



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

“ESTUDIO DEMOGRÁFICO DE DOS POBLACIONES DE  
*Ferocactus haematacanthus* (Cactaceae) EN EL VALLE DE  
TEHUACÁN, PUE., MÉXICO.”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

BENITO FRANCISCO VÁZQUEZ QUESADA



DIRECTOR DE TESIS: Dra. MARÍA TERESA  
VALVERDE VALDÉS

2013



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

## Hoja de datos del jurado

### 1. Datos del alumno

Vázquez  
Quesada  
Benito Francisco  
56 31 36 80  
Universidad Nacional Autónoma de  
México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
305502144

### 2. Datos del tutor

Dra.  
María Teresa  
Valverde  
Valdés

### 3. Datos del sinodal 1

Dr.  
Ángel Salvador  
Arias  
Montes

### 4. Datos del sinodal 2

Dr.  
Héctor Octavio  
Godínez  
Alvarez

### 5. Datos del sinodal 3

Dra.  
María del Carmen  
Mandujano  
Sánchez

### 6. Datos del sinodal 4

Dr.  
Carlos  
Martorell  
Delgado

### 7. Datos del trabajo escrito

Estudio demográfico de dos poblaciones de *Ferocactus haematacanthus* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán, Pue., México.  
122 p  
2013

## **AGRADECIMIENTOS**

A Tere Valverde, por la atención y dedicación con la que dirigió esta tesis. Sin tu guía durante todo este proceso no hubiera aprendido tanto de mis errores ni hubiera disfrutado tanto haciendo este trabajo. Gracias por acogerme en el grupo de trabajo de ecología de poblaciones y abonar a mi interés en el estudio de la naturaleza, por enseñarme a observarla y a analizarla por el simple hecho de entenderla y disfrutarla.

A los sinodales de este trabajo, Salvador Arias, Héctor Godínez, Ma. del Carmen Mandujano y Carlos Martorell, quienes con sus comentarios ayudaron a mejorar y enriquecieron esta tesis.

A Pedro Eloy M., por su apoyo desde la primera hasta la última salida al campo y durante todo el tiempo que estuve en el laboratorio e invernadero. Gracias por auxiliarme cuando lo necesitaba con el mejor ánimo. A Mariana Hernández, gracias por la ayuda en el laboratorio, por las pláticas y las risas tan necesarias para continuar en el trabajo. A Irene Pisanty, por los gestos, el café, las anécdotas y todo aquello que compartiste conmigo y que hizo que el laboratorio fuera algo más que un simple lugar de trabajo. A Jaime Zúñiga, gracias por ayudarme con mis preguntas y dudas sobre estadística, por el buen ambiente que generas en el laboratorio. A Consuelo Bonfil, por su ayuda en la primera salida de campo.

A Zenón Cano, por introducirme a la ecología de la manera más divertida de todas, por las miles de risas dentro y fuera del salón de clases, por enseñar con el ejemplo.

A todos los que forman y formaron parte del laboratorio especializado de ecología con los que conviví e hicieron que mi paso por el laboratorio siempre fuera divertido. A todos los profesores y compañeros del taller, por y con los que aprendí ecología.

A Estefanía Lezama, por ser una excelente amiga y compañía durante todo este tiempo, disfrute mucho desde el comienzo y hasta el final este proceso contigo. A Axel Maldonado por ser tan chingón y ver la primera planta en el campo, por su ayuda en el experimento de

germinación en el laboratorio y por muchas otras cosas que nada tienen que ver con este trabajo pero mucho tienen que ver con una gran amistad. A Julia Ojeda por las miles de semillas que sembramos juntos para el experimento de germinación en campo y por las miles de cosas que hiciste que germinaran dentro de mí, por los frutos que eso ha dejado. A Jimena Sánchez, Elizabeth Montoya, Eduardo García, Ricardo Munguía, Omar Migueles, Linda G. Juárez, Irene Talavera, gracias por la energía, el buen ánimo y las ganas apoyarme durante las salidas al campo, con ustedes las disfruté muchísimo. A Itzel Arenas, por acompañarme en mi primera aventura a un congreso y por darme el impulso que necesitaba para terminar este trabajo. A Mahelet Lozada, por su ayuda con la figura del sitio de estudio, por su paciencia y a Valeria Petrone por su ayuda al final de este trabajo.

A tod@s mis grandes amig@s de la carrera, gracias a los cuales me siento lleno y sumamente feliz por haber estudiado en la Facultad de Ciencias.

A mi familia, por estar cerca de mí toda la vida, en los buenos y malos momentos.

Finalmente, quisiera dedicar este trabajo y agradecerles a mis padres, por enseñarme a mirar dentro de mí, por darme todo lo necesario para ser feliz, por siempre llenar mi ser y enseñarme a poblar mi soledad, por hacerme entender que si un reto es difícil la satisfacción es grande, por impulsarme siempre a cumplir mis metas. A mi padre, por involucrarse en el trabajo de campo, por su ayuda contando plántulas, por las espinadas que nos llevamos y por lo bien que la pasamos juntos.

# CONTENIDO

<b>RESUMEN</b> .....	<b>6</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>7</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>8</b>
1.1 ECOLOGÍA DE POBLACIONES .....	8
1.2 DEMOGRAFÍA Y CONSERVACIÓN .....	12
1.2.1 CATEGORÍAS DE RIESGO .....	15
1.2.2 RAREZA.....	19
1.3 EL CASO DE LAS CACTÁCEAS .....	21
1.4 OBJETIVOS .....	26
<b>2. SISTEMA DE ESTUDIO</b> .....	<b>28</b>
2.1 ESPECIE EN ESTUDIO.....	28
2.2 SITIOS DE ESTUDIO .....	31
<b>3. MÉTODOS</b> .....	<b>37</b>
3.1 TRABAJO DE CAMPO .....	37
3.1.1 MUESTREO Y DENSIDAD POBLACIONAL.....	37
3.1.2. VARIABLES REGISTRADAS .....	37
3.1.3 EXPERIMENTOS DE GERMINACIÓN Y DE SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS .....	38
3.2 CONSTRUCCIÓN DE LAS MATRICES DE PROYECCIÓN POBLACIONAL .....	41
3.2.1 CATEGORÍAS DE TAMAÑO.....	41
3.2.2 PROBABILIDAD DE SUPERVIVENCIA, TRANSICIÓN Y CRECIMIENTO .....	42
3.2.3 FECUNDIDAD Y REPRODUCCIÓN .....	43
3.3 ANÁLISIS DE LAS MATRICES.....	46
3.3.1 ANÁLISIS PROSPECTIVOS Y RETROSPECTIVOS.....	46
3.3.2 SIMULACIONES NUMÉRICAS .....	47
3.3.3 INTERVALOS DE CONFIANZA DE $\lambda$ .....	48
<b>4. RESULTADOS</b> .....	<b>50</b>
4.1 DENSIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL.....	50
4.2 PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS.....	51
4.2.1 FECUNDIDAD Y REPRODUCCIÓN .....	51
4.2.1.1 EXPERIMENTOS DE GERMINACIÓN.....	56
4.2.1.2 EXPERIMENTO DE SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS EN CAMPO .....	58
4.2.1 SUPERVIVENCIA .....	59
4.2.2 TASA DE CRECIMIENTO POBLACIONAL .....	61
4.3 ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD, ELASTICIDAD Y ERTV.....	64
4.4 SIMULACIONES NUMÉRICAS .....	68
4.5 ANÁLISIS DE SUSTENTABILIDAD .....	71
<b>5. DISCUSIÓN</b> .....	<b>76</b>
5.1 ESTADIOS TEMPRANOS .....	76
5.2 DEMOGRAFÍA MATRICIAL .....	80
5.3 REPRODUCCIÓN .....	85
5.4 ANÁLISIS DE PERTURBACIÓN .....	87
5.5 EFECTOS DEL DISTURBIO.....	91
5.6 CONSECUENCIAS PARA LA CONSERVACIÓN Y MER .....	93
5.7 CONCLUSIONES.....	98
<b>6. LITERATURA CITADA</b> .....	<b>100</b>
<b>7. ANEXO I</b> .....	<b>111</b>
<b>8. ANEXO II</b> .....	<b>119</b>
<b>9. ANEXO III</b> .....	<b>120</b>

## RESUMEN

México es el país con mayor diversidad y endemismos de especies de cactáceas; en consecuencia, también es el país con mayor número de cactáceas amenazadas. Por ello, el estudio demográfico de especies de esta familia que se encuentran bajo algún grado de amenaza o que se consideran naturalmente raras brinda información útil para su manejo y conservación. En este trabajo se estudió la demografía de dos poblaciones de la especie rara *Ferocactus haematacanthus* (Salm-Dyck) Bravo (en Morelos Cañada y Santiago Nopala, en la región de Tehuacán), utilizando matrices de proyección poblacional. Se llevaron a cabo experimentos de germinación de semillas y establecimiento de plántulas para conocer las limitaciones que enfrentan estas fases del ciclo de vida en su medio ambiente natural. También se realizaron análisis matriciales prospectivos y retrospectivos, así como simulaciones numéricas, con el fin de identificar qué procesos demográficos y etapas del ciclo de vida son críticos para la conservación de esta especie. A partir de esto, se llevó a cabo un análisis de la sustentabilidad del manejo (i.e. corta de tallos) al que está sujeta una de las poblaciones de estudio. La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) fue de 1.234 en Morelos Cañada, y de 0.88 en Santiago Nopala, sin embargo, sólo en Morelos Cañada su valor difirió significativamente de la unidad. La germinación de semillas parece darse por igual en diferentes microambientes; sin embargo, la supervivencia de las plántulas es mayor en sitios bajo la sombra de una planta o roca nodriza. Aparentemente esta especie es capaz de formar un banco de semillas en el suelo. La permanencia fue el proceso demográfico que más contribuyó al valor de  $\lambda$ , mientras que la fecundidad y la probabilidad de transición de la primera categoría reproductiva a la segunda fueron las entradas matriciales que explicaron en mayor medida las diferencias en el valor de  $\lambda$  entre poblaciones. Estas entradas matriciales fueron precisamente las que se vieron más afectadas por la corta de tallos en Santiago Nopala. En consecuencia, el análisis de sustentabilidad mostró un patrón no sustentable en cuanto a la manera en la que se está manejando dicha población. Nuestros resultados son útiles para la conservación de *Ferocactus haematacanthus*, ya que el análisis comparativo entre ambas poblaciones permitió establecer a qué procesos se debieron las diferencias observadas, que son sobre los que es necesario implementar medidas de conservación.

