.0215$ )		
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>v</b>	<b>w</b>
0.01	0	25.546	81.593	87.967	1.000	0.973
0.0000001	0.65	0.046	0.000	0.000	73 365 06.488	0.008
0.000	0.025	0.676	0.301	0.000	10 695 051.183	0.016
0.000	0.025	0.009	0.519	0.391	16 788 485.362	0.003
0.000	0	0.009	0.023	0.478	24 753 863.207	0.001
<b>2008-2009</b>	Volume	$\lambda=$	0.817	( $\pm 0.0252$ )		
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>v</b>	<b>w</b>
0.01	0.000	44.088	75.088	89.607	1.000	0.990
7.73E-05	0.364	0.009	0.000	0.000	10 436.161	0.000
0.000	0.212	0.430	0.056	0.000	22 290.799	0.001
0.000	0.000	0.368	0.629	0.192	22 599.015	0.006
0.000	0.000	0.009	0.157	0.577	18 498.262	0.004
<b>2009-2010</b>	Volume	$\lambda=$	0.925	( $\pm 0.0392$ )		
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>v</b>	<b>w</b>
0.01	0.000	25.767	64.174	207.66290	1.00000	0.994
0.000132606	0.571	0.000	0.000	0.00000	6 900.349	0.0003
0.000	0.428	0.507	0.046	0.00000	5 692.357	0.0004
0.000	0.000	0.362	0.654	0.00000	6 491.843	0.0006
0.000	0.000	0.000	0.149	0.90323	9 547.240	0.0041

Tabla 11. Matrices de transición anual para *Echinomasts unguispinus* para los cuatro años de estudio con la categorización a partir del ancho. Para cada transición se muestra la matriz de transición anual, el valor reproductivo ( $v$ ), la estructura estable de tallas ( $W$ ), la tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ) y entre paréntesis los intervalos de confianza de esta. Datos de las 12 parcelas de 30 x 20 m situadas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango México.

<b>2007-2008</b>	Ancho	$\lambda=$	0.798	( $\pm 0.0167$ )		
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>v</b>	<b>w</b>
0.01	0.000	154.383	31.336	27.589	1.000	0.992
0.0000001	0.416	0.0241	0.000	0.000	7 879 566.593	0.0003
0.000	0.083	0.663	0.156	0.000	36 054 271.742	0.004
0.000	0.000	0.084	0.683	0.400	55 596 893.278	0.004
0.000	0.000	0.000	0.011	0.475	68 856 074.408	0.0001
<b>2008-2009</b>	ancho	$\lambda=$	0.854	( $\pm 0.0314$ )		
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>v</b>	<b>W</b>
0.01	0.000	77.367	25.792	17.517	1.0000	0.965
8.11E-05	0.333	0.000	0.000	0.000	10 398.4129	0.0002
0.000	0.583	0.381	0.034	0.000	9 278.4617	0.001
0.000	0.000	0.417	0.565	0.190	10 344.8978	0.015
0.000	0.000	0.000	0.248	0.667	10 621.0194	0.019
<b>2009-2010</b>	Ancho	$\lambda=$	0.893	( $\pm 0.0165$ )		
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>v</b>	<b>w</b>
0.01	0.000	91.965	61.817	21.639	1.000	0.982
0.000132606	0.800	0.000	0.000	0.000	6 662.620	0.001
0.00	0.200	0.682	0.008	0.000	3 113.003	0.002
0.00	0.000	0.227	0.760	0.196	2 494.134	0.010
0.00	0.000	0.000	0.099	0.686	2 464.967	0.005



### **Estructura estable de tamaños**

Existen diferencias significativas entre la estructura estable de tamaños para cada transición (2007-2008, 2008-2009 y 2009-2010) y la observada en los años 2007, 2008 y 2009 con la categorización a partir del volumen ( $\chi^2_{(3)}=481.24$   $P<0.001$ ,  $\chi^2_{(3)}=599.00$   $P<0.001$  y  $\chi^2_{(3)}=543.23$   $P<0.001$ ) (Figura 15) y del ancho ( $\chi^2_{(3)}=323.82$   $P<0.001$ ,  $\chi^2_{(3)}=827.02$   $P<0.001$  y  $\chi^2_{(3)}=34.21$   $P<0.001$ ) (Figura 15).

Con la categorización a partir del volumen se observa que en la primera transición anual la estructura estable le da un peso mayor a las primeras categorías, en la segunda transición le da un peso mayor a las últimas categorías y en la tercera transición la última categoría es la que presenta mayor frecuencia. Mientras que la estructura de tallas observada presenta una mayor frecuencia en las categorías 3 y 4 en los tres años (Figura 15).

Con la categorización a partir del ancho, se observa que la estructura estable de tamaños le da un peso mayor a las categorías 3 y 4 en la primera transición y a las categorías 4 y 5 en la segunda y tercera transición. La estructura observada presenta una mayor frecuencia en las categorías 3 y 4 para las primeras dos transiciones aunque son significativamente menores que las estables y en la tercera transición la estructura observada presenta una mayor frecuencia en las últimas dos categorías que no son significativamente menores a la que se encuentra en la estructura estable (Figura 15).

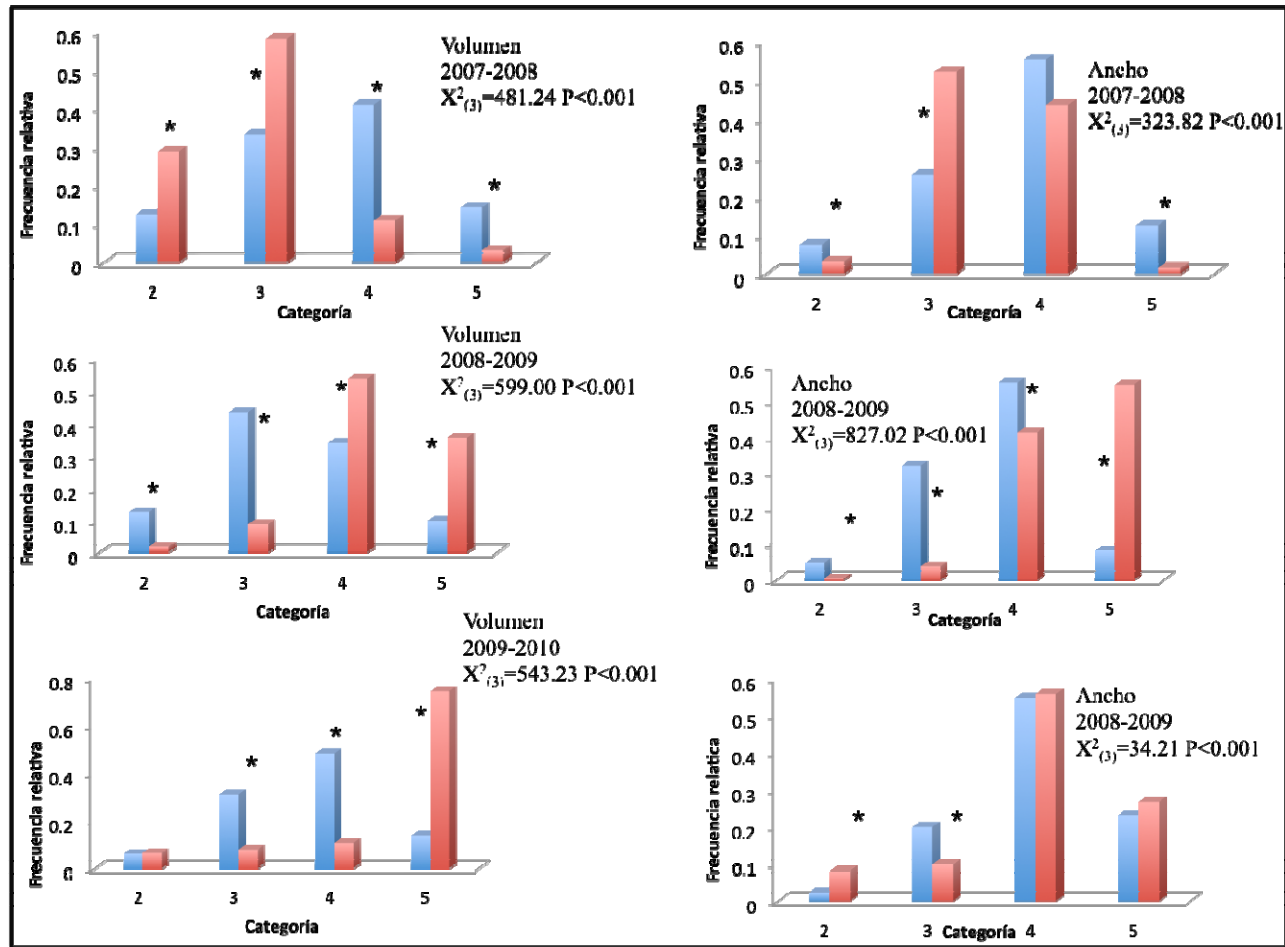


Figura 15. Distribución observada (barras azules) y estructura estable de tallas proyectada (barras rojas) de las tres transiciones anuales con las dos categorizaciones. Datos de las 12 parcelas de 20 x 30 m en la Reserva de la Biosfera de Mapimí en Durango, México. Los asteriscos indican las categorías para las que hay diferencias significativas con  $P < 0.001$

### **Análisis de sensibilidad y elasticidad.**

Al realizar los análisis de sensibilidad y elasticidad para cada una de las matrices de transición anual con la categorización de volumen y ancho se obtuvieron las siguientes matrices (Tabla 12 y Tabla 13).

En las matrices de sensibilidad se obtienen resultados para todas las entradas ésta aunque representen transiciones que no son biológicamente posibles (*e.g.* la entrada  $s_{51}$  que representaría una semilla que en un año germina y crece a la categoría 5) por lo que sólo se interpretan los valores que son biológicamente posibles para la especie.

Se observa que en todos los casos el valor más alto de sensibilidad se encuentra en la transición de la categoría 1 a la 2, es decir el paso de semillas a plántulas. Los valores más altos de elasticidad se encuentran en las permanencias aunque varían las categorías, en la categorización con volumen en la primera transición el valor más alto de elasticidad se encuentra en la permanencia de la categoría 3, en la segunda transición se encuentra en la permanencia de la categoría 4 y en la tercera transición se encuentra en la permanencia de la categoría 5. En las matrices de elasticidad realizadas utilizando el ancho de los individuos, los valores de elasticidad más altos se encuentran en la permanencia de la categoría 4.

Tabla 12. Matrices de sensibilidad (S) y elasticidad (E) para las tres transiciones anuales en la población de *Echinomastus unguispinus* utilizando la categorización con volumen. Datos de las 12 parcelas de 30x20 m en la Reserva de la Biosfera de Mapimí en Durango, México. En negritas se muestran los valores más altos de cada matriz.