## ABSTRACT

Mexico is the country with the greatest diversity and endemism of cacti species, thus the largest number of endangered cacti. For this reason, demographic studies of cacti species that are under some degree of threat or have been considered rare provides useful information for their management and conservation. In this study, we analyze the demography of two populations of the rare cacti *Ferocactus haematacanthus* (Salm-Dyck) Bravo (in Cañada Morelos and Santiago Nopala in the Tehuacán region), using population projection matrices. Experiments of seed germination and seedling establishment were conducted to understand the limitations that these stages of the life cycle face in their natural environment. We also conducted prospective and retrospective matrix analyses and numerical simulations in order to identify which demographic processes and life cycle stages are critical for the conservation of this specie. Based on the latter, we carried out a management sustainability analysis of the cut of stalks in one study population. The finite population growth rate ( $\lambda$ ) was 1.234 in Morelos Cañada, and 0.880 in Santiago Nopala, however, only the former differs significantly from unity. Seed germination seems to occur equally in different microenvironments, but seedling survival is higher in sites under the shade of a nurse plant or nurse rock. Apparently this species is capable of forming a natural seed bank in the soil. Stasis was the demographic process that contributed most to the value of  $\lambda$ , while fertility and the transition probability from the first to the second category were the matrix entries that better explained the differences in the value of  $\lambda$  between populations. These matrix entries were precisely the most affected by the cut of stalks in Santiago Nopala. Accordingly, sustainability analysis showed a potentially unsustainable pattern regarding the managing of this population. Our results are useful to the conservation of *Ferocactus haematacanthus*, since the comparative analysis between both populations allowed us to establish the underlying processes causing the observed differences. It is on these processes that conservation measures are necessary.



# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1 ECOLOGÍA DE POBLACIONES

La demografía es una herramienta numérica cuyo objetivo es estudiar cómo y por qué cambia el tamaño de una población a través del tiempo. Para responder estas preguntas se miden, se analizan y se proyectan los cambios numéricos de una población mediante la descripción estadística de parámetros demográficos como la natalidad (B), la mortalidad (D), la inmigración (I) y la emigración (E). El análisis de estos parámetros nos permite conocer la tasa de crecimiento o decrecimiento de una población en un intervalo de tiempo determinado ( $\lambda$ ), obteniendo así una medida de la dinámica poblacional.

De los parámetros demográficos depende, entre otras cosas, la abundancia y la distribución de las especies en la naturaleza, así como la estructura de las poblaciones, ya que ellos determinan el destino de las diferentes fases del ciclo de vida (Harper, 1977; Caswell, 2001; Silvertown y Charlesworth, 2001). Estos parámetros son la base para comprender la dinámica espacio-temporal del número de individuos de una población y las características propias de su ciclo de vida.

Las poblaciones biológicas se refieren a un grupo de individuos que comparten ciertas características biológicas entre sí, y que conforman una unidad mediante procesos que las mantienen bajo cierta cohesión. Los procesos de cohesión que nos permiten clasificar a los individuos dentro de una población particular varían según el paradigma con el que nos aproximemos a la definición de población (Waples y Gaggiotti, 2006). Desde la perspectiva del paradigma ecológico el proceso cohesivo que define a una población es el demográfico, que hace énfasis en la coexistencia, en tiempo y espacio, de los individuos que conforman la población. Desde la perspectiva del paradigma evolutivo, por otro lado, el proceso cohesivo

es el genético, que hace énfasis en las interacciones reproductivas entre los individuos que conforman la población. Las poblaciones presentan una estructura específica respecto a los componentes cohesivos demográficos y genéticos la cual determina la tasa de cambio de los parámetros demográficos o genéticos a través del tiempo (Metcalf y Pavard, 2006), y por lo tanto, afectan directamente la dinámica poblacional (en tiempo ecológico) y la evolución de las especies (en tiempo evolutivo).

La estructura de una población en términos demográficos se puede evaluar tomando en cuenta la edad de los organismos, su tamaño o alguna otra variable de estado y describe la abundancia relativa de organismos de las diferentes categorías o clases definidas (Silvertown y Charlesworth, 2001). La importancia de describir a una población en términos de su estructura radica en que la contribución demográfica que hacen los individuos de cada categoría es diferente y, por lo tanto, éstas difieren en su relevancia y/o contribución a la dinámica de la población.

Cuando estudiamos poblaciones vegetales, el análisis de su dinámica poblacional muy frecuentemente se hace subdividiendo a la población en categorías de tamaño o de estadio de desarrollo, pues estas variables tienen gran relevancia demográfica. Las plantas se desarrollan a partir de meristemas, lo que determina que presenten crecimiento modular, es decir, que su tallo esté formado por un conjunto de unidades de construcción básicas (i.e. módulos, *sensu* Harper y White 1974, el conjunto de un fragmento de tallo, una hoja y su meristemo axilar asociado), las cuales se repiten según el diseño arquitectónico particular de cada especie, dando lugar a una estructura generalmente ramificada y con gran variabilidad en su crecimiento y reproducción (Harper, 1977).

Asociado con la modularidad, está el hecho de que las plantas son organismos sésiles, es decir, no son capaces de moverse y escapar del efecto de sus herbívoros o de condiciones ambientales desfavorables. Algunas características que han evolucionado en las plantas y que les permiten enfrentar las consecuencias de ser organismos sésiles son la presencia de toxinas en sus tejidos, la capacidad de almacenar recursos para el crecimiento, la latencia de las semillas, el hábito caducifolio (Silvertown y Charlesworth, 2001) y la existencia de diferentes tipos de metabolismo fotosintético (Taiz y Zeiger, 2010), que reflejan la influencia del ambiente biótico y abiótico en las características propias de cada especie.

La tasa de crecimiento de una población de plantas depende en sumo grado del ambiente local y en consecuencia varía espacio-temporalmente en función de la variación de los diferentes parámetros demográficos (B, D, I y E), que, a su vez, son influidos por la estructura de la población. En conjunto, estas variables determinan la distribución y abundancia de los organismos de una especie, así como su dinámica poblacional en cada localidad (Harper, 1980).

Los modelos matriciales de proyección poblacional permiten estimar la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) tomando en cuenta la estructura de la población (por tamaños o estadios), además de resumir los valores de supervivencia, crecimiento y fecundidad (tasas vitales) por categoría, en las entradas matriciales ( $a_{ij}$ ) (ver Anexo I). Los modelos matriciales de proyección poblacional son modelos determinísticos, ya que suponen que el comportamiento demográfico de la población no cambia a través del tiempo, por lo que se proyecta la dinámica de la población según las condiciones prevalecientes durante el periodo en que se obtuvieron los datos (Caswell, 2001; Esparza-Olguín *et al.*, 2005). Estos modelos suponen que todos los individuos de una categoría particular tienen el mismo comportamiento

demográfico, por lo que la clasificación de los organismos en categorías debe ser congruente con criterios biológicos que se relacionen con información empírica de la especie (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

Los análisis matriciales, a través de los análisis prospectivos de sensibilidad y elasticidad (*sensu* Horvitz, *et al.*, 1997) se utilizan para evaluar el efecto que tendrían, sobre  $\lambda$ , cambios potenciales en las tasas de supervivencia, crecimiento y fecundidad (tasas vitales) de cada categoría reconocida dentro de la población (Silvertown *et al.*, 1993; Gotelli, 1998; Caswell, 2001). Estos análisis se abocan a evaluar el efecto que tendría sobre  $\lambda$ , cambios absolutos (sensibilidad) o relativos (elasticidad) en las diferentes entradas de la matriz ( $a_{ij}$ ). Los análisis de sensibilidad y elasticidad permiten identificar qué tan sensible es cada entrada matricial o tasa vital para el crecimiento poblacional. Por ello permiten evaluar el efecto que tendrían los cambios ambientales, o los diferentes tipos de manejo sobre la dinámica de la población al modelar cambios en las  $a_{ij}$  (de Kroon *et al.*, 1986; Menges, 1990; Caswell, 2001).

Por esta razón, los análisis prospectivos de sensibilidad y elasticidad son de gran utilidad para la conservación y el manejo de los recursos bióticos, ya que permiten proyectar cómo se modificaría la dinámica de la población (resumida en el valor de  $\lambda$ ) debido a perturbaciones realizadas en cada  $a_{ij}$ , y así analizar su dependencia funcional. Al utilizar estos análisis, tenemos la posibilidad de reconocer qué procesos demográficos y fases del ciclo de vida son de las que depende más fuertemente el valor de  $\lambda$  (de Kroon *et al.*, 1986; Menges, 1990; Silvertown *et al.*, 1993; Silvertown *et al.*, 1996; Ehrlén y van Groenendael, 1998; de Kroon *et al.*, 2000; Caswell 2001). Sin embargo, si nos basamos en el modelo determinístico, estos análisis no toman en cuenta la variación temporal y espacial en las tasas vitales que presentan las poblaciones naturales.

Los experimentos de respuesta de tabla de vida (ERTV) (Anexo I) son análisis retrospectivos (*sensu* Horvitz *et al.*, 1997), que permiten analizar el efecto que tiene la variación observada en cada tasa vital, temporal o espacial, sobre la dinámica poblacional (Horvitz *et al.*, 1997; Caswell, 2000, 2001). Son útiles para hacer comparaciones de dos o más conjuntos de datos (i.e. matrices de proyección poblacional) que hayan variado y que defieran ya sea espacial o temporalmente con el objetivo de conocer de qué entrada matricial o tasa vital dependió que  $\lambda$  se haya desviado de algún valor de referencia (i.e. un tratamiento o relativo a un control). Estos análisis descomponen la variación en el valor de  $\lambda$  en “contribuciones” (resultados de los ERTV) de las entradas matriciales que variaron y a su vez ocasionaron variación en  $\lambda$  (Caswell, 2000, 2001; Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Jiménez-Sierra *et al.*, 2010) en diferentes poblaciones o momentos en el tiempo.

En el Anexo I se presenta una explicación más detallada de cómo se construyen y se utilizan los modelos matriciales de proyección poblacional, los diferentes tipos de matrices que existen, la nomenclatura de su análisis y algunos detalles sobre los análisis prospectivos (de sensibilidad y elasticidad) y retrospectivos (ERTV).

## **1.2 DEMOGRAFÍA Y CONSERVACIÓN**

La conservación es una disciplina que busca estudiar y proteger la vida y su diversidad biológica, entendida esta última como la variedad de especies, comunidades biológicas, ecosistemas y la variabilidad genética dentro y entre las especies y poblaciones (Primack, 1993). Las acciones que se llevan a cabo para conservar la diversidad consideran a las poblaciones como las unidades básicas de manejo y conservación (Ruggiero *et al.*, 1994; Mace *et al.*, 2008).

La demografía es útil para la conservación porque a partir del análisis numérico de los parámetros demográficos de una población se puede acceder al conocimiento de ciertas propiedades biológicas relevantes de las mismas. Los resultados de un análisis demográfico utilizando matrices de proyección poblacional, por ejemplo, nos ayudan a comprender el comportamiento numérico actual y potencial de una población, y a la vez revelan aspectos fundamentales de los ciclos e historias de vida (Silvertown *et al.*, 1993; Crone *et al.*, 2011). Por ello, los análisis de elasticidad son útiles ya que permiten identificar las entradas matriciales ( $a_{ij}$ ) a las que el valor de  $\lambda$  es más sensible. Estos resultados se pueden usar como base para hacer recomendaciones de manejo que afecten precisamente a esas entradas y así asegurar el crecimiento ó mantenimiento de una población en el corto y largo plazo (de Kroon *et al.*, 1986; Silvertown *et al.*, 1993; de Kroon *et al.*, 2000; Caswell, 2000).

Sin embargo, el análisis de la variación de los procesos demográficos y de su importancia relativa entre poblaciones de la misma especie, revisado por Silvertown *et al.* (1996), sugiere que los valores de elasticidad de una sola población pueden ser una guía pobre para establecer medidas de manejo y conservación apropiadas, ya que en poblaciones que se encuentran en crecimiento, las elasticidades suelen indicar la fase del ciclo de vida o el proceso demográfico más importante que sustenta dicho crecimiento, mientras que en poblaciones que se encuentran en declive (que son en las que requiere implementar medidas de conservación) el proceso demográfico más importante (i.e. con mayores valores de elasticidad) es generalmente la supervivencia (de Kroon *et al.*, 2000). En este último caso, atender sólo al aumento y mantenimiento de la supervivencia claramente no sería suficiente para revertir el declive de la población, por lo que es fundamental complementar los resultados de elasticidad con otro tipo de consideraciones para diseñar estrategias de conservación (Silvertown *et al.*, 1993; Enright *et al.*, 1995; Silvertown *et al.*, 1996).

Una de estas consideraciones es analizar la variación de los procesos demográficos entre poblaciones de la misma especie a través del tiempo, pues de esta manera integramos la variabilidad (espacial y temporal) de las tasas vitales, y con ello, tenemos mayor probabilidad de identificar un patrón que nos permita determinar bajo qué condiciones las poblaciones aumentan su tasa de crecimiento poblacional y así establecer el proceso demográfico sobre el cual se debe poner más atención para aumentar  $\lambda$  (Silvertown., *et al.*, 1996; Zuidema *et al.*, 2007). Esto es especialmente importante en especies de larga vida, que generalmente presentan valores de  $\lambda$  cercanos a la unidad, donde es común que las mayores elasticidades se presenten en la permanencia de los organismos adultos, y ya que estas entradas matriciales generalmente tienen valores altos, es muy difícil aumentar su valor con nuestra intervención. Por ello es importante poner más atención en los procesos demográficos más variables, que serían más susceptibles de modificarse a través del manejo, (i.e. fecundidad y crecimiento), para lograr revertir las tendencias numéricas de una población que se encuentra en declive numérico (Silvertown *et al.*, 1996; de Kroon *et al.*, 2000).

Al hacer un análisis entre poblaciones de la misma especie podemos tener un panorama más general acerca de la tendencia que siguen los procesos poblacionales y la importancia relativa que adquiere cada uno (de manera temporal o espacial) a medida que aumenta o disminuye  $\lambda$ , lo que se puede lograr a través de evaluar las “contribuciones” de los experimentos de respuesta de vida (ERTV). A su vez, este análisis se puede complementar con los resultados de las elasticidades con el objetivo de identificar entradas matriciales que por tener un valor alto de elasticidad y contribuir de manera importante a la variación en  $\lambda$ , son fundamentales para explicar las diferencias en el comportamiento demográfico entre poblaciones y por ello, son de gran interés en términos de uso de recursos bióticos o conservación de las poblaciones (Martorell, 2007; Zuidema *et al.*, 2007; Schmidt *et al.*, 2011).

Una herramienta más que puede utilizarse con fines de manejo y conservación es la manipulación directa de las entradas de la matriz a través de simulaciones numéricas específicas, que busquen reflejar el efecto que tendrían diferentes escenarios demográficos o intervenciones de manejo (Olmsted y Álvarez-Buylla, 1993; Ehrlén y van Groenendael, 1998; Contreras y Valverde, 2002). Esto permitiría identificar la intensidad de la intervención necesaria para lograr resultados específicos y evaluar el efecto potencial de los principales factores de riesgo a los que se encuentran sometidas las poblaciones en condiciones naturales.

La información demográfica en general, puede utilizarse para brindar elementos que ayuden a categorizar a las especies bajo algún criterio de amenaza, lo que constituye el primer paso para promover su conservación y protección con base en datos cuantitativos (Mace y Lande, 1991; Contreras y Valverde 2002; Mace *et al.*, 2008).

### **1.2.1 CATEGORÍAS DE RIESGO**

El establecimiento de categorías de riesgo es un esfuerzo para proteger a las especies que, se considera, experimentan algún tipo de amenaza (Mace y Lande, 1991; Caswell, 2001). Sin embargo, no todas las clasificaciones establecen criterios cuantitativos para determinar el riesgo de extinción de alguna especie o población y más bien reflejan características propias del taxón, o la falta de conocimiento biológico para su inclusión en alguna categoría de riesgo específica (Mace, 1994). La utilidad del listado de especies amenazadas es mayor cuando la inclusión de un taxón en alguna categoría de riesgo se da utilizando criterios cuantitativos y no, como generalmente se realiza, a través de estimaciones cualitativas (Mace, 1994).

Desde el surgimiento de la primera lista de especies amenazadas a nivel global en los años 50 por parte de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) y su posterior popularidad en los años 70, las listas de especies amenazadas



se han modificado y adaptado con el objetivo de establecer criterios claros y científicamente respaldados para la clasificación de especies en alguna categoría de riesgo. Sin embargo, no fue sino hasta los años 80 cuando comenzó una labor seria de revisión del sistema de categorización de la IUCN y de sus criterios (Mace y Lande, 1991), lo que derivó en la identificación de tres categorías de riesgo: *vulnerable*, *en peligro* y *en peligro crítico*, definiendo los criterios de manera cuantitativa, intentando que reflejaran un incremento en el riesgo de extinción contra una escala de tiempo decreciente (Mace y Lande, 1991, Mace *et al.*, 2008).

Las listas de especies amenazadas o listas rojas de la IUCN son un esfuerzo de carácter global y los objetivos que persiguen son: a) proveer un índice global del estado de degradación de la biodiversidad y, b) identificar y documentar aquellas especies que requieren acciones de conservación de manera más urgente, con el propósito de que las tasas de extinción globales se reduzcan (IUCN, 2006). Debido a que la extinción ocurre a una escala global, estas listas se concentran sólo en la detección de los síntomas que llevan a una especie a extinguirse, ya que intentar considerar la multiplicidad de factores que podrían afectar el riesgo de extinción de manera regional o local sería un ejercicio imposible de simplificar y, debido la urgencia y necesidad de acciones en el corto plazo, no es una opción viable si se pretende cumplir con los objetivos arriba mencionados (Mace *et al.*, 2008).

En la actualidad el sistema de la IUCN se basa en la probabilidad de que las especies en una categoría de riesgo específica se extingan dentro de un intervalo de tiempo establecido si las condiciones que las amenazan prevalecen (Mace *et al.*, 2008). Los criterios de clasificación se basan en el tamaño poblacional, la fragmentación de las poblaciones y observaciones o proyecciones que muestren un declive en la abundancia de las especies. Los distintos niveles

de estos criterios son equiparables con el nivel de riesgo de extinción de cada categoría (Mace y Lande, 1991).