<b>S 2008-2009</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
3.2873E-06	2.649E-08	5.358E-08	9.8636E-09	2.7077E-09
<b>24.117</b>	0.19435	0.39309	0.072365	0.019865
35.157	0.28331	0.57303	0.10549	0.028959
55.188	0.44473	0.89952	0.16559	0.045458
81.373	0.65573	1.3263	0.24416	0.067026

<b>S 2009-2010</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
0.0045002	8.4888E-07	4.1881E-06	0.000025636	0.000016971
<b>46.964</b>	0.008859	0.043707	0.26754	0.17711
100.31	0.018922	0.093355	0.57145	0.37829
101.7	0.019184	0.094647	0.57935	0.38353
83.245	0.015703	0.077472	0.47422	0.31393

<b>S 2009-2010</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
0.020065	7.5255E-06	9.0799E-06	0.00001215	0.000083527
<b>138.45</b>	0.051928	0.062654	0.083837	0.57636
114.22	0.042838	0.051686	0.069161	0.47546
130.26	0.048854	0.058945	0.078874	0.54224
191.57	0.071848	0.086688	0.116	0.79745

<b>E 2008-2009</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
4.4205E-08	0	1.8406E-06	1.0822E-06	3.2029E-07
3.2431E-06	0.16987	0.024472	0	0
0	0.0095243	<b>0.52084</b>	0.042663	0
0	0.014951	0.0112	0.11552	0.02392
0	0	0.016514	0.0074059	0.043106

<b>E 2009-2010</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
0.000055102	0	0.00022609	0.002357	0.001862
0.0044451	0.0039444	0.00046944	0	0
0	0.0049145	0.049132	0.039309	0
0	0	0.042696	<b>0.44635</b>	0.090308
0	0	0.00083209	0.091338	0.22176

<b>E 2009-2010</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
0.00021692	0	0.00025295	0.00084296	0.018752
0.019848	0.03208	0	0	0
0	0.019848	0.028344	0.003494	0
0	0	0.023089	0.055785	0
0	0	0	0.018752	<b>0.77869</b>

Tabla 13. Matrices de sensibilidad y elasticidad para las tres transiciones anuales de la población de *Echinomastus unguispinus* utilizando la categorización con ancho. Datos de las 12 parcelas de 30x20 m. ubicadas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí en Durango, México. En negritas se resaltan los valores más altos de cada matriz.

<b>S 2008-2009</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
2.7075E-06	7.4404E-10	1.1762E-08	9.8339E-09	3.3831E-10
<b>21.334</b>	0.0058628	0.092685	0.077488	0.0026658
97.618	0.026826	0.4241	0.35456	0.012198
150.53	0.041367	0.65397	0.54674	0.018809
186.43	0.051233	0.80994	0.67714	0.023295

<b>S 2009-2010</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
0.0025964	4.048E-07	3.3702E-06	0.00003937	0.000052222
<b>26.999</b>	0.0042093	0.035045	0.40939	0.54303
24.091	0.0037559	0.03127	0.3653	0.48455
26.86	0.0041876	0.034864	0.40728	0.54023
27.577	0.0042993	0.035794	0.41815	0.55465

<b>S 2009-2010</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
0.018973	0.000026922	0.000032876	0.00019034	0.000091117
<b>126.41</b>	0.17937	0.21903	1.2682	0.60706
59.061	0.083807	0.10234	0.59253	0.28364
47.319	0.067145	0.081994	0.47472	0.22725
46.767	0.066361	0.081036	0.46918	0.2246

<b>E 2008-2009</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
3.393E-08	0	2.2757E-06	3.8617E-07	1.1697E-08
2.6736E-06	0.0030613	0.0027988	0	0
0	0.0028015	0.35218	0.069117	0
0	0	0.069118	<b>0.4682</b>	0.0094286
0	0	0	0.0094286	0.013867

<b>E 2009-2010</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
0.000030409	0	0.00030537	0.0011893	0.0010714
0.002566	0.0016433	0	0	0
0	0.002566	0.013952	0.014753	0
0	0	0.017013	<b>0.26975</b>	0.12052
0	0	0	0.12159	0.43306

<b>E 2009-2010</b>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
0.00021235	0	0.003384	0.01317	0.0022068
0.01876	0.16061	0	0	0
0	0.01876	0.0781	0.005481	0
0	0	0.020857	<b>0.40399</b>	0.049873
0	0	0	0.05208	0.17252

Posteriormente se sumaron los valores de elasticidad por cada categoría y por cada proceso demográfico para cada matriz de transición anual (Figura 16). Se observa que para la categorización con volumen el valor más alto de elasticidad por categoría cambia en las transiciones anuales (Figura 16A), en la primera transición (2007-2008) el valor más alto de elasticidad se encuentra en la categoría 3, en la segunda transición (2008-2009) el valor más alto de elasticidad se encuentra en la categoría 4 y en la última transición (2009-2010) el valor más alto de elasticidad se observa en la categoría 5. La permanencia es el proceso demográfico que presenta los valores de elasticidad más altos en las tres transiciones anuales, seguido por el crecimiento y la retrogresión (Figura 16 B).

Para la categorización a partir del ancho se observa que para la primera y la última transición anual (2007-2008) y (2009-2010) la categoría 4 presenta el mayor valor de elasticidad y para la segunda transición anual (2008-2009) es la categoría 5 la que presenta el mayor valor (Figura 16C). Al igual que con la categorización a partir del volumen la permanencia es el proceso demográfico que presenta el mayor valor de elasticidad en las tres transiciones anuales, seguido por el crecimiento y la retrogresión.

Al sumar las elasticidades de los procesos demográficos para ubicar a la población de *E. unguispinus* en el triángulo demográfico se observa que en la primera transición anual (2007-2008) bajo las dos categorizaciones la población se ubica en el vértice del triángulo donde la supervivencia es mayor. En la segunda transición anual (2008-2009) se observan valores de crecimiento mayores, utilizando la categorización de ancho se observa un mayor valor para el crecimiento que utilizando la categorización de volumen. En la última transición la población se sitúa en medio de las otras dos transiciones, utilizando la categorización a partir del volumen se observa un valor de elasticidad de 0.8 para la supervivencia y utilizando la categorización a partir del ancho se observa que la supervivencia presenta un valor de 0.9 (Figura 16D).

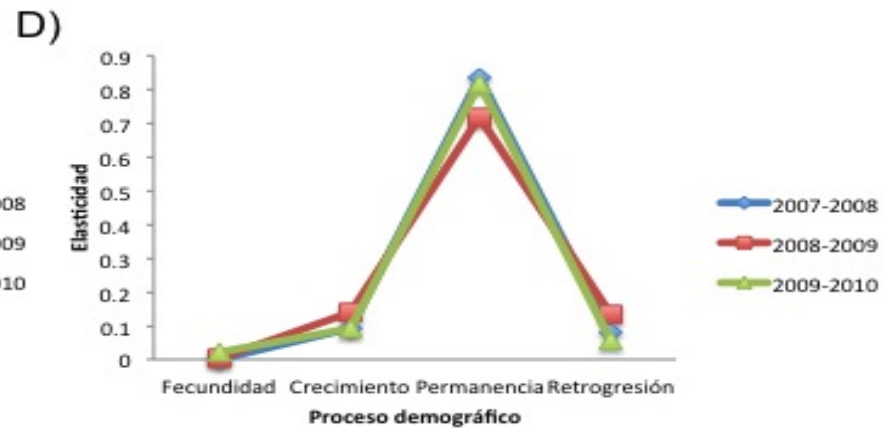
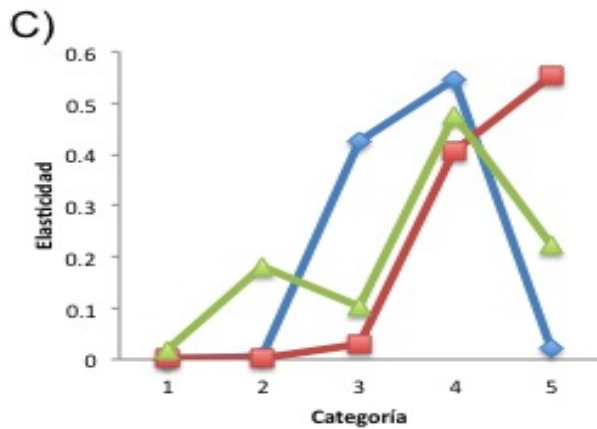
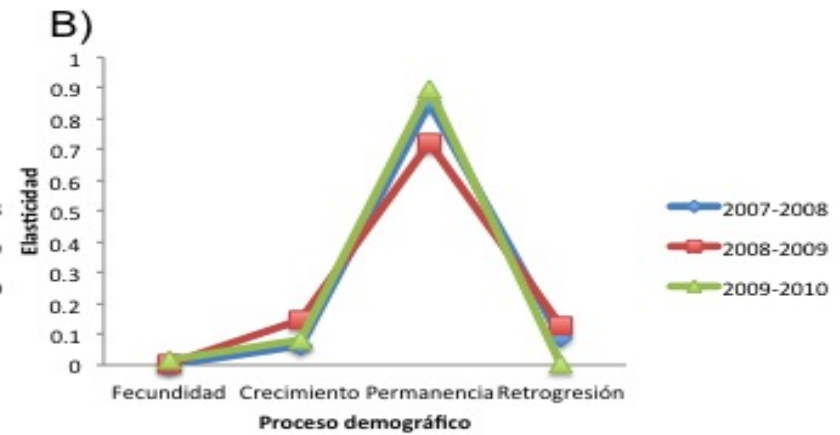
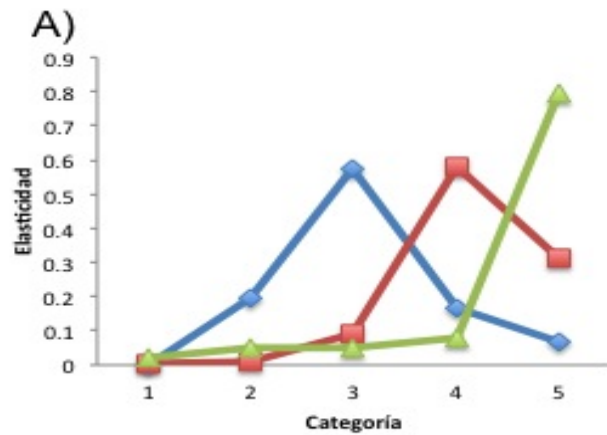


Figura 16. Elasticidades por categoría y por proceso demográfico para las tres transiciones anuales de la población de *Echinomastus unguispinus*. A) Elasticidad por categoría con la categorización a partir del volumen B) Elasticidad por proceso demográfico con la categorización a partir del volumen C) Elasticidad por categoría con la categorización a partir del ancho D) Elasticidad por proceso demográfico con la categorización a partir del ancho. Datos de las 12 parcelas de 20 x 30 m en la Reserva de la Biosfera de Mapimí en Durango, México.

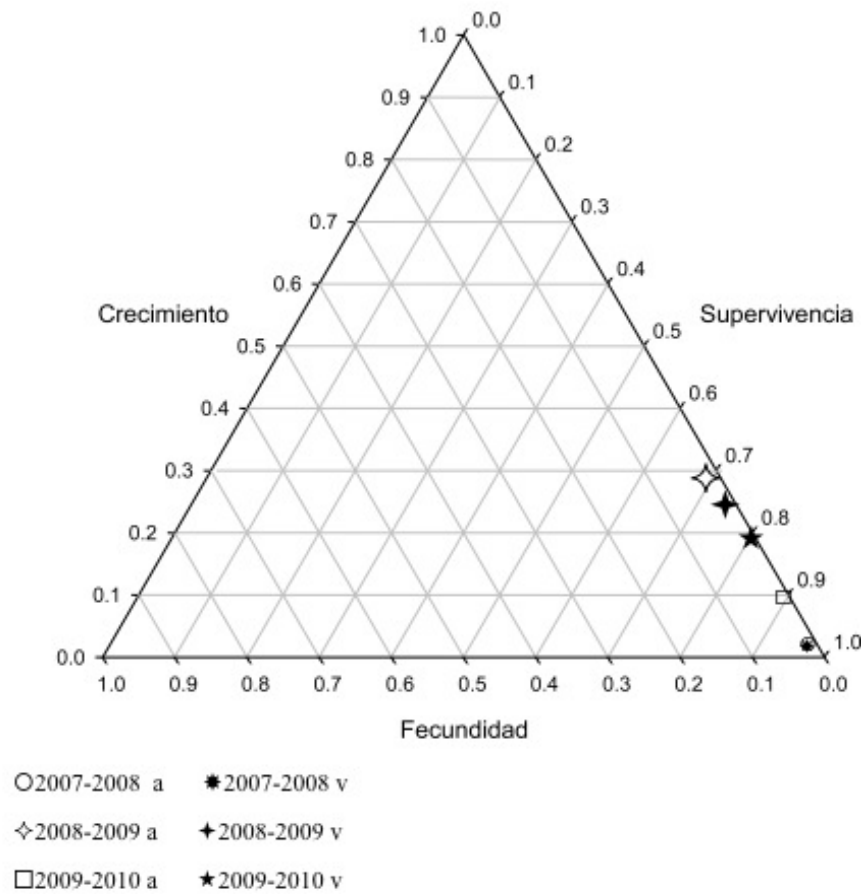


Figura 15. Ubicación de la población de *Echinomastus unguispinus* en el triángulo demográfico en las tres transiciones anuales con las dos categorizaciones utilizadas en el estudio (a) categorización a partir del ancho y (v) categorización a partir del volumen.



## **Modelos alternativos**

### a) Matrices periódicas.

La tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ) obtenida para este periodo para la categorización a partir del volumen fue de 0.597 y para la categorización a partir del ancho fue de 0.631. Los análisis de sensibilidad periódica ( $S_B$ ) muestran que al igual que en las matrices de transición anual la transición de semilla a plántula es la que presenta los mayores valores de sensibilidad en todos los casos. Los valores más altos en las matrices de elasticidad periódicas ( $E_B$ ) se encuentran en la permanencia de la categoría 4 utilizando las dos categorizaciones y para los tres diferentes periodos (Tablas 14 y 15).

Tabla 14. Matrices periódicas con la categorización de volumen tomando los cuatro años de estudio como todo el periodo. El encabezado indica por qué fase se inició el periodo. Las matrices  $S_B$  y  $E_B$  son las matrices de sensibilidad y elasticidad para la matriz fase de la simulación periódica correspondiente.

2007-2008 (1)					
A1	1	2	3	4	5
1	0.0000015	6.359	27.181	53.168	93.081
2	0.0000005	0.136	0.018	0.012	0.014
3	0.0000004	0.179	0.175	0.105	0.030
4	0.0000000	0.071	0.277	0.346	0.229
5	0.0000000	0.007	0.050	0.154	0.355
SB(1)	1	2	3	4	5
1	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000
2	40.429	0.011	0.061	0.190	0.133
3	62.046	0.020	0.105	0.325	0.227
4	50.561	0.022	0.116	0.362	0.253
5	14.525	0.021	0.115	0.357	0.249
EB(1)	1	2	3	4	5
1	0.000	0.000	0.000	0.003	0.002
2	0.000	0.012	0.005	0.000	0.000
3	0.000	0.001	0.118	0.163	0.000
4	0.000	0.001	0.002	<b>0.313</b>	0.165
5	0.000	0.000	0.002	0.013	0.199
2008-2009 (2)					
A2	1	2	3	4	5
1	0.000847	13.055	44.391	58.254	60.193
2	0.000031	0.147	0.018	0.009	0.008
3	0.000024	0.206	0.281	0.169	0.044
4	0.000001	0.048	0.233	0.317	0.281
5	0.000000	0.004	0.041	0.123	0.266
SB(2)	1	2	3	4	5
1	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000
2	46.471	0.016	0.158	0.241	0.109
3	58.014	0.020	0.197	0.301	0.136
4	64.316	0.023	0.218	0.334	0.151
5	72.636	0.026	0.246	0.377	0.170
EB(2)	1	2	3	4	5
1	0.000	0.000	0.001	0.003	0.002
2	0.006	0.010	0.002	0.000	0.000
3	0.000	0.007	0.141	0.028	0.000
4	0.000	0.000	0.134	0.351	0.048
5	0.000	0.000	0.004	0.099	<b>0.164</b>
2009-2010 (3)					
A3	1	2	3	4	5
1	0.000396	15.237	35.968	48.431	66.062
2	0.000031	0.146	0.016	0.008	0.006
3	0.000020	0.215	0.210	0.121	0.020
4	0.000003	0.124	0.290	0.351	0.305
5	0.000001	0.008	0.042	0.115	0.305
SB(3)	1	2	3	4	5
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	27.383	0.008	0.066	0.179	0.079
3	45.836	0.014	0.110	0.300	0.133
4	57.424	0.018	0.138	0.376	0.166
5	61.060	0.019	0.147	0.399	0.177
EB(3)	1	2	3	4	5
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.006	0.008	0.000	0.000	0.000
3	0.000	0.010	0.093	0.023	0.000
4	0.000	0.000	0.083	0.410	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.100	<b>0.266</b>

Tabla 15. Matrices periódicas con la categorización de ancho tomando los cuatro años de estudio como todo el periodo. El encabezado indica por qué fase se inició el periodo. Las matrices  $S_B$  y  $E_B$  son las matrices de sensibilidad y elasticidad para la matriz fase de la simulación periódica correspondiente.

2007-2008 (1)					
A1	1	2	3	4	5
1	0.00000636	27.483	45.795	39.776	30.035
2	0.00000069	0.112	0.024	0.006	0.004
3	0.00000021	0.215	0.190	0.061	0.012
4	0.00000001	0.089	0.312	0.398	0.325
5	0.00000000	0.003	0.046	0.166	0.317
SB(1)	1	2	3	4	5
1	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000
2	39.064	0.009	0.063	0.382	0.211
3	36.988	0.009	0.064	0.387	0.214
4	29.982	0.010	0.071	0.433	0.239
5	16.279	0.011	0.075	0.452	0.250
EB(1)	1	2	3	4	5
1	0.0000452	0.000	0.001	0.001	0.001
2	0.0000062	0.006	0.002	0.000	0.000
3	0.0000000	0.001	0.067	0.095	0.000
4	0.0000000	0.000	0.010	<b>0.468</b>	0.151
5	0.0000000	0.000	0.000	0.008	0.188
2008-2007 (2)					
A2	1	2	3	4	5
1	0.003	76.385	55.027	26.282	22.285
2	0.000	0.122	0.011	0.002	0.001
3	0.000	0.351	0.238	0.095	0.044
4	0.000	0.130	0.314	0.425	0.379
5	0.000	0.001	0.024	0.113	0.229
SB(2)	1	2	3	4	5
1	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000
2	24.808	0.005	0.091	0.312	0.093
3	33.557	0.006	0.123	0.423	0.126
4	33.656	0.007	0.133	0.460	0.137
5	21.885	0.007	0.143	0.491	0.146
EB(2)	1	2	3	4	5
1	0.000	0.000	0.001	0.002	0.000
2	0.003	0.002	0.000	0.000	0.000
3	0.000	0.006	0.074	0.023	0.000
4	0.000	0.000	0.088	<b>0.411</b>	0.041
5	0.000	0.000	0.000	0.193	0.154
2009-2010 (3)					
A3	1	2	3	4	5
1	0.001	16.155	44.356	25.274	18.897
2	0.000	0.115	0.015	0.002	0.002
3	0.000	0.274	0.203	0.067	0.026
4	0.000	0.093	0.324	0.379	0.306
5	0.000	0.004	0.055	0.176	0.320
SB(3)	1	2	3	4	5
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	15.110	0.003	0.043	0.207	0.124
3	23.311	0.005	0.069	0.331	0.199
4	21.078	0.006	0.081	0.391	0.235
5	13.126	0.007	0.087	0.420	0.253
EB(3)	1	2	3	4	5
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.003	0.004	0.000	0.000	0.000
3	0.000	0.002	0.074	0.004	0.000
4	0.000	0.000	0.029	<b>0.470</b>	0.073
5	0.000	0.000	0.000	0.066	0.274

Posteriormente se sumaron las elasticidades por categoría y por proceso demográfico para cada una de las matrices de elasticidad periódica (Figura 17). Se observa que para las dos categorizaciones la permanencia es el proceso demográfico que más contribuye a  $\lambda$  en este periodo de estudio, seguido por el crecimiento y la retrogresión. Con respecto a la elasticidad por categoría, en este análisis se distingue un patrón más claro que con las matrices anuales, ya que en todos los casos el valor más alto de elasticidad se encuentra en la categoría 4 seguido por la categoría 5 y la 3.