Los criterios cuantitativos actuales que establece la IUCN para evaluar el riesgo de extinción son los siguientes: A) alta tasa de disminución, B) área de distribución pequeña y/o en declive, C) tamaño poblacional pequeño y/o en declive, D) tamaño poblacional muy pequeño y E) análisis cuantitativo desfavorable. Las mediciones que se utilizan para evaluar a una especie en particular están estandarizadas para considerar las características biológicas de cada una, debido a que las diferencias en la historia de vida, la ecología y el comportamiento influyen de manera importante en el riesgo de extinción (Mace y Lande, 1991; Mace *et al.*, 2008).

Las listas nacionales de especies amenazadas, por otro lado, sí se concentran en identificar las posibles causas y consecuencias regionales y locales que llevan a que una especie o población se encuentre amenazada en su territorio. En el caso de México, el esfuerzo de clasificación de especies amenazadas comenzó a partir del establecimiento de la NOM-059-ECOL-1994 a la cual se le han hecho dos modificaciones, la NOM-059-ECOL-2001, y estando vigente en la actualidad la NOM-059-SEMARNAT-2010. La norma clasifica a los organismos en función del conocimiento biológico que se tiene de ellos hasta la actualidad y de los resultados de la aplicación de un método de evaluación de su riesgo de extinción (MER) que, a su vez, presenta condiciones particulares para anfibios, aves, hongos, invertebrados, mamíferos, peces y reptiles en el anexo normativo I y otras diferentes para plantas en el anexo normativo II (NOM-059-SEMARNAT-2010, 2010). El MER para plantas se basa en la evaluación de cuatro criterios independientes que son: A) amplitud de la distribución del taxón en México, B) estado del hábitat con respecto al desarrollo natural del taxón, C) vulnerabilidad biológica

intrínseca del taxón y D) impacto de la actividad humana sobre el taxón (NOM-059-SEMARNAT 2010, 2010).

También existen esfuerzos para regular el comercio de especies en el ámbito internacional, como es la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES por sus siglas en inglés), pero su reconocimiento e implementación recae en la soberanía que tiene cada país sobre sus recursos naturales (Mace *et al.*, 2008), por lo que las iniciativas locales son las que más influyen en la conservación efectiva de las especies.

La clasificación en alguna categoría de riesgo es útil para el manejo y conservación de las especies en cuestión, ya que son una señal de alarma acerca de la necesidad de tomar acciones a corto y mediano plazos para asegurar su permanencia en la naturaleza (Rodrigues *et al.*, 2006; Mace *et al.*, 2008). Aunque en algunas ocasiones y especialmente en taxones que proveen un bien económico o un estatus social particular, su inclusión en las listas de especies amenazadas de la IUCN o en listados nacionales ha provocado un declive aún más pronunciado de las poblaciones, ya que a medida que un recurso se percibe como menos abundante, su valor comercial o social aumenta y, por lo tanto, también su demanda (Courchamp *et al.*, 2006; Mace *et al.*, 2008). Este fenómeno se conoce como “efecto Allée antropogénico”, ya que la predisposición del ser humano a incrementar el valor de los bienes menos abundantes aumenta desproporcionadamente su tasa de explotación; a pesar de que el tiempo y el costo de la búsqueda se incrementen, el estatus social o el bien comercial que provee dicho bien se va incrementando conforme disminuye su abundancia, de tal manera que se financia su explotación y esto puede desembocar en su extinción (Courchamp *et al.*, 2006).

### 1.2.2 RAREZA

La rareza es una característica de una especie que generalmente se entiende como un sinónimo de una baja abundancia o de un área de distribución restringida (Esparza-Olguín, 2004), por lo que su estudio está relacionado directamente con el análisis de la abundancia y la distribución de las especies (Gaston, 1994). Otros autores han integrado una tercera característica en la definición de la rareza de las especies, que es la especificidad de hábitat (Rabinowitz, 1981).

La importancia del fenómeno de la rareza radica en comprender cuáles son las causas ecológicas y evolutivas que han llevado a que ciertas especies sean relativamente menos abundantes que otras o que tengan un área de distribución más restringida, tomando en cuenta que dichas características muchas veces son producto del efecto de una serie de variables ambientales, rasgos de historia de vida o factores determinísticos y estocásticos que se presentan naturalmente, sin intervención del ser humano (Esparza-Olguín, 2004).

Es claro que en cierto tipo de hábitats se presenta una alta incidencia de especies raras. Por ejemplo, se ha observado que en ambientes extremos (altos niveles de sequía, elevada frecuencia de disturbios y/o incidencia de temperaturas extremas) se presenta una mayor proporción de especies raras (Prober, 1992). Por otro lado, también influyen las características propias de cada taxón particular, como su plasticidad, tolerancia a cambios ambientales y formas de dispersión específicas (Rabinowitz *et al.*, 1986); las características reproductivas también se asocian con el nivel de rareza de las diferentes especies, como un alto porcentaje de semillas abortadas, de depredación de semillas, bajos niveles de fertilización, bajos porcentajes de germinación y serios problemas en el establecimiento de plántulas

relacionados con diferentes estrategias reproductivas y condiciones ambientales (Byers y Maegher, 1997; Esparza-Olguín *et al.*, 2002).

Esto ha llevado a algunos autores a proponer que entre las especies raras existen limitaciones demográficas inherentes, así como una fuerte influencia de las variables ambientales que, en conjunto, restringen la posibilidad de un aumento en la tasa de crecimiento poblacional. Por esta razón se considera que las especies raras son más susceptibles a los disturbios, tanto naturales como antropogénicos, ya que éstos pueden producir un efecto dramático en términos de la mortalidad, el crecimiento, la reproducción y el reclutamiento y, por lo tanto, pueden afectar la tasa de crecimiento poblacional e incluso provocar extinción local (Hubbell y Foster, 1986).

Si consideramos que la mayoría de las especies amenazadas son también especies raras, ya sea naturalmente o como producto de una disminución crónica de su abundancia y distribución por presiones humanas (Primack, 1993), el estudio de sus características demográficas, de su dinámica poblacional, de las tasas de natalidad, de mortalidad, de fecundidad y de sus estadios críticos del ciclo de vida son de suma importancia para el manejo y conservación de estas especies, ya que precisamente estas características son las que determinan que su abundancia sea baja y su área de distribución sea restringida (Lande, 1980; Menges, 1990; Schemeske *et al.*, 1994).

El posible uso que se le puede dar a los análisis demográficos que utilizan matrices de proyección poblacional en el estudio de la rareza es muy significativo, ya que permite proyectar y simular el futuro potencial de las poblaciones (Esparza-Olguín, 2004), proporcionando datos cuantitativos para su clasificación en alguna categoría de riesgo.

### 1.3 EL CASO DE LAS CACTÁCEAS

La familia Cactaceae comprende alrededor de 2000 especies nativas de América, que se distribuyen principalmente en las regiones áridas y semi-áridas (Bravo-Hollins y Sánchez-Mejorada, 1991). Se estima que en México existen alrededor de 660 especies circunscritas en 46 géneros, de las cuales el 78% (517) son endémicas del territorio (Hernández y Godínez-Alvarez 1994; Hunt, 1999; Ortega-Baes y Godínez-Alvarez, 2006). Muchas de estas especies están amenazadas o se encuentran en peligro de extinción y México es el país que presenta la mayor diversidad, el más alto número de endemismos y la mayor cantidad de especies amenazadas, ya que cerca del 42% de las especies presentes en el país se encuentran clasificadas bajo alguna categoría de riesgo según la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Hernández y Godínez-Alvarez, 1994; NOM-059-SEMARNAT-2010, 2010).

En la lista roja de la IUCN se encuentran más de 60 especies de cactáceas. En la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) aproximadamente 60 especies de cactáceas están incluidas en su Apéndice I que protege a las especies en peligro de extinción y que están sujetas al comercio internacional; mientras que en el Apéndice II, que regula el comercio internacional para las especies con bajo grado de amenaza, se encuentran todas las demás especies de esta familia Cactaceae excepto aquellas que se encuentran en el Apéndice I y los géneros *Pereskia* spp, *Pereskopsis* spp y *Quiabentia* spp (Hunt, 1999; Godínez-Alvarez y Ortega-Baes, 2007, CITES, 2013).

En términos demográficos, las cactáceas se caracterizan por tener una tasa lenta de crecimiento a nivel individual y poblacional, un ciclo de vida muy prolongado y una alta vulnerabilidad en los primeros estadios del desarrollo (Nobel, 1986; Hernández y Godínez-Alvarez, 1994; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998; Ruedas *et al.*, 2000; Martínez-

Berdeja y Valverde, 2008). Estas características son una consecuencia de haber evolucionado en ambientes estresantes que, en el caso de las cactáceas, se distinguen por su baja disponibilidad de agua, una intensa radiación solar y grandes fluctuaciones de temperatura en el transcurso del día (Godínez-Alvarez *et al.*, 2003). Estos factores limitan el crecimiento de sus poblaciones, ya que disminuyen la germinación de semillas y el establecimiento y crecimiento de las plántulas (Jordan y Nobel, 1981; Franco y Nobel, 1989; Bowers, 1997; Godínez-Alvarez *et al.*, 2003; Valverde *et al.*, 2004; Esparza-Olguín *et al.*, 2005). En las poblaciones de cactáceas, estos procesos tienden a presentarse durante temporadas relativamente favorables, o bien en sitios específicos con condiciones ambientales adecuadas (Godínez-Alvarez *et al.*, 1999; Bowers, 2000; Valverde *et al.*, 2004).