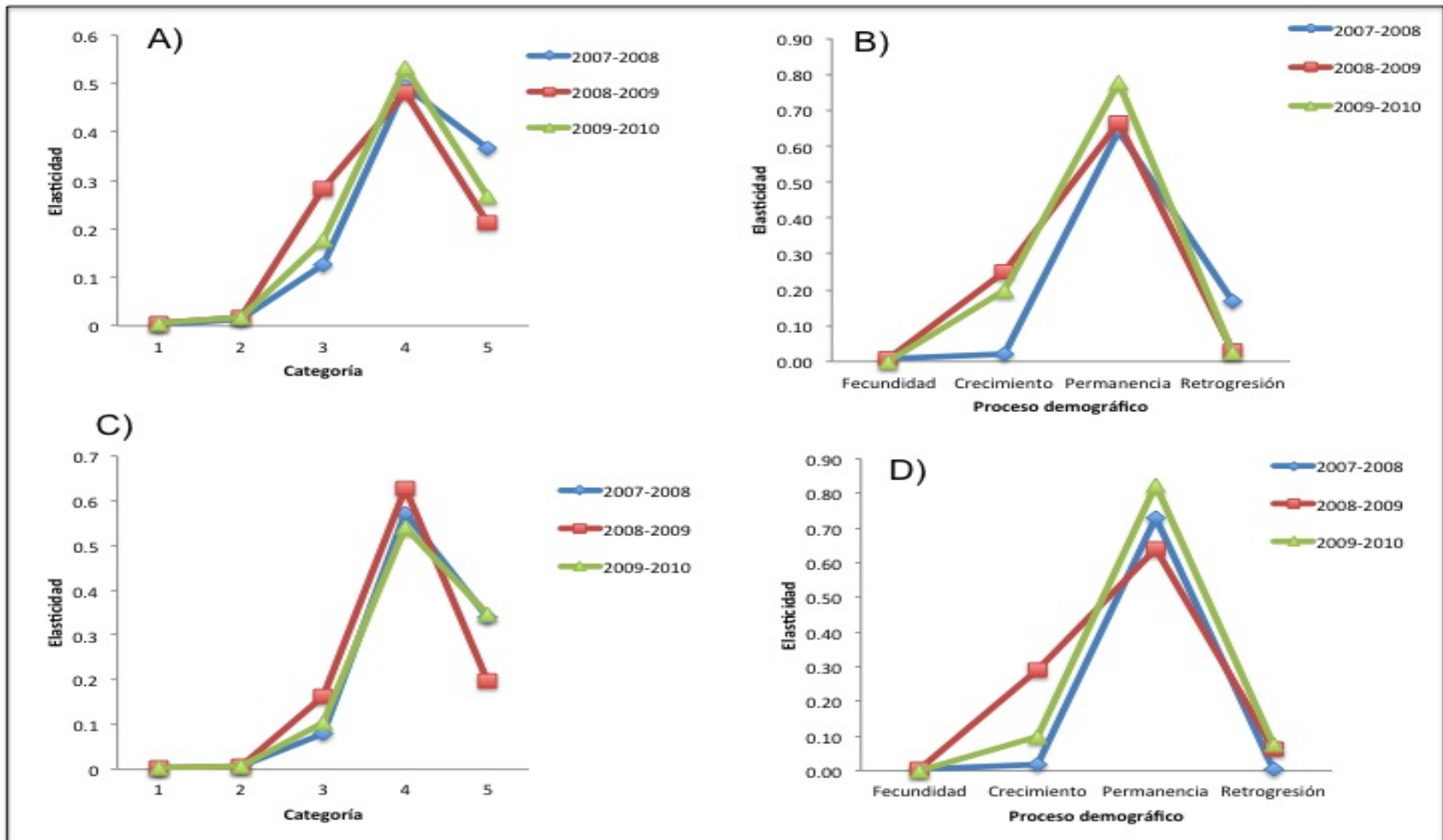


Figura 16. Elasticidades por categoría y proceso demográfico de *Echinomastus unguispinus* para las tres matrices periódicas utilizando la categorización por volumen A) y B) y ancho C) y D. Datos de las 12 parcelas de 30x20m situadas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí en Durango, México.

b) Matrices estocásticas.

La  $\lambda$  promedio obtenida a partir de las repeticiones fue de 0.839 ( $\pm 0.003$ ) con la categorización a partir del volumen y 0.878 ( $\pm 0.003$ ) con la categorización a partir del ancho. La probabilidad de extinción fue igual a 1 en ambos casos ya que todas las  $\lambda$  obtenidas fueron menores a 1.

### **Simulaciones numéricas de los cambios en $\lambda$ respecto a cambios en parámetros demográficos.**

Considerando que en los años de estudio no se registró reclutamiento y se observó una alta mortalidad de los adultos junto con los resultados de los análisis de sensibilidad y elasticidad se llevaron a cabo simulaciones numéricas con estos procesos demográficos para observar los cambios en  $\lambda$ .

Al incrementar el valor del proceso de supervivencia en todas las categorías la  $\lambda$  aumentó aproximadamente 0.06 cada vez que se aumentaba un 10% (Tabla 16). En la primera matriz de transición alcanzó a superar la unidad hasta que se incrementó un 40%, sin embargo en las otras dos supera la unidad desde el 30% de aumento (Figura 18).

Tabla 16. Tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ) conforme se aumenta la supervivencia de todas las categorías un 10% en cada ocasión a partir del valor original (V.O.) de la matriz.

Supervivencia	$\lambda$ 2007-2008	$\lambda$ 2008-2009	$\lambda$ 2009-2010
V.O.	0.7807	0.851	0.8749
10%	0.85	0.91	0.94
20%	0.91	0.97	1.02
30%	0.97	1.03	1.09
40%	1.04	1.09	1.13

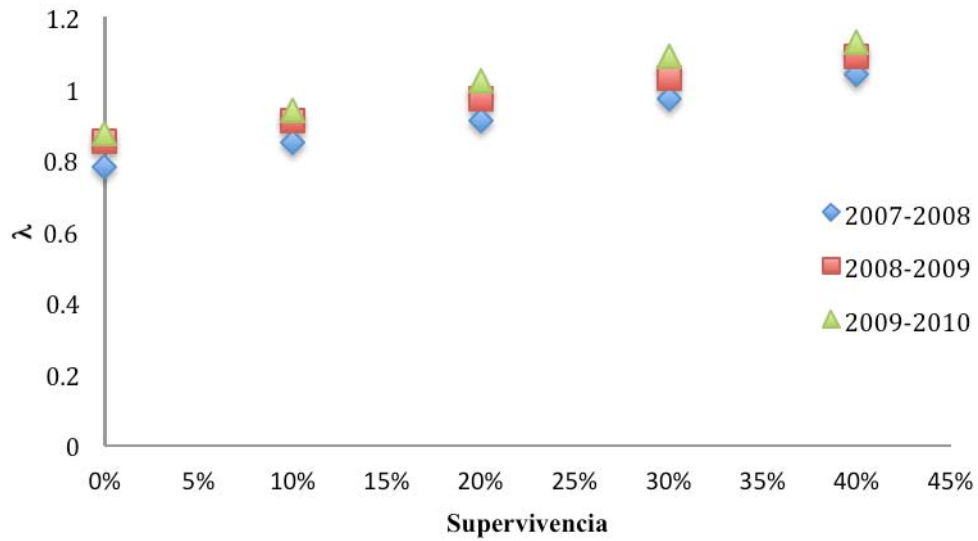


Figura 18. Tasa finita de crecimiento poblacional conforme se aumenta la supervivencia para las tres matrices de transición.

En cuanto al aumento de la probabilidad de pasar de la categoría 1 a la 2 ( $a_{21}$ ) se observa que para la primera transición se alcanza la unidad en la tasa finita de crecimiento al aumentar la proporción de semillas que pasan a ser plántulas en un 4% (0.04). Para la segunda transición se alcanza la unidad en la tasa finita de crecimiento con sólo aumentar la probabilidad de pasar de semillas a plántulas en 0.9% (0.009). Para la tercera transición, esto se logra al incrementar la probabilidad 0.5% (0.005). Sin embargo al aumentar la probabilidad de esta transición hasta un 90% (0.9) en el tercer año, el valor máximo de  $\lambda$  que se obtiene es de 1.793, mientras que en el segundo año es de 2.57 y en el primero de 1.91, es decir prácticamente duplican su tamaño (Figura 19).

Al incrementar la supervivencia en un 40% las  $\lambda$  alcanzadas fueron 1.04 para 2007-2008, 1.09 para 2008-2009 y 1.13 para 2009-2009, sin embargo con un incremento del 40% en la transición de la categoría 1 a la 2 las  $\lambda$  alcanzadas fueron 1.58 para 2007-2008, 2.11 para 2008-2009 y 1.59 para 2009-2010, es decir aumentarían su tamaño entre un 60 y 100% (Figura 19).

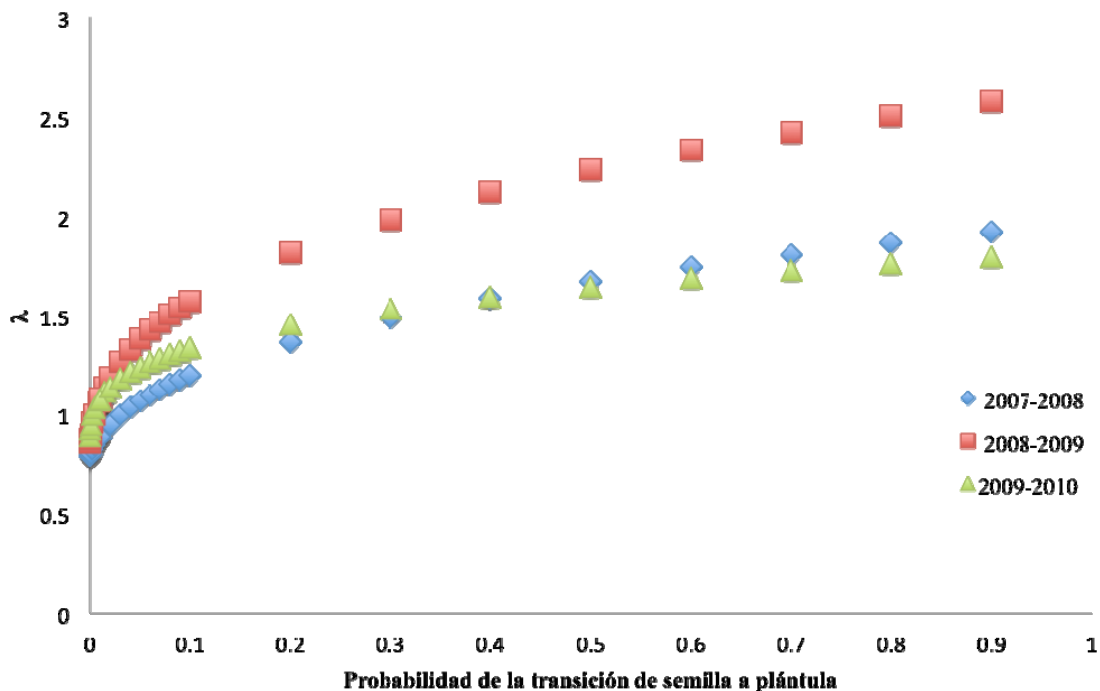


Figura 19. Tasa finita de crecimiento conforme a un aumento en la transición de semilla a plántulas.



## 4.2 Descripción de los caracteres de historia de vida

La información de ciclo de vida generada en este proyecto indica que la talla mínima a la primera reproducción no cambia entre años de estudio. El individuo reproductivo con menor talla encontrado en los cuatro años de estudio fue un individuo que se encontró en el año 2007 un individuo y que medía sólo 3.89 cm de ancho, 3.02 cm de alto (35.89 cm<sup>3</sup>), y que presentó dos estructuras reproductivas. De manera general, se observa que la primera reproducción se inicia en la categoría de tamaño 3 para ambas formas de estructurar, *i.e.*, volumen (20.01-150 cm<sup>3</sup>) y ancho (3.51-7.0 cm).