Los micrositos que generalmente se identifican como “adecuados” o “sitios seguros” para la germinación y el establecimiento de las cactáceas son, por ejemplo, aquellos sitios que se encuentran bajo la influencia de la sombra que producen otras plantas o rocas, que por esta razón se denominan “nodrizas” (Jordan y Nobel, 1981; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Alvarez *et al.*, 2003), ya que la sombra que proyectan las nodriza amortiguan las fluctuaciones extremas en las variables ambientales, brindando protección a las plántulas y semillas contra la variación ambiental rigurosa e impredecible que impera en los ambientes donde viven (Jordan y Nobel, 1981; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

El fenómeno de nodricismo se define como el reclutamiento y establecimiento no azaroso de los individuos de una especie bajo la copa de otras especies de plantas perennes en una comunidad (Cody, 1993); sin embargo también las rocas y otras pequeñas irregularidades micro-topográficas pueden funcionar como “nodrizas abióticas”, ejerciendo el mismo efecto

(Peters *et al.*, 2008). El nodricismo se presenta con mucha frecuencia en los ecosistemas áridos y semi-áridos, lo que se evidencia en la estructura espacial de la vegetación: por un lado se presentan áreas cubiertas de vegetación en los que varias especies coexisten y, por el otro, espacios abiertos con condiciones ambientales más extremas donde pocas especies pueden sobrevivir (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000), dando lugar a un paisaje a manera de parches.

Bajo la sombra que generan las nodrizas se reduce la radiación solar directa (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998), así como el intervalo de fluctuación en la temperatura a nivel del suelo en el transcurso del día (Franco y Nobel, 1989), la tasa de transpiración (Nobel, 1988) y el riesgo de depredación que experimentan las plántulas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Asimismo, la menor insolación aumenta la humedad relativa del suelo (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998) y la concentración de nitrógeno en el suelo cercano a la planta nodriza también puede ser mayor (Franco y Nobel, 1989), lo que incrementa la probabilidad de germinación, establecimiento y crecimiento de las cactáceas asociadas.

Sin embargo la presencia de una nodriza también puede afectar negativamente el establecimiento y el crecimiento de las cactáceas asociadas, ya que la menor radiación solar puede reducir la tasa fotosintética (Franco y Nobel, 1989; Martínez-Berdeja y Valverde 2008) y la competencia con la planta nodriza puede reducir la disponibilidad de agua (Yeaton, 1978; Franco y Nobel, 1989; Mandujano *et al.*, 2002). Así, las condiciones bajo una nodriza son benéficas o perjudiciales dependiendo de las características del medio, la cercanía de la plántula a su nodriza (Franco y Nobel, 1989), la orientación en la que se establezca bajo su copa (Valiente- Banuet y Ezcurra, 1991; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000; García y Mandujano, 2010), el nivel de recursos disponible, las relaciones filogenéticas y las



condiciones ambientales en las cuales evolucionaron las especies que participan en dicha asociación (Valiente-Banuet *et al.*, 2006).

La asociación nodriza-plántula se ha demostrado para varias especies de cactáceas (e. g. *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. macrocephala*, *N. mezcalensis*, *Carnigea gigantea*, *Cephalocereus hoppenstedtii*, *Lophocereus schottii*, *Trichocereus atacamensis*, *Coryphantha pallida*, *Mammillaria casoi*, *M. colina* – Turner *et al.*, 1966; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Suzán *et al.*, 1996; Esparza-Olguín *et al.*, 2002) y se ha observado que, cuando se presenta, efectivamente favorece el establecimiento, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008; y referencias en Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

Sin embargo, los efectos de los diferentes factores involucrados en la asociación de las cactáceas con sus nodrizas permanecen confusos, ya que en experimentos de campo es difícil separar el efecto que tiene la sombra sobre la supervivencia y el crecimiento de las plántulas, de aquel producido por el tipo de suelo, la humedad relativa, la disponibilidad de nutrientes, la temperatura o la evaporación (Martínez-Berdeja y Valverde, 2008), la pendiente del terreno (Ruedas *et al.*, 2006), la morfología de la planta nodriza (Mandujano *et al.*, 2002) y la morfología de su protegido (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008). Por ello, es importante reconocer que el efecto que tienen las nodrizas es multifactorial, por lo que las consecuencias que generen dependerán de las condiciones en las que se encuentren los individuos al interior de la población (Miquelajauregui y Valverde, 2010) y de las características fisiológicas y morfológicas que presenten las especies que participan en la asociación (Callaway, 1998; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008).

Debido a que la germinación de semillas en las cactáceas es un proceso que se encuentra limitado de manera temporal, presentándose generalmente en periodos donde hay mayor precipitación y, de manera espacial en sitios donde hay mayor humedad, disponibilidad de recursos y protección contra depredadores, la posibilidad de formar un banco de semillas en el suelo tiene una relevancia ecológica muy importante pues cuando las semillas permanecen en el suelo por un periodo prolongado se incrementa la probabilidad de que experimenten condiciones favorables que les permitan germinar y establecerse (Bowers, 2000; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Rojas-Aréchiga y Batis, 2001). El banco de semillas es relevante cuando lo relacionamos con una mayor capacidad de recuperación de las poblaciones después de un disturbio, o con el amortiguamiento de la capacidad reproductiva cuando ésta se ve disminuida (Bowers, 2000).

La presencia de bancos de semillas en el suelo se ha comprobado en pocas especies de cactáceas, y en general se piensa que la mayoría de las especies de esta familia forman bancos de semillas de muy corto plazo o no los forman (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001). La presencia de un banco de semillas se ha reportado para *Ferocactus wislizeni* (18 meses), *Stenocereus griseus* (cuatro meses), *Echinocactus platyacanthus* (banco aéreo anual y efímero en el suelo); y mientras que para *Opuntia rastrera* y *Opuntia lindheimeri* se ha observado que el porcentaje de germinación aumenta con el almacenamiento en condiciones controladas, además de que la testa de las semillas de ambas especies suele requerir escarificación para germinar, lo que se ha tomado como evidencia para sugerir la posible formación de un banco de semillas de manera natural (Potter *et al.*, 1994; Mandujano *et al.*, 1997; Bowers, 2000; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

Los procesos de germinación, establecimiento, crecimiento y supervivencia moldean el comportamiento demográfico de las poblaciones (Jordan y Nobel, 1981; Valiente-Baunet y Ezcurra, 1991), lo que se refleja en el tamaño poblacional, la estructura de edades o tamaños y en el patrón de distribución (García-Naranjo y Mandujano, 2010). Por ello, estos procesos determinan la dinámica de las poblaciones y su viabilidad a largo plazo (Godínez-Alvarez *et al.*, 1999; Valverde *et al.*, 2004; Esparza-Olguín *et al.*, 2005) y estudiarlos sin duda ayudará en el diseño de planes de conservación y ofrecerá una herramienta con la cual evaluar el estado de conservación de especies de cactáceas poco conocidas, como es el caso de la especie que aquí nos ocupa, *Ferocactus haematacanthus* (Salm-Dyck) Bravo.

#### **1.4 OBJETIVOS**

El objetivo general de este trabajo es estudiar la demografía de la especie rara *Ferocactus haematacanthus* (Salm-Dyck) Bravo para evaluar su estado de conservación e identificar los principales factores de riesgo en dos de sus poblaciones en la región de Tehuacán.

##### Objetivos particulares

- Describir la estructura poblacional de *Ferocactus haematacanthus* en dos poblaciones de estudio (Morelos Cañada y Santiago Nopala) para inferir diferencias en sus procesos demográficos.
- Evaluar los parámetros demográficos específicos de cada categoría de tamaño de 2010 a 2011, en las dos poblaciones de estudio, con el objeto de estimar su tasa de crecimiento poblacional.
- Identificar la contribución de los diferentes parámetros y procesos demográficos a la dinámica de la población para determinar la contribución relativa de cada uno de ellos en el mantenimiento de la población.

- Conocer la dinámica de los estadios tempranos (germinación de semillas y establecimiento de plántulas) y a la vez coadyuvar a la conservación de las poblaciones de estudio por medio de la realización de experimentos de germinación e introducción de individuos al campo.

## 2. SISTEMA DE ESTUDIO

### 2.1 ESPECIE EN ESTUDIO

*Ferocactus haematacanthus* (Salm-Dyck) Bravo, es una planta de tallo simple con crecimiento barriliforme a columnar de color verde oscuro. El tallo puede medir de 30 a 70 (-120) cm de alto y 38 a 50 cm de diámetro. Presenta de 13 a 27 costillas, de margen agudo y ocasionalmente sinuadas; las areolas elipsoides están distribuidas aproximadamente cada cuatro centímetros en plantas jóvenes y son convergentes en plantas adultas. Las espinas presentan un color rojizo en la base y el ápice amarillo; las radiales son aciculares mientras que las centrales son ligeramente aplanadas, anuladas, subuladas, rectas y rígidas. La flor mide de 5.9 a 7 cm de largo, es de color rojo carmín, infundibuliforme, y con pericarpelo cubierto por brácteas ligeramente carnosas. Los frutos miden de 2.2 a 3.5 cm de largo y 1.8 a 3.4 cm de ancho, de forma elipsoide a globosa, de color púrpura, cubiertos por brácteas carnosas, y de pulpa jugosa de color rojo a púrpura. Las semillas miden de 1.4 a 1.9 mm de largo, y son piriformes, negras, con testa faveolada, sin micro relieve. Esta planta florece entre marzo y mayo y fructifica entre julio y noviembre (Arias *et al.*, 1997) (Figura 1).

*F. haematacanthus* es endémica de la región de Tehuacán, y se distribuye en las zonas altas que limitan el Valle de Tehuacán. Se le encuentra principalmente en la Sierra de Tecamachalco (J. Reyes Santiago Com. Pers., 2010), la Sierra de Tehuacán, Sierra de Zapotitlán y lomeríos aledaños. Habita en matorrales xerófilos de alta elevación entre los 1800 y los 2400 m snm., en suelos calizos poco profundos (Arias *et al.*, 1997). Al tipo de vegetación en el que se presenta *F. haematacanthus* se le ha llamado “mexical” (sensu Valiente-Banuet *et al.*, 2007), matorral rosetófilo sub-montano o matorral xerófilo sub-montano.

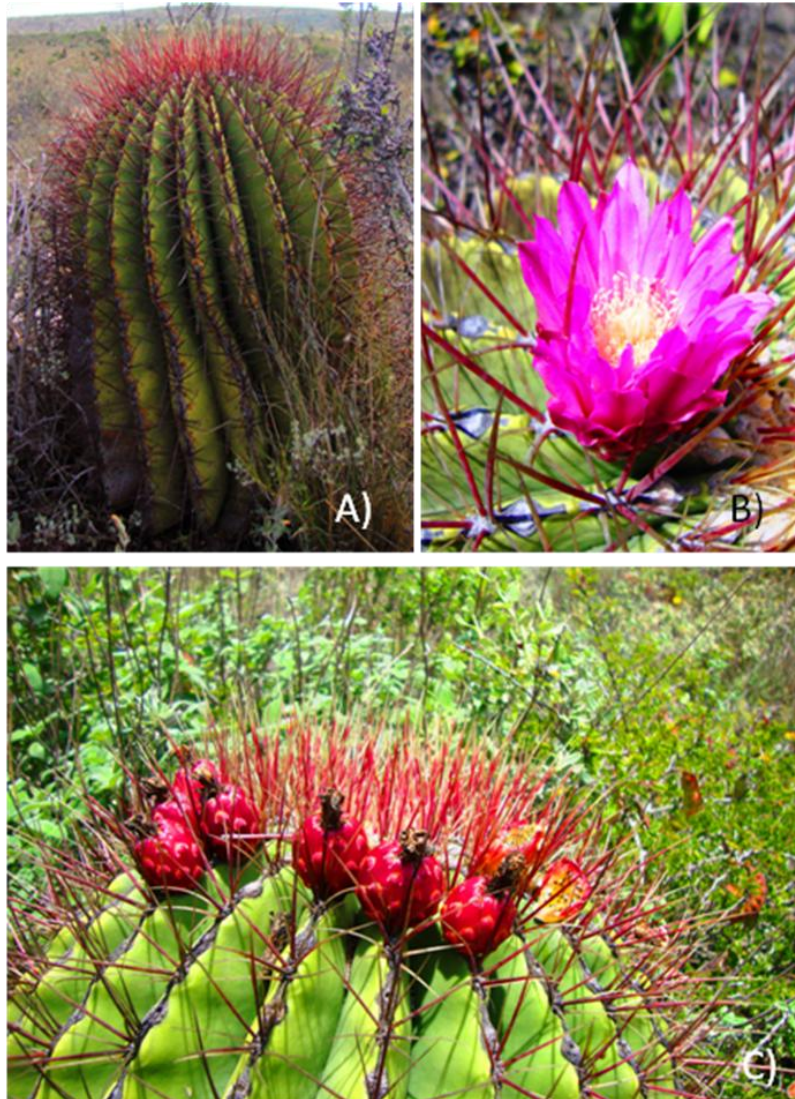


Figura 1. *Ferocactus haematacanthus* (Salm-Dyck) Bravo. A) planta solitaria, B) flor y C) frutos.

Fotos: Benito Fco. Vázquez Quesada.

En el Herbario Nacional de la Universidad Autónoma de México (MEXU) se tienen registradas seis localidades donde fueron colectados individuos de esta especie. Todos los sitios de colecta se localizan en el estado de Puebla, en los municipios de Tecamachalco al SE de San José Tzuuapan, Atexcal al N de Santiago Nopala, Atenayuca al SO de Cacaloapan, Zapotitlán Salinas al SE de Santiago Xochiltepec, Quecholac al S de San José Tzuuapan y en Cañada Morelos al SE de Morelos Cañada.

El mapa de distribución geográfica de *F. haematacanthus* (Fig. 2) ilustra dos conceptos utilizados por la IUCN para definir el intervalo de distribución geográfica de esta especie: la extensión de la presencia, que se define como el área de menor tamaño que abarca dentro sus límites todos los sitios conocidos, inferidos o proyectados de presencia de la especie, y el área de ocupación que corresponden a los sitios donde se le encuentra (Mace, *et al.*, 2008). Este mapa fue generado y utilizado por la IUCN para definir el estado de conservación de *F. haematacanthus* durante la última reunión de trabajo (2010) donde se evaluaron algunas especies de cactáceas (T. Valverde, com. pers.).



Figura 2. Extensión de la presencia (área en rojo) y área de ocupación (puntos verdes) de *Ferocactus haematacanthus* (Fuente: IUCN, 2010).

*F. haematacanthus* fue clasificada en la NOM-059-ECOL-1994 como “rara”. Sin embargo en la NOM-059-SEMARNAT-2010 se describe como “sujeta a protección especial”. Este cambio en la clasificación se debe a que la categoría de especie “rara” desapareció de la

norma oficial mexicana, debido a que no se encuentra bien definida en términos de las necesidades de conservación asociadas y a que realmente no se sabe mucho acerca de su biología ni de sus niveles de amenaza.

En las listas de la IUCN *F. haematacanthus* anteriormente también estaba catalogada como especie rara (IUCN, 1997 en Gutiérrez-García, 2007) y en la actualidad, esta especie se encuentra enlistada en la categoría de “Least concern” o preocupación menor (IUCN, 2012), pues no existen evidencias de un mayor nivel de riesgo hasta la fecha. En la lista de CITES solo figura en el apéndice II (Hunt, 1999; CITES, 2013) que se encarga de proteger el comercio de especies con bajo nivel de amenaza.

## **2.2 SITIOS DE ESTUDIO**

El Valle de Tehuacán es una zona que presenta una alta diversidad de cactáceas y otras plantas suculentas (Zavala-Hurtado, 1982). Es de importancia particular desde el punto de vista fitogeográfico para la familia Cactaceae pues se ha propuesto como centro de origen del género *Ferocactus* y de muchos otros géneros y especies de cactáceas (Taylor y Clark, 1983; Dávila *et al.*, 2002; Cota-Sánchez, 2008).

Las localidades en las que se llevó a cabo el estudio demográfico de *F. haematacanthus* se encuentran en los municipios de Cañada Morelos y Juan N. Méndez (Figura 3), en el estado de Puebla, México. Ambas localidades se encuentran en las zonas altas que limitan el Valle de Tehuacán (> 2000 m snm) y están fuera del polígono de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán (RBT-C).

La población de Cañada Morelos se ubica aproximadamente a cuatro kilómetros al sureste del poblado de Morelos Cañada, y en este trabajo, esta población de estudio se designó como MC.



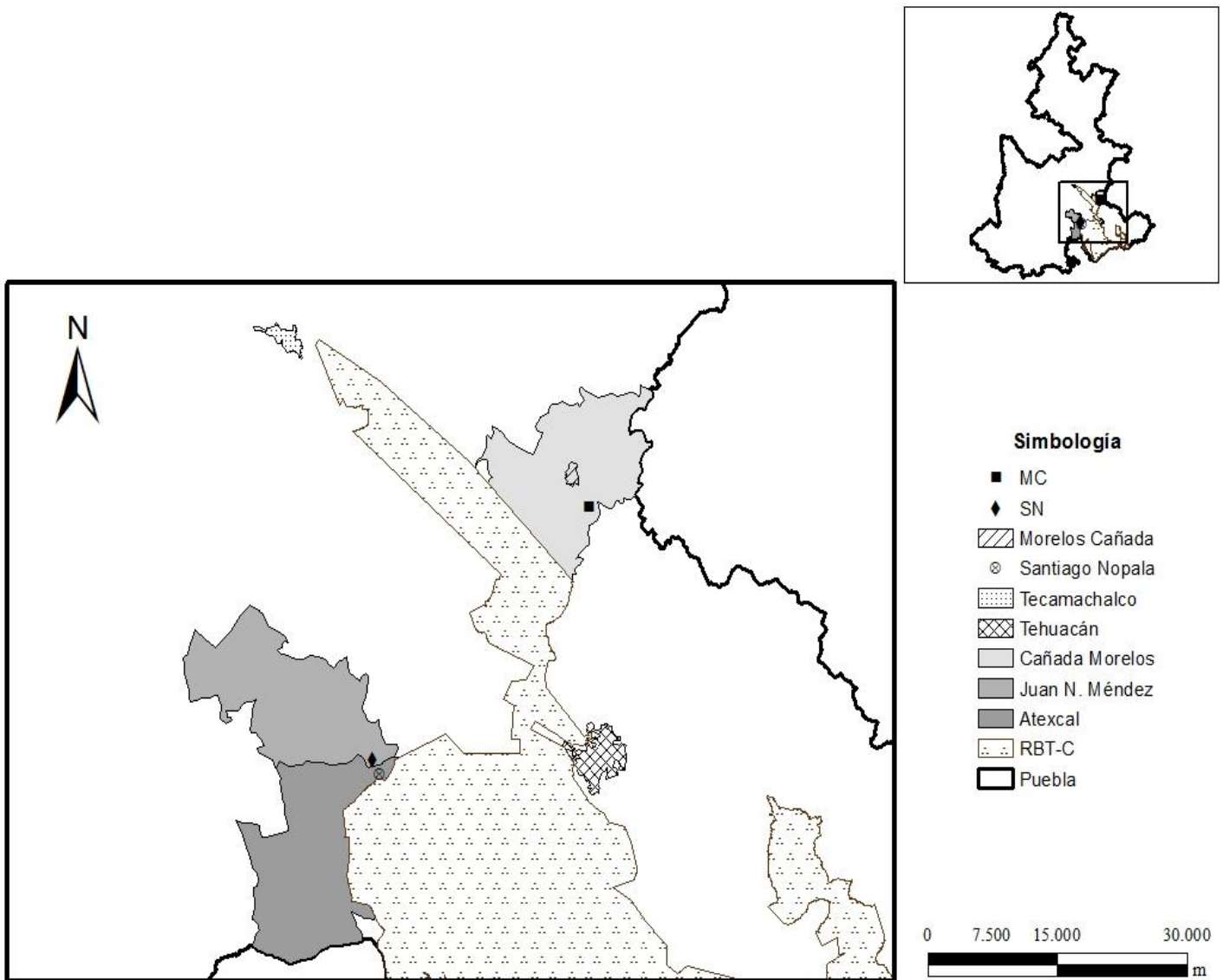


Figura 3. Ubicación de los sitios de estudio: MC y SN en relación a las poblaciones humanas y a las ciudades más importantes cercanas a ellas. Se muestran los polígonos de los municipios donde se encuentran las poblaciones de estudio y también el polígono de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

A la población de MC se llega siguiendo la carretera 692 con dirección a Azumbilla y Tehuacán.