En cuanto a la talla a la última reproducción, en todos los años de estudio se registraron individuos de la última categoría con estructuras reproductivas. Utilizando la categorización de volumen los individuos de mayor talla (> 400 cm<sup>3</sup>) presentan mayor número de frutos y utilizando la categorización a partir del ancho (> 9 cm) los individuos de la última categoría presentan el menor número de frutos (Tabla 5, Tabla 12 y Figura 13).

El número de hijos se consideró como el número de frutos, ya que no se contó el número preciso de semillas por individuo. Este carácter varía con respecto a la categoría de talla y con respecto a la categorización que se utiliza (Tabla 17). Se observa que al categorizar utilizando el volumen de los individuos el número de frutos por individuo va aumentando y la categoría cuatro presenta el mayor número de frutos por individuo (Figuras 13). Al utilizar la categorización con el ancho, la categoría tres es la que presenta un mayor número de frutos por individuo, que va disminuyendo conforme los individuos aumentan de tamaño (Figura 14).

Tabla 17. Número de frutos por individuo encontrados en las categorías. V representa la categorización basada en el volumen y A la categorización basada en el ancho. C2 a C5= categorías 2 a la 5.

	2007 (V)	2008 (V)	2009 (V)	2007 (A)	2008 (A)	2009 (A)
C2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
C3	0.4	0.6	0.4	<b>2.5</b>	<b>1.3</b>	<b>1.5</b>
C4	1.3	1.2	1.0	0.5	0.4	1.0
C5	<b>1.4</b>	<b>1.5</b>	<b>3.4</b>	0.4	0.2	0.3

Por otro lado, como ya se ha mencionado, el número de semillas por fruto varía ampliamente, pues se encontraron 58.26 ( $\pm 37.85$ ) semillas por fruto. Sin embargo el

tamaño de las semillas es 1.428 ( $\pm 0.231$ ) mg de peso, 1.694 ( $\pm 0.147$ ) mm de largo y 1.447 ( $\pm 0.142$ ) mm de ancho, esto quiere decir que la variación en el número de semillas por fruto es mayor que la encontrada el peso y el tamaño de las semillas.

El valor reproductivo para cada categoría en cada transición anual se muestra en las Tablas 10 y 11. Utilizando la categorización a partir del volumen se observa que el valor reproductivo aumenta conforme aumenta el tamaño de los individuos, en la primera transición anual los valores reproductivos son mayores que para las otras dos transiciones. El tiempo generacional promedio de esta población es de 65.823 ( $\pm 12.465$ ) años.

Los análisis de sensibilidad muestran que la transición de la categoría uno (semillas) a la categoría dos (individuos no reproductivos) es la presión selectiva más grande por la que pasa esta población. Los análisis de elasticidad indican que la permanencia de los individuos reproductivos es el proceso demográfico al que la tasa de crecimiento poblacional es más sensible y la que más contribuye al mantenimiento de la población.

Finalmente, si consideramos a la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) como medida de la adecuación de los individuos de esta población. En los cuatro años de estudio esta ha sido significativamente menor que uno en las tres transiciones y aun en los modelos alternativos que reflejan el largo plazo. Esto indica que el esquema demográfico actual de la población tiene una baja adecuación y la población tiene un alto riesgo de extinguirse con las condiciones ambientales que han existido en estos cuatro años.

## V. DISCUSION.

Los análisis demográficos y los caracteres de historia de vida de esta población (principalmente, el hecho de que en los últimos cuatro años no se ha registrado reclutamiento en la población y la alta mortalidad de los adultos que da como resultado las bajas tasas de crecimiento poblacional) indican que es una especie vulnerable a la extinción. A continuación se discutirán cada uno de los aspectos de la ecología de poblaciones descritos en este trabajo.

El número de semillas por fruto presenta una gran variación, lo que también se ha reportado para otras especies de cactáceas (Avedaño-Calvo, 2007; Martínez-Peralta, datos no publicados; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Esta variación puede deberse a que existen diferencias en el número de óvulos de los individuos o a diferencias en la polinización. Estudios de la biología reproductiva de esta especie ayudarían a conocer las causas de esta variación.

La variación en el tamaño y peso de las semillas es menor que la observada en el número de semillas por fruto. Comparada con otras especies de cactáceas esta especie presenta poca variación en el peso y el tamaño (Rojas-Aréchiga datos no publicados). La forma y el tamaño de las semillas es similar a las descritas para otras especies del género (Moreno *et al.*, 1992; Barthott y Hunt, 2000).

El porcentaje de germinación obtenido en este estudio bajo el tratamiento de luz blanca sin tratamiento de pre-germinación fue de 81.8% lo cual puede considerarse un porcentaje intermedio comparado con otras cactáceas globosas, ya que existen algunas que presentan una germinación de 50%, pero otras alcanzan el 100% (Avedaño-Calvo, 2007; Flores-Martínez y Manzanero-Medina, 2003). Sin embargo la germinación obtenida en este estudio es 30% superior a la obtenida con semillas de *Echinomastus mariposensis*, que fue de entre 50 y 56% utilizando dos tratamientos pre-germinativos (escarificación y añadir ácido giberélico) (Moreno *et al.*, 1992). Esto sugiere que las semillas de *E. unguispinus* no presentan latencia primaria.

El hecho de que no se haya registrado germinación con el tratamiento de obscuridad indica que esta especie presenta fotoblastismo positivo, lo que coincide con otras cactáceas globosas estudiadas (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997; Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000; Flores *et al.*, 2006). Al pasar las semillas

del tratamiento de obscuridad a la luz, se observa un menor porcentaje de germinación, un mayor tiempo de latencia (*lag time*) y un mayor tiempo para alcanzar la germinación máxima, lo que sugiere que la obscuridad puede inducir un tipo de latencia secundaria (Baskin y Baskin, 1998; Flores *et al.*, 2006). Es necesario realizar pruebas de viabilidad en estas semillas y experimentos con ácido giberélico para explorarlo.

Los resultados de los experimentos de germinación del 2008 y 2011 indican que las semillas de *Echinomastus unguispinus* presentan una longevidad de por lo menos tres años ya que el porcentaje de germinación después de ese tiempo es sólo un poco menor. Esto se ha descrito para algunas especies de *Mammillaria* (Ruedas *et al.*, 2000; Rojas-Aréchiga, datos no publicados).

El hecho de que presenten longevidad, fotoblastismo positivo y que sean de un tamaño mediano según Barthlott y Hunt (2000), sugiere que tienen la capacidad de formar bancos de semillas. Sin embargo, para tener más evidencias al respecto es necesario realizar estudios donde se determinen otras características de las semillas como los periodos de post-maduración (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001).

En el experimento de establecimiento en invernadero, realizado en el 2007 las plántulas se murieron al mes de ser trasplantadas. Esto probablemente se debió a la combinación de que el cambio en las condiciones (de agar a la tierra negra y de la cámara de germinación al invernadero) no fue favorable para la supervivencia de las plántulas y a que no se les proporcionaron cuidados apropiados. En otros estudios se ha reportado que las plántulas de cactáceas presentan una baja supervivencia que, al igual que en este caso coincide con los resultados de los análisis de sensibilidad (Navarro-Carvajal y Flores-Martínez, 2002; Flores-Martínez *et al.*, 2008; Zepeda-Martínez, 2010). Es importante señalar que sí se ha logrado un poco más del 30% de supervivencia de las plántulas de *E. unguispinus* bajo cuidados especializados (González-Zorzano com. pers.).

Debido a que no fue posible dar seguimiento al experimento de establecimiento en campo se desconoce el número de semillas que germinan y sobreviven en las condiciones donde se encuentra la población de estudio. Concluir estos estudios es indispensable para tener una idea más aproximada de lo que sucede con estas etapas del ciclo de vida en condiciones naturales. Aún así, la evidencia de laboratorio, sugiere que las plántulas son

muy sensibles a los cambios ambientales y que las condiciones extremas (i.e altas temperaturas) reducen su supervivencia.

Estudios previos reportan que el patrón de distribución más común encontrado en cactáceas es agregado (Godínez-Álvarez, *et al.*, 2000; Mandujano *et al.*, 2002; Zepeda-Martínez, 2010 López-Flores, en prensa; Mandujano *et al.*, 2007). El patrón de distribución descrito para esta población de *E. unguispinus* es de tipo aleatorio dentro de las parcelas de estudio, sin embargo, dentro de la RBM la distribución de esta especie está restringida a ciertos lomeríos con un bajo contenido de calcio, por lo que a una escala más amplia, el patrón de distribución espacial de esta población es agregado.

Los individuos de *E. unguispinus* presentan una distribución aleatoria dentro de las parcelas, sin embargo, se encuentran asociados positivamente con varias especies nodrizas. Esto puede deberse a que en este caso no exista una especificidad en la relación nodriza-protégido como se ha descrito en otros casos (McAuliffe, 1984; Suzán *et al.*, 1996; Callaway, 1998).

La relación positiva que existe entre la diversidad de las especies vegetales en las parcelas y la densidad de *E. unguispinus* puede sugerir que la especie presenta cierta sensibilidad al estado de conservación de su hábitat. Sin embargo, también puede deberse a que las condiciones particulares del suelo en estos sitios (Ruiz-González, 2011), favorezcan el establecimiento de varias especies vegetales (Taiz y Zeiger, 2002; North y Nobel, 1997).

Al igual que otras cactáceas con nodrizas, *Echinomastus unguispinus* se asocia positivamente con leguminosas como *Acacia* sp, y *Prosopis glandulosa*, especies que son nodrizas frecuentes, de especies como *Carnegiea gigantea*, *Escontia chiotilla* y *Pachocereus pringlei* (Franco y Nobel, 1989 y Ortega Baes, 2001 y Carrillo-García, 2000).

La especie presenta una densidad poblacional baja comparada con otras cactáceas globosas, aunque existen muy pocos reportes de la densidad de cactáceas globosas (Tabla 18). Esto aunado a que la especie se encuentra sólo en algunos estados del desierto Chihuahuense y a la alta especificidad de hábitat que se ha descrito para la especie (Ruiz-González, 2011), dan como resultado que la especie se pueda considerar como tipo 4 de rareza *sensu* Rabinowitz (1981).

Tabla 18. Densidad poblacional reportada para distintas especies de cactus globosos.