La población ubicada en el municipio de Juan N. Méndez, se ubica al norte del poblado de Santiago Nopala (en el Municipio de Atexcal). Este poblado se encuentra dentro del polígono de la RBT-C, sin embargo nuestra muestra de *F. haematacanthus* se encuentra fuera de la RBT-C (Figura 3). Para llegar a Santiago Nopala se debe de tomar la desviación hacia

Atexcal, sobre la carretera 150 Tehuacán-Oaxaca, pasando por el poblado de San Bartolo Teontepec. En este trabajo, a esta población de estudio se le designó como SN.

El sitio de estudio de MC (N 18° 42' 24.65" y O 97° 24' 04.33") (Figura 4A) está situado a una altitud de 2300 - 2400 m snm. La precipitación anual en la zona es de 376.5 mm y la temperatura media anual es de 13.4 °C (CONAGUA, 2010; Estación climatológica Cañada Morelos). El clima es BS<sub>1</sub>kw(w)igw", semiseco a templado con lluvias en verano (García, 2004), el suelo es derivado de rocas calizas, poco profundo, con afloramientos de roca madre. La pendiente del terreno es, en promedio, de 24.7° ± 8.7 d. e. El área de estudio que se recorrió en esta localidad fue de aproximadamente 41 ha. Este sitio tiene una vegetación tipo matorral rosetófilo sub-montano, en la que los elementos fisionómicos importantes son *Agave potatorum*, *Agave macroacantha*, *Lippia graveolens*, *Yucca periculosa*, *Salvia thymiodes* siendo dominante *Dasyllirion serratifolium* y *Quercus sebifera* (Valiente-Banuet, *et al.*, 2000). En esta localidad observamos prácticas extractivas de mármol, que es abundante en la zona.

El sitio de estudio de SN (N 18° 27' 59.80" y O 97° 38' 48.05") (Figura 4B) está situado a una altitud de 2350 - 2450 m snm. La estación climatológica más cercana al sitio de estudio es la de Cacaloapan, la cual se encuentra aproximadamente a 14 km al Noreste de SN a una altitud de 1900 m snm, según los datos de ésta estación climatológica, el tipo de clima es semiseco a templado con lluvias en verano: BS<sub>1</sub>kw(w)g(i)w" (Valiente-Banuet, 1991), con una precipitación anual de 547.6 mm y una temperatura media anual de 17.3 °C (CONAGUA, 2010). El suelo en SN es derivado de rocas calizas, poco profundo, con afloramientos de roca madre. La pendiente del terreno en promedio es de 12.6° ± 2.5 d. e. El área de estudio que se recorrió en esta localidad fue de aproximadamente 29 ha. El tipo de vegetación es un matorral de arbustos esclerófilos perennifolios sin espinas (Mexical, *sensu* Valiente-Banuet *et al.*,

2000), con presencia de *Agave potatorum* y *Yucca periculosa*, siendo el elemento dominante *Brahea nitida*. El tronco y las hojas de esta palma se utilizan localmente como material para construcción de viviendas, techos, graneros o corrales (obs. pers.).

En SN se observó que los tallos y frutos de individuos de *F. haematacanthus* se utilizan como fuente de humedad para el ganado caprino y los burros que habitan en la zona. Lo que implica que los pastores corten el tallo, despojándolo de sus espinas, para que el ganado pueda acceder al parénquima. Esta práctica también se ha descrito para otras cactáceas barriliformes como *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus histrix* (del Castillo y Trujillo, 1991; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007) y es particularmente frecuente para *F. haematacanthus* en esta zona (Figura 5).



Figura 4. Aspecto general de los sitios de estudio de las poblaciones estudiadas de *F. haematacanthus* en el Valle de Tehuacán, Puebla, México. A) Morelos Cañada, al fondo se observa la ladera de la cañada donde se realizó el estudio demográfico, así como algunos individuos de *Dasyliirion serratifolium* y *Quercus sebifera* especies dominantes de este sitio. B) Santiago Nopala, se muestra el palmar de *Brahea nitida*, así como la roca madre expuesta, muy común en este sitio de estudio. Fotos: Benito Fco. Vázquez Quesada.



Figura 5. Daño ocasionado por la corta de tallos efectuada por los pastores para la alimentación e hidratación de ganado (cabras y burros) sobre el tallo de *F. haematacanthus* en la población de Santiago Nopala.

Foto: Benito Fco. Vázquez Quesada

## **3. MÉTODOS**

### **3.1 TRABAJO DE CAMPO**

#### **3.1.1 MUESTREO Y DENSIDAD POBLACIONAL**

Para obtener la densidad de las poblaciones y sus parámetros demográficos (crecimiento, supervivencia y fecundidad) se marcó y se siguió a lo largo un año una muestra de individuos de cada población. Para esto, se recorrieron las zonas de estudio, abarcando aproximadamente 41 ha en MC y 29 ha en SN. Se etiquetaron todos los individuos encontrados, que fueron 145 en MC y 83 en SN. A cada individuo se le asignó un número consecutivo, y se registró su geo-localización con un sistema de posicionamiento global (Global Positioning System, GPS, por sus siglas en inglés). El área de estudio y la densidad de individuos se calcularon de manera aproximada a partir de polígonos digitales de área, utilizando una imagen digital del área muestreada (Google Earth, <http://www.daftlogic.com/projects-google-maps-area-calculator-tool.htm>). Se generaron 10 polígonos para MC y siete para SN; con la información de dichos polígonos y la geo-localización de las plantas se calculó la densidad promedio (individuo/100 m<sup>2</sup>) y una medida de error asociada a la medida de densidad para cada población. La toma de los datos demográficos comenzó en abril-mayo del 2010 y finalizó en mayo de 2011 para ambas localidades.

#### **3.1.2. VARIABLES REGISTRADAS**

A cada individuo se le midió su longitud total, con ayuda de un flexómetro, el número de costillas y el número de estructuras reproductivas, señalando si estas eran meristemas florales, botones florales, flores, cicatrices florales o frutos. Al cabo de un año los individuos sobrevivientes se re-localizaron con ayuda de un mapa de distribución construido a partir de los datos de geo-localización y se les volvieron a tomar las mismas medidas. El muestreo se realizó en la misma época en ambos años (secas) con el objetivo de disminuir el error

asociado a la medición de la altura con el nivel de hidratación de los tallos (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007), de manera que consideramos que el incremento en altura entre ambos años fue debido al crecimiento. De esta manera, fue posible estimar la tasa de crecimiento de cada individuo y la probabilidad de transición de una categoría a otra en un intervalo de tiempo de un año. Además, contamos con registros de supervivencia y reproducción de cada individuo.

### **3.1.3 EXPERIMENTOS DE GERMINACIÓN Y DE SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS**

Se llevaron a cabo dos experimentos de germinación, uno en laboratorio y otro en campo, además de un experimento de introducción de plántulas al campo, con el objetivo de estimar el porcentaje de germinación de semillas y la supervivencia y el crecimiento de plántulas en condiciones naturales. Los experimentos de campo únicamente se realizaron en la población de MC.

Para el experimento de germinación en laboratorio se utilizaron 450 semillas elegidas al azar de diez frutos, e igual número de plantas (MC = 7 frutos; SN = 3 frutos) que se colectaron en mayo de 2011. El experimento se llevó a cabo en cámaras de ambientes controlados a una temperatura constante de 25° C con fotoperiodo de 12/12 luz y oscuridad. Se colocaron 15 cajas Petri, cada una con 30 semillas sobre un puente de papel filtro humedecido con agua destilada. La germinación se registró diariamente y se estimó el porcentaje final de germinación al cabo de un mes.

El experimento de germinación en campo se montó el 7 de julio de 2011, al inicio de la época de lluvias, e incluye un factor: tipo de micrositio, con tres niveles que difieren en términos de intensidad luminosa: bajo una planta nodriza (N), al lado de una roca nodriza (R) y radiación solar directa en sitios expuestos (E). Las variables de respuesta analizadas fueron la

germinación y la supervivencia de plántulas germinadas. En total se sembraron 1500 semillas seleccionadas al azar, 500 por cada tipo de micrositio, con 10 repeticiones de 50 semillas cada una. Todas las repeticiones de este experimento se colocaron en una orientación norte, debido a que es la que recibe menor radiación solar durante la temporada de lluvias. Este experimento de germinación en campo se realizó para establecer si la germinación de semillas y la supervivencia de las plántulas difieren significativamente dependiendo del micrositio en el que se encuentran. Las semillas fueron obtenidas de un total de 20 frutos maduros (e igual número de plantas), colectados en mayo de 2011 en ambas poblaciones de estudio (MC = 12 frutos; SN = 8 frutos).

La germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas generadas en este experimento se registraron cada 15 días durante los primeros tres meses, posteriormente se realizó un registro mensual hasta el sexto mes de haber iniciado el experimento y después cada tres meses hasta completar un año, con un total de once registros. Se calculó la probabilidad de germinación y ésta fue incorporada en el cálculo de la fecundidad, utilizando el método mecanicista, que se describe más adelante (sección 3.2.3).