Especie	Densidad	Cita
<i>Eriosyce napina</i>	25 ind/m <sup>2</sup>	Trager, 2006
<i>Gymnocalcium bruchii</i>	1.76 ind/m <sup>2</sup>	Gurvich <i>et al.</i> , 2006
<i>Echinocereus pulchellus</i>	1.13 ind/ m <sup>2</sup>	Navarro-Carvajal y Flores-Martínez, 2002
<i>Gymnocalcium amerhauseri</i>	0.52 ind/m <sup>2</sup>	Gurvich <i>et al.</i> , 2006
<i>Gymnocalcium monvielli</i>	0.36 ind/m <sup>2</sup>	Gurvich <i>et al.</i> , 2006
<i>Astrophytum myriostigma</i>	0.30 ind/m <sup>2</sup>	López-Flores 2012
<i>Ariocarpus scaphirostris</i>	0.25 ind/ m <sup>2</sup>	Mandujano <i>et al.</i> , 2007
<i>Astrophytum ornatum</i>	0.22 ind/m <sup>2</sup>	Zepeda-Martínez, 2010
<i>Echinopsis aurea</i>	0.22 ind/m <sup>2</sup>	Gurvich <i>et al.</i> , 2006
<i>Gymnocalcium quehianum</i>	0.17 ind/m <sup>2</sup>	Gurvich <i>et al.</i> , 2006
<i>Gymnocalcium mostii</i>	0.15 ind/m <sup>2</sup>	Gurvich <i>et al.</i> , 2006
<i>Astrophytum myriostigma</i>	0.06 ind/m <sup>2</sup>	López-Flores 2012
<i>Mammillaria supertexta</i>	0.042 ind/m <sup>2</sup>	Avedaño-Calvo, 2007
<b><i>Echinomastus unguispinus</i></b>	<b>0.041 ind/m<sup>2</sup></b>	<b>Este trabajo</b>
<i>Mammillaria hutzilopochtli</i>	0.038 ind/ m <sup>2</sup>	Flores-Martínez <i>et al.</i> 2010
<i>Mammillaria hutzilopochtli</i>	0.009 ind/ m <sup>2</sup>	Flores-Martínez <i>et al.</i> 2010
<i>Astrophytum myriostigma</i>	0.008 ind/m <sup>2</sup>	López-Flores 2012
<i>Astrophytum myriostigma</i>	0.004 ind/m <sup>2</sup>	López-Flores 2012

En este estudio se utilizaron dos categorizaciones distintas, una utilizando el ancho de los individuos, ya que resultó explicar de manera más consistente la supervivencia y la fecundidad en los años de estudio, y la otra utilizando el volumen, ya que se consideró que es una medida que describe de manera más completa el tamaño de los individuos. La diferencia más grande que se observa entre los dos tipos de categorización es que el número de frutos aumenta conforme aumenta el volumen de los individuos y disminuye conforme aumenta el ancho. En otros estudios con cactáceas globosas, donde se utiliza el diámetro de los individuos para formar las categorías se ha descrito que el número de frutos aumenta conforme aumenta el tamaño de los individuos, por ejemplo *Coryphantha robbinsorum*, *Mammillaria crucigera*, *M. magnimamma* (Schmalzel *et al.*, 1995; Contreras y Valverde, 2002; Valverde *et al.*, 2004). Otros trabajos, donde se utiliza el volumen de los individuos para formar las categorías, como el realizado por Zepeda-Martínez (2010) con *Astrophytum ornatum*, reportan un patrón similar. Sin embargo, en un estudio demográfico de *Astrophytum capricorne* donde se categorizó a los individuos utilizando la altura se observó que el número de flores por individuo aumenta en las categorías intermedias y disminuye en las últimas (Bravo-Espinoza, 2011). En el caso de esta población, esta diferencia puede deberse a que los individuos de esta especie crecen hasta alcanzar un ancho máximo pero siguen aumentando su altura. Si al momento de aumentar su diámetro invierten menos recursos en su fecundidad esto puede reflejarse en

que se observe un menor número de frutos al aumentar su diámetro. Si este fuera el caso, la categorización a partir del volumen resulta más apropiada para esta especie ya que incorpora toda la información del tamaño de los individuos.

La estructura de tallas de una población funciona como un indicador indirecto de los procesos que se están llevando a cabo en ella (*e.g.* reclutamiento, mortalidad, etc.) (Mandujano *et al.*, 2001). En este estudio se observa que (sin considerar las semillas para ambos tipos de categorización) la mayor parte de los individuos se concentran en las categorías 3 y 4, lo que sugiere que existe un bajo reclutamiento y una alta mortalidad de los individuos de la última clase de talla. Si se incluyeran las semillas en la estructura de tallas se vería que la mayor proporción de los individuos de esta población son semillas, esto es similar a lo que se observa en la estructura estable de tallas (Tablas 10 y 11). Al comparar la estructura de tallas observada con la estructura estable de tallas que se obtiene con las matrices de transición, se observa que hay diferencias significativas entre estas (Figura 15). Esto indica que las condiciones ambientales en esta población no permanecen estables entre los años.

En este trabajo no se registraron plántulas que sobrevivieran una transición anual, por lo que la categoría 2 toma en cuenta a las plántulas y a los individuos no reproductivos. Es importante considerar esto en los resultados de los análisis de sensibilidad y de las simulaciones, ya que la entrada ( $a_{21}$ ) de la matriz no solo implica que las semillas germinen, sino también que las plántulas lleguen a establecerse.

Los resultados de los análisis demográficos muestran una  $\lambda$  significativamente menor que 1 en todos los años de estudio para las dos categorizaciones. La tercera transición anual es la que presenta la  $\lambda$  más alta, esto puede deberse a que se registraron más semillas germinadas y valores más bajos de mortalidad y retrogresiones.

En general se ha reportado que las poblaciones de cactáceas globosas tienen  $\lambda$ s cercanas a uno debido a que el reclutamiento es bajo pero la supervivencia es alta. Los estudios que han reportado una  $\lambda$  significativamente menor que 1 en cactáceas globosas explican que se debe tanto a que los individuos adultos son saqueados, como a cierta mortalidad natural (Godínez-Álvarez *et al.*, 2000; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Flores-Martínez *et al.*, 2010; Contreras y Valverde, 2002). En el caso de esta población, la combinación entre un bajo reclutamiento y una alta mortalidad de los individuos adultos -que en este

caso no se debe a la colección por humanos, sino a que son comidos por una larva de lepidóptero- es lo que ocasiona  $\lambda$  significativamente menores a 1 en todas las transiciones anuales y que la población de estudio haya decrecido más de un 40% en los últimos cuatro años. Aunque esta larva no se observó directamente, es posible que pertenezca a la familia Phycitidae y a los géneros *Yosemitia* (Hulst), *Cactobrosis* (Hulst) o *Rumatha* (Dyar), ya que se tiene registro de que estos grupos consumen cactáceas globosas como *Echinocereus*, *Mammillaria* y *Coryphanta* y su distribución geográfica coincide con la de la especie (Heinrich, 1939; Mann, 1969; Zimmermann y Granata, 2002). Estudiar las interacciones que existen entre las poblaciones de estos insectos y *E. unguispinus* permitiría conocer con más detalle las causas de mortalidad de este cactus y determinar si se pueden tomar medidas para disminuirla.

Las  $\lambda$ s de las matrices periódicas (0.59 y 0.63) reflejan el hecho de que en el tiempo de estudio el número de individuos en la población haya decrecido aproximadamente un 40%. Al igual que en las matrices de transición, la permanencia es el proceso demográfico con el valor de elasticidad más alto. En el análisis por categoría la permanencia de la categoría 4 presenta el valor más alto de elasticidad. Esto sugiere que para el periodo completo la supervivencia de las plántulas y de los individuos adultos grandes tienen la mayor contribución a  $\lambda$ . Esto coincide con los análisis de transición anual y enfatiza el problema que causa para la población la alta mortalidad de los individuos adultos.

Las  $\lambda$ s obtenidas en las tres transiciones anuales son significativamente menor que 1, por lo que, sin importar las probabilidades que se asignen a la aparición de las diferentes matrices, las  $\lambda$ s estocásticas siempre son menores que 1, esto da como resultado que la probabilidad de extinción local siempre sea igual a 1. Esto no significa que la población se vaya a extinguir. Puede deberse simplemente a que los años de estudio no fueron favorables para la población ya que no hubo reclutamiento y se registró una alta mortalidad de los individuos adultos. Años que permitan el reclutamiento o en los que se disminuya la mortalidad adulta pueden ser la causa de que esta población se mantenga en el tiempo (Parker, 1993; Pierson y Turner, 1998). Es importante resaltar, que los años de este estudio son poco comunes en la RBM (Figura 6) por lo que estos resultados no se pueden considerar representativos de lo que sucede en este sitio.



Los análisis de sensibilidad son consistentes en todas las transiciones bajo las dos categorizaciones, la transición de semilla a plántula es la presión selectiva más fuerte por la que pasa esta población. Esto coincide con lo reportado para otras especies de cactus globosos como *Mammillaria crucigera*, *M. supertexta*, *Ariocarpus fissuratus*, *A. retusus*, *A. kotschoubeyanus*, *A. agavoides*, *A. trigonus*, *A. bravoanus* y *A. scaphirostris*, (Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Avedaño-Calvo, 2007; Mancilla-Ramírez datos no publicados; Aguilar-Morales datos no publicados).

Al sumar los valores de elasticidad por categoría se observa que varía la categoría con mayor valor de elasticidad entre los años, pero en todos los casos se observa que son las permanencias de las categorías reproductivas (3, 4 y 5) las que presentan el mayor valor de elasticidad. Generalmente, en especies como *Ariocarpus fissuratus*, *Echinocactus platyacanthus*, *Astrophytum capricorne* y *Neobouba macrocephala*, (Mancilla-Ramírez datos no publicados; Jimenez-Sierra *et al.*, 2007; Bravo-Espinosa, 2011; Esparza-Olguín *et al.*, 2002), se ha reportado que las transiciones de clases intermedias presentan alta elasticidad, pero cambia entre años. En contraste, en otras especies como *Astrophytum ornatum* y *Ariocarpus scaphirostris* la elasticidad es mayor en las primeras categorías (Zepeda-Martínez, 2010; Mandujano *et al.*, 2007). Estos resultados indican que los adultos reproductivos contribuyen en gran medida al crecimiento poblacional.

Los análisis de elasticidad por proceso demográfico indican que la permanencia es el proceso demográfico que más contribuye a  $\lambda$  y la fecundidad es el procesos demográfico que contribuye en menor medida. Por lo que la especie se encuentra en la parte media e inferior del lado derecho del triángulo. Esto coincide con lo que se ha descrito tanto para diferentes especies de cactáceas con diferentes formas de vida como para otras especies perennes longevas como los árboles (Rosas-Barrera y Mandujano, 2002; Zepeda-Martínez, 2010; Godínez-Álvarez *et al.*, 2000), como sucede con muchas otras especies perennes longevas como por ejemplo los árboles (Silvertown *et al.*, 1993). En el caso de las cactáceas esto puede deberse a que al vivir en ambientes donde las condiciones ambientales son extremas (bajas precipitaciones, altas temperaturas, etc.) las plantas asignan la mayoría de sus recursos a la supervivencia.

El aumento en el reclutamiento (Figuras 18 y 19, Tabla 16) aumenta más el valor de  $\lambda$  que el mismo aumento en supervivencia. Estos resultados son muy similares a los

reportados en las simulaciones realizadas en otros estudios con cactáceas globosas como *Ariocarpus scaphirostris*, *Astrophytum ornatum* y *Mammillaria huitzilopochtli* (Mandujano *et al.*, 2007; Zepeda-Martínez, 2010; Flores-Martínez *et al.*, 2010). Esto también sugiere que los años que permiten la germinación y el establecimiento de plántulas son clave para el mantenimiento de esta especie.

Finalmente, debido a que las cactáceas son especies con ciclos de vida largos, resulta complicado estudiar los caracteres de historia de vida que están asociados con la edad. Sin embargo, en un estudio publicado en el 2002 Rosas-Barrera y Mandujano proponen que el ciclo de vida puede considerarse en porcentajes, de tal forma, que un individuo que alcanza la última clase ha vivido el 100% de su vida. De esta manera, éste se puede dividir equitativamente entre el número de categorías que se formen. Esta aproximación permite comparar en qué parte de su vida las especies estructuradas por tamaño o estado de desarrollo inician la reproducción, alcanzan su máximo valor reproductivo, terminan o decrecen la inversión a la reproducción y son más vulnerables a la mortalidad.

Con respecto a la talla a la primera reproducción, se ha reportado que varía mucho según la forma de vida y la longevidad de cada especie. En la literatura existen pocos reportes de este carácter de historia de vida. La tabla 19 muestra las edades o tallas a la reproducción descritas para otras cactáceas globosas. *Echinomastus unguispinus* alcanza la talla a la madurez en la categoría 3, cuando mide 3.9 cm de ancho y 3 cm de alto o un poco más. De acuerdo con los cálculos de Rosas-Barrera y Mandujano (2002) el tiempo que tarda en alcanzar esta talla corresponde al 40% de su ciclo de vida. Esta talla no se ha determinado en campo, sin embargo las observaciones de invernadero indican que son necesarios más de cuatro años para alcanzarla y poder reproducirse. Esta talla es mayor que la descrita para *M. magnimamma* (Valverde *et al.*, 2004) y *Coryphanta robbinsorum* (Schmalzel, 1995). Al no contar con más información de este carácter es difícil definir si realmente existe un patrón, sin embargo parece que *E. unguispinus* presenta un tamaño o edad a la primera reproducción mayor al de las otras especies globosas. El resultado de esto sería que la especie tenga menores probabilidades de llegar a reproducirse y que presente menos eventos reproductivos en su vida.

Tabla 19. Talla a la primera reproducción reportada para especies globosas.

Especie	Talla o edad a la primera reproducción	Cita
<i>Mammillaria magnimamma</i>	4 años	Valverde <i>et al.</i> , 2004
<i>Mammillaria magnimamma</i>	5 años o el 22.7% de su ciclo de vida	Rosas-Barrera y Mandujano, 2002
<i>Coryphanta robbinsorum</i>	1.3 cm	Schmalzel, 1995
<i>Mammillaria crucígera</i>	10 años o 20.8% de su ciclo de vida	Rosas-Barrera y Mandujano, 2002

### Conservación

Esta especie se encuentra en el apéndice II de CITES como sujeto a protección especial por la NOM-059, sin embargo la información obtenida en este estudio (baja densidad poblacional y poblaciones en decremento -aún en ausencia de factores antropogénicos-) indica que esta especie es vulnerable a la extinción. Por estos motivos debería encontrarse en el apéndice I de CITES y en la categoría de amenazada o en peligro de extinción en la categoría de la NOM-059.

Otro problema importante de esta especie es que se han registrado poblaciones fuera de la reserva que han desaparecido. La combinación de todos estos factores hace indispensable que se lleven a cabo medidas de manejo y conservación. Con la información obtenida en este estudio se pueden comenzar a proponer medidas de manejo y conservación para esta especie.

La primera medida que se propone es que se protejan las áreas donde se encuentren poblaciones de esta especie. Ya que además, no sólo servirían para proteger a ésta especie si no sitios que pueden llegar a albergar una alta diversidad.

También se puede utilizar la información acerca de la germinación y el establecimiento para llevar a cabo planes de propagación y re-introducción de la especie dentro y fuera de la reserva. De igual manera, se pueden realizar programas de propagación a partir de semillas para venta de individuos de la especie.

En cuanto a la alta mortalidad de los adultos, en la RBM se debe a causas naturales por lo que se podrían llevar a cabo experimentos donde se protejan a los individuos adultos de la herbívora y se documente como afecta a la población. En otros sitios donde la mortalidad pueda también estar ocasionada por el saqueo de individuos adultos es importante protegerlos.

## VI. CONCLUSIONES.

- *Echinomastus unguipinus* presenta un tipo cuatro de rareza ya que presenta una baja densidad poblacional, una distribución restringida y una alta especificidad de hábitat. Esto la hace particularmente vulnerable a la extinción.
- La población estudiada presenta semillas viables con ausencia de latencia primaria y una germinación alta comparada con otra especie de su género. Asimismo, las semillas presentan una longevidad en condiciones de laboratorio de las semillas de por lo menos 3 años sin perder viabilidad. Esta evidencia sugiere que es capaz de formar banco permanente de semillas.
- Dentro de las parcelas de estudio, la especie presenta un patrón de distribución espacial aleatorio, sin embargo se encuentra asociado a varias especies nodrizas lo que sugiere que no existe una especificidad en la relación nodriza-protégido.
- Los análisis de este trabajo muestran que los individuos de *Echinomastus unguipinus* están asociados a la riqueza de especies vegetales. Esto puede indicar que esta especie presenta cierta sensibilidad al estado de conservación de su hábitat.
- Los análisis matriciales muestran una tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ) significativamente menor a 1 para los tres años de estudio y en todos los modelos. Esto se debe principalmente a una alta mortalidad de los individuos adultos y a un bajo reclutamiento.
- Los análisis de perturbación prospectiva muestran que la sensibilidad más alta está en la transición de semillas a plántulas y plantas establecidas y las elasticidades más altas se encuentran en la permanencia.
- Las matrices periódicas muestran un  $\lambda$  de 0.59 y 0.63 lo que refleja el hecho de que en el tiempo de estudio la población ha disminuido un 40%.
- Las matrices estocásticas muestran un  $\lambda < 0.8$  □□□□□probabilidad de extinción local igual a uno debido a que en los años de estudio no se registró crecimiento poblacional.
- Esta información no necesariamente significa que la población de *E. unguispinus* se va a extinguir. Los años que permitan un reclutamiento esporádico pueden permitir la persistencia de la especie.

## Literatura Citada

Álvarez R, Godínez-Álvarez H, Guzmán U y Dávila P. 2004. Aspectos Ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: Implicaciones para su conservación. Boletín de la sociedad Botánica de México. 75: 7-16

Anderson E. 2001. The Cactus Family. Timber Press, Inc. Inglaterra.

Anderson E, S Arias-Montes y N Taylor. 1994. Threatened cacti of Mexico. Royal Botanical Gardens, Kew, Inglaterra.

Arias S, Guzmán U, Mandujano M, Soto-Galván M, y Golubov J. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. I. Una comparación entre los listados Nom-059ECOL-2001 (México), La Lista Roja (UICN) y CITES. Cactáceas y suculentas mexicanas 50:100-125.

Avedaño-Calvo T. 2007. Dinámica Poblacional de *Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff. En el valle de Cuicatlán, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México.

Barthott W y Hunt D. 2000. Seed diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae. David Hunt, EUA.

Baskin C y Baskin J. 2001. Seeds Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, EUA.

Basnet K. 1992. Effect of Topography on the Pattern of Trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) Dominated Rain Forest of Puerto Rico. Biotropica, 24: 31-42.

Begon M, Harper J y Townsend C. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Ed. Blacwell Science. Cuarta edición. EUA.

Benítez-Rodríguez L, Orozco-Segovia A y Rojas-Aréchiga M. 2004. Light effect on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, central Mexico. The Southwestern Naturalist 49: 11-17.

Benton T y Grant A. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. Trends in Ecology and Evolution 14: 467-471.

Bieszchudek P. 1982. The demography of jack-in-the-pulpit. A forest perennial that changes sex. Ecological Monographs. 52: 335-351.

Callaway R. 1998. Are positive interactions species-specific? Oikos 82: 202-207.

Carrillo-García A, Bashan Y y Bethlenfalvai. 2000. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Pl. & Soil* 218: 207–214.

Caswell H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* 14: 215-230.

Caswell H. 2001. *Matrix Population Models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates. EUA.

Caswell H y Trevisan M. 1994. Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* 75: 1299-1303.

Cody M. 1993. Do Cholla Cacti (*Opuntia* spp., subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments* 24: 139–154.

Cohen J. 1981. A geometric representation of a stochastic matrix: Theorem and conjecture. *The Annals of probability* 9: 899-901.

Congdon J, Dunham A y Van Lobem Sels R.C. 1993. Delayed sexual maturity and demographics of Blanding's Turtles (*Emydoidea blandingii*): Implications for conservation and Management of Long-Lived Organisms. *Conservation Biology* 7: 826-833.

Contreras C y Valverde T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Enviroments* 51: 89-102.

Cross A y Schlesinger W. 1999. Plant Regulation of Soil Nutrient distribution in the Northern Chihuahuan Desert. *Plant Ecology* 145: 11–25.

Crouse D, Cowder L y Caswell H. 1987. A stage-based population model for Loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68: 1412-1423.

Cullman W, Gotz E y Groner G. 1987. *The Encyclopedia of Cacti*. Timber Press. Portland, Oregon, EUA. 340 págs.

De Kroon H, Plaisier A, Groenendael J y Caswell H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.

De Kroon, Plaisier A , van Groenendael J y Caswell H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427-1431.

De Viana N, Acreche R, Acosta y Moraña L. 1990. Población y asociaciones de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en Los Cardones, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 38: 383-386.

- Ebert T. 1999. Plant and Animal populations. Methods in demography. Academic Press. San Diego, CA, EUA.
- Efron. 1979. Bootstrap methods: another look at the jack-knife. *Annals of Statistics* 7:1-26
- Ehrlén J, Syrjänen K, Leimu R, Begoña M, y Lehtila K. 2005. Land use and population growth of *Primula veris*: an experimental demographic approach. *Journal of Applied Ecology* 42:317-326
- Ellner S y Shmida A. 1981. Why are adaptations for long- range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia* 51: 133-144.
- Esparza-Olgín L. 2004. ¿Qué sabemos de la Rareza en Especies Vegetales? Un enfoque genético demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 69:173-203
- Esparza-Olguín L, Valverde T, Vilchis-Anaya E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103: 349-359
- Everitt B. 1977. *The Analysis of Contingency Tables*. Chapman and Hall: London.
- Flores J y Briones O. 2001. Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: Effects of soil water and potential temperature. *Journal of Arid Environments* 47: 485-497.
- Flores J y Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14: 911-916.
- Flores J, Jurado E y Arredondo A. 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Science Research* 16: 149–155.
- Flores-Martínez A, Manzanero-Medina G, Golubov J, Montaña C y Mandujano M. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecology* 210: 52-66
- Franco A y Nobel P. 1989. Effect on nurse plants on the Microhabitat and Growth of Cacti. *The journal of ecology* 77: 870-886
- García E. 1973. *Los climas de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México, 74 págs.
- García M, D. Guzmán y D. Goñi. 2002. An evaluation of the status of five threatened plant species in the Pyrenees. *Biological Conservation* 103: 151-161
- García-Moya E y McKell M. 1970. Contribution of shrubs in the economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51: 81-88.
- Gaston K. 1994. *Rarity*. Springer. 205 págs.

Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.

Godínez-Álvarez H, Valverde T y Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in Cactaceae. *The Botanica Review* 69: 173-203

Gotelli N. 2001. *A primer of ecology*. Sinauer Associates Inc, Publishers Sunderland Massachusetts. 226 págs.

Guzmán U, Arias S, Dávila P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Hernández H, Barcenas R. 1995. Endangered Cacti in the Chihuahuan Desert: I. Distribution Patterns. *Conservation Biology*, 9: 1176-1188.

Hernández H y Godínez H. 1994. Contribución al Conocimiento de las Cactáceas Mexicanas Amenazadas. *Acta botánica Mexicana*. 26: 33-52

Hunt D. (comp.) (1992). *CITES Cactaceae Checklist*. Kew: Royal Botanic Gardens. 190 pp.

Jiménez-Sierra C, Mandujano M y Eguiarte L. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* 135: 278-292.

Jordan W y Nobel P. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62: 901-906.

Kalisz S y McPeck M. 1993. Extinction dynamics, population growth and seed banks: an example using an age-structured annual. *Oecologia (Berlin)* 95:314-320.

Krebs C. 1994. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Pearson Benjamin Cummings. 655 págs.

Krebs C. 1999. *Ecological methodology*. 2nd ed. Addison-Wesley Educational, Menlo Park, CA.

Lemos-Espinal J, Rojas-González R y Zúñiga-Vega J. 2005. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. 157 págs.

López R y Valdivia S. 2007. The importance of shrub cover for four cactus species differing in growth form in an Andean semi-desert. *Journal of Vegetation Science* 18:263-279



López-Flores D. 2012. Demografía de *Astrophytum myriostigma* (Lem.) Cactácea. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.

Malcom P, Holford P, McGlasson W y Newman S. 2003. Temperature and seed weight affect the germination of peach rootstock seeds and the growth of rootstock seedlings. *Science Horticulture* 98:247-256.

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

Mandujano M, Montaña C, Franco M, Golubov J, Flores A. 2001. Integration of demographic annual variability in clonal desert cactus. *Ecology* 82:344–359.

Mandujano M, Flores-Martínez A, Golubov J y Ezcurra E. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The southwestern naturalist*. 47:162-168.

Mandujano M, Verhulst J, Carrillo-Ángeles I y Golubov J. 2007. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): Evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Science* 168:1035-1044

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

Mandujano, M. La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. 2007. PP. 215-250. En: *Biología Molecular: perspectivas y aplicaciones*. Compiladores. L. E. Eguiarte, V. Souza & X. Aguirre. INE-Semarnat, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la biodiversidad (Conabio) 592 p.

Martorell C y Peters E. 2008. Disturbance-Response Analysis: a Method for Rapid Assessment of the Threat to Species in Disturbed Areas. *Conservation Biology*. 23: 377-387

Martorell C y Patiño P. 2006. Globose cacti (*Mammillaria*) living on cliffs avoid high temperatures in a hot dryland of Southern Mexico. *Journal of Arid Environments*. 67: 541–552

MathWorks. 1995. Matlab. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.

McAuliffe J. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: Competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64: 319-321.

- Metcalf J y Pavard S. 2006. Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends in Ecology and Evolution*. 22: 205-212
- Meyer J, Ingersoll, C, McDonald L y Boyce M. (1986) Estimating uncertainty in population growth rate: jack-knife vs. bootstrap techniques. *Ecology*. 67: 1156-1166.
- Mondragón D, Durán R, Ramírez I y Valverde T. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Península, México. *Journal of Tropical Ecology* 20:189-200.
- Moorning M, Cooper A y Seneca E. 1971. Seed germination response and evidence for height ecophenes in *Spartina alterniflora* from North Carolina. *American Journal of Botany* 58:48-55.
- Moreno N, Lopez J y Arce L. 1992. Aspectos sobre las semillas y su germinación de *Echinomastus mariposensis*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 37: 21-27.
- Nobel P. 1980. Morphology, nurse plants and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical gazette*. 141: 188-191
- Nobel S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia* 62: 310-317.
- Nobel P. 2001. *Cacti biology and uses*. University of California Press. EUA.
- North G y Nobel P. 1997. Root-Soil Contact for the Desert Succulent *Agave deserti* in Wet and Drying Soil. *New Phytologist*.135: 21-29
- Ortega-Baes F. 2001. Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. págs. 81
- Parker K. 1993. Climatic effects on regeneration trends for two columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Annals of the Association of American Geographers*. 83: 452-474.
- Parker J, Fernández I, Rustad L y Norton S. 2001. Effect of nitrogen enrichment, wildfire, and harvesting on forest-soil carbon and nitrogen. *Soil Science Society of American Journal*. 65: 1248-1255.
- Peters E, Martorell C y Ezcurra E. 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
- Pierson E y Turner R. 1998. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology* 79: 2676-2693.
- Rabinowitz D. 1981. *The biological aspects of rare plant conservation*. Wiley New York, EUA

- Rae J y Ebert T. 2002. Demography of the endangered fragrant prickly apple cactus, *Harrisia fragrans*. Int J Plant Sci 163:631–640.
- Rodríguez-Ortega C y Ezcurra E. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Cactáceas y suculentas Mexicanas 45: 4-14.
- Roff D. 1992. The evolution of life histories. Chapman & Hall, E.U.A. 535 págs.
- Rojas-Aréchiga M y Batis A. 2001. Las semillas de cactáceas... ¿forman bancos en el suelo? Cactáceas y Suculentas Mexicana 4: 76-82
- Rojas-Aréchiga M y Vázquez-Yanes C. 2000. Cactus seed germination: a review. Journal of Arid Environments. 44:85-104.
- Romero-Schmidt H, Vega-Villasante F, Nolasco H y Montaña C. 1992 The effect of darkness, freezing, acidity and salinity on seed germination of *Ferocactus peninsulae* (Cactaceae). Journal of Arid Environments. 23: 389 - 395.
- Ruiz-González S. 2011. Descripción geomorfológica de los sitios en donde se distribuye *Echinomastus unguispinus*, en el desierto Chihuahuense. Tesis de Maestría en Conservación y Gestión del Medio Natural. Universidad internacional de Andalucía.
- Rzedowski J. 1978. La vegetación de México. Limusa S.A. México.
- Schmalzel R, Reichenbacher F y Rutman S. 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. Madrono 42: 332-348.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2002. Norma Ecológica Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario oficial de la Federación 6 de marzo de 1-85.
- Silvertown J y Charlesworth D. 2006. Plant Population Biology. Blackwell publishing. 347 págs.
- Silvertown J, Franco M, Pisanty I y Mendoza A. 1993. Comparative plant demography-relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. Journal of Ecology. 81:465-476
- Skellam J. 1966. Seasonal periodicity in theoretical population ecology. Proceedings of the 5<sup>th</sup> Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, 4: 179-205.
- Stearns S. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University press. 249 págs.

Stubben C y Milligan B. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software* 22: 1-22.

Suzán H, Habhan G y Patten D. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming cactus, *Peniocereus striatus* (Brabdegee) F. Buxbaum. *Cons. Biol.* 8: 461-470.

Suzán H, Nabhan G y Patten D. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of vegetation Science.* 7: 635-644.

Taiz L y Zeiger E. 2002. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc. 690 págs.

Tewksbury J, Nabhan G, Norman D, Suzan H, Tuxill J y Donovan J. 1999. In situ conservation of wild chiles and their biotic associates. *Conservation Biology* 13: 98-107

Tracer J. 2006. The Huntington Botanical Gardens presents the 2006 offering of International Succulent Introductions. *Cactus and succulent Journal.* 78: 73-83.

Tuljapurkar S. 1997. stochastic matrix models. Págs 59-87 en S Tuljapurkas y H Caswell, editors. *Structured population models in marine terrestrial, and freshwater systems*. Chapman & Hall, New York, New York, USA.

Turner R, Alcorn S, Alcorn G, Olin y Booth J. 1996. The influence of shade, soil, and water on Saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127: 95-102.

Ureta C y Martorell C. 2009. Identifying the impacts of chronic anthropogenic disturbance on two threatened cacti to provide guidelines for population-dynamics restoration. *Biological Conservation* 142: 1992-2001

Valiente-Banuet A y Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology.* 79: 961-971

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

Valverde P y Zavala-Hurtado J. 2005. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán Cuicatlán region in central Mexico. *Journal of Arid Environments* 64: 193-208

Van Groenendael J, de Kroon H y Caswell H. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in ecology and evolution.* 3: 264-269

Van Groenendael J y Slim P. 1988. The contrasting dynamics of two populations of *Plantago lanceolata* classified by age and size. *Journal of Ecology* 76: 585-599.

Vázquez-Yanes C, Orozco-Segovia A, Rincón E, Sánchez-Coronado M, Huante A, Toledo J y Barradas V. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: Effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958

Zepeda-Martínez V. 2010. Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protégido de *Astrophytum ornatum* (DC.) F.A.C. Weber *ex* Britton & Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM.

Zar J. 2010. Biostatistical analysis. Prentice Hall. 944 págs.

Zimmermann H y Granata G. 2002. Insect pests and diseases. En P.S. Nobel (Ed.) *Cacti, biology and uses*. University of California Press. 235-254.

Zúñiga B, Malda G, Suzán H. 2005. Interacciones Planta-Nodriza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un Desierto Subtropical de México. *Biotropica* 37: 351-356

### Apéndice I: Etiquetas de los individuos

Las cuentas (chaquiras): existe un color para cada número del cero al nueve y estos se acomodan de tal manera que al leerse del clavo hacia la derecha se determina el número.



Color asignado por número



Ejemplo, etiqueta número 1218

Apéndice II. Distribución de las cien macetas de celulosa conteniendo semillas de *Echinomastus unguispinus* en 12 parcelas permanentes de 20 x 30 m establecidas en la Reserva de la Biosfera de Mapimi, Durango, México (Figura 4).

Parcela	# macetas
1	10
2	9
3	10
4	11
5	10
6	5
7	7
8	13
9 <sup>a</sup>	3
9 <sup>b</sup>	4
10	7
11	11