El experimento de introducción de plántulas al campo se montó el 7 de julio de 2011 y terminó en julio de 2012. Incluye dos factores experimentales: estadio de desarrollo de las plántulas y tipo de micrositio, con el objetivo de reconocer si existen diferencias en la supervivencia de las plántulas debidas a su edad y a si presentan espinas o no, además del tipo de micrositio donde se encuentran. De un total de 300 plántulas, 60 tenían dos meses de edad y presentaban espinas al momento de plantarlas (G) y las 240 restantes tenían un mes de edad y no presentaban espinas al momento de plantarlas (P). Estas 300 plántulas se plantaron en dos tipos de micrositos: 1) sitios abiertos fuera de la influencia de sombra de los arbustos, a



los cuales se les denominó expuesto (E), 2) sitios protegidos, bajo la influencia de la sombra de los arbustos, a los cuales se les denominó nodriza (N). Las plántulas G fueron plantadas en grupos de cinco con seis repeticiones por tratamiento (30 plántulas para E y N respectivamente). Las plantas P fueron plantadas en grupos de diez con 12 repeticiones para ambos tratamientos (120 plántulas para E y N respectivamente). Las variables de respuesta analizadas fueron la supervivencia y el crecimiento promedio de las plántulas, tomando en cuenta ambos factores.

La supervivencia de las plántulas introducidas se registró con la misma frecuencia que en el experimento de germinación en campo descrito anteriormente. La medida del crecimiento en altura de las plántulas fue obtenida como un promedio por cuadro del crecimiento de las plántulas sobrevivientes, para lo cual, se hicieron siete registros mensuales a lo largo de un año a partir del cuarto mes después de la siembra. Las medidas de la altura de las plántulas se obtuvieron con ayuda de un vernier digital.

Los resultados de los experimentos de germinación de semillas y de supervivencia de plántulas se analizaron con modelos lineales generalizados (GLM por sus siglas en inglés), con el objetivo de reconocer si existen diferencias significativas en la germinación o supervivencia con relación a los diferentes niveles del factor micrositio, así como del edad o estadio de desarrollo de las plántulas introducidas. Por otro lado, los resultados del crecimiento promedio de las plántulas introducidas al campo, se analizaron con un ANOVA, con el objetivo de identificar si existen diferencias significativas en el crecimiento de las plántulas respecto al micrositio y a su edad o estadio de desarrollo.

La tasa de crecimiento promedio de las plántulas P se utilizó para estimar la permanencia y transición de la categoría pl, utilizando el método de Enright y Odgen (1979) que se describe posteriormente en la sección 3.2.2.

### **3.2 CONSTRUCCIÓN DE LAS MATRICES DE PROYECCIÓN POBLACIONAL**

Las matrices de proyección poblacional se construyeron tomando en cuenta la categoría de los individuos (definidas según su altura) en el tiempo  $t$  (abril-mayo 2010) y el tiempo  $t_{+1}$  (mayo 2011). La matriz contiene las probabilidades de transición y las contribuciones promedio de cada categoría de la población durante el intervalo de tiempo del estudio (un año). Las entradas de fecundidad ( $F$ ), crecimiento ( $G$ ) y permanencia ( $S$ ) se estimaron a partir de los datos demográficos y de los resultados de los experimentos de campo anteriormente descritos, para más detalles de cómo se construyen las matrices de proyección poblacional ver el Anexo I.

#### **3.2.1 CATEGORÍAS DE TAMAÑO**

Las categorías de tamaño se definieron a partir de la longitud total de los individuos (Tabla 1). Además se incluyó una categoría de semillas (sem), ya que en el experimento de germinación en campo se observó que algunas semillas germinaron después de haber permanecido viables en el suelo durante un año, por lo que ésta es una evidencia de la existencia potencial de un banco de semillas en el suelo de manera natural.

Las categorías de tamaño se establecieron considerando que es necesario tener una muestra representativa de individuos en cada una para poder hacer estimaciones robustas de los destinos demográficos, por lo que se buscó formar cada categoría con un número mínimo de diez individuos (Tabla 1). A partir de la delimitación de las categorías y del número de individuos en cada una de ellas se describió la estructura de la población en el tiempo  $t$ .

Tabla 1. Categorías de tamaño elegidas para modelar el comportamiento demográfico de *F. haematacanthus*. Se muestran las abreviaturas utilizadas para cada categoría así como su condición reproductiva y el número de individuos por categoría ( $n_i$ ) y totales para el año 2010.

Categoría	Abreviatura	Altura (cm)	Reproducción	MC ( $n_i$ )	SN( $n_i$ )
Semilla	sem	0	No	0	0
Plántula	pl	0.1–1	No	6	0
Joven	j	1.1 – 10	No	12	8
Adulto 1	a1	10.1 – 35	Sí	18	28
Adulto 2	a2	35.1 – 50	Sí	33	13
Adulto 3	a3	50.1 – 75	Sí	53	23
Adulto 4	a4	> 75	Sí	23	11
Total				145	83

La estructura poblacional observada en el año 2010 y la esperada (i.e. la estructura estable de tamaños a la que converge la matriz de proyección poblacional) se compararon con una prueba de  $G$  para saber si la distribución de frecuencias diferían significativamente entre sí y entre una localidad a otra (Zar, 2010).

### 3.2.2 PROBABILIDAD DE SUPERVIVENCIA, TRANSICIÓN Y CRECIMIENTO

Las probabilidades de supervivencia y crecimiento se obtuvieron siguiendo el destino (permanencia, crecimiento o muerte) de todos los individuos muestreados de ambas poblaciones. Con ello se determinó qué proporción de individuos transitó, permaneció o murió de cada categoría, las cuales se integraron como probabilidades a la matriz de proyección poblacional.

En unos cuantos casos no se observaron transiciones de una categoría a la siguiente (MC:  $a_{a1,j}$  y  $a_{a4,a4}$ ; SN:  $a_{a1,j}$  y  $a_{a4,a3}$ ), por lo que tuvieron que ser estimadas a partir de la tasa de crecimiento promedio anual de los individuos de dichas categorías, utilizando el método descrito por Enright y Odgen (1979), que considera que la tasa de crecimiento y la supervivencia de los individuos de la categoría de interés se mantienen constantes a través del tiempo. Con este procedimiento, la tasa de crecimiento promedio anual de cada categoría se

suma al valor del intervalo inferior de la categoría  $x$  y con ello se estima cuántos años ( $t_a$ ) tardaría un individuo de la categoría  $x$  en pasar a la categoría inmediata superior ( $x + 1$ ). La probabilidad de transición ( $Pt$ ) se calcula como  $1/t_a = Pt$ .

Por otro lado, la probabilidad de permanencia en la misma categoría se calcula como  $1 - Pt$ . Los valores de  $Pt$  y  $1 - Pt$  se multiplican por la probabilidad de supervivencia de la categoría  $x$  para obtener el valor final de las entradas en la matriz de proyección poblacional.

En vista de que no se observaron muchos individuos de la categoría de plántulas (MC = 6 y SN = 0, Tabla 1), la permanencia y la transición de esta categoría se estimaron con el método mencionado anteriormente, usando la tasa de crecimiento promedio y la supervivencia de las plántulas P en ambas condiciones (E y N) obtenida en el experimento de supervivencia y crecimiento de plántulas introducidas al campo. Los valores de permanencia y transición ( $a_{pl,pl}$  y  $a_{j,pl}$ ) calculados se asignaron por igual a la matriz de proyección poblacional de ambas poblaciones, ya que el experimento sólo se llevó a cabo en MC.

Además de estimar el crecimiento en términos de la probabilidad de transición de una categoría a la siguiente, también se describió como una tasa de crecimiento promedio en términos del incremento en la longitud para cada categoría de tamaño.

### **3.2.3 FECUNDIDAD Y REPRODUCCIÓN**

Las entradas de fecundidad representan el número promedio de descendientes producidos por un individuo promedio de cada categoría reproductiva en un determinado intervalo de tiempo (Valverde y Silvertown, 1998). Existen dos enfoques para la estimación de este parámetro. De acuerdo con el enfoque empírico, se asigna el número de plántulas observadas a cada una de las diferentes categorías, de manera proporcional a su esfuerzo reproductivo y al número de

individuos que había en cada categoría en la temporada reproductiva anterior. El enfoque mecanicista, por otro lado, intenta analizar por separado los diferentes procesos que determinan la fecundidad, por lo que utiliza datos detallados acerca de la producción de flores y frutos por individuo, del número de semillas por fruto y de la probabilidad de germinación de semillas y establecimiento de plántulas en campo (Menges, 1990). En este estudio se utilizó el método mecanicista para estimar la fecundidad, debido a que la observación de plántulas (< 1 cm) fue casi nula (N = 6).

La fecundidad en este trabajo incluyó dos procesos diferentes: la producción de semillas (i.e. el número promedio de semillas producidas por un individuo de la categoría reproductiva  $x$ ;  $F_{x(s)}$ ) y la producción de plántulas (i.e. el número promedio de plántulas producidas por un individuo de la categoría reproductiva  $x$ ; ( $F_{x(pl)}$ ); esto, debido a que algunas semillas de *F. haematacanthus* germinan durante la misma temporada reproductiva en la que fueron dispersadas, mientras que otras semillas germinan después de haber permanecido viables en el suelo durante un año, en la temporada reproductiva posterior, como se observó en el experimento de germinación en campo (sección 4.2.1.1). Esto hizo que el número promedio de descendientes de cada individuo reproductivo se pudiera medir en términos de número de semillas y de número de plántulas.

Las estimaciones de los dos tipos de fecundidad se llevaron a cabo de la siguiente forma:

$$F_{x(pl)} = (P_{rx} \times F_{rx} \times s) \times g \times l_{pl} \quad (1)$$

$$F_{x(s)} = (P_{rx} \times F_{rx} \times s) \times (1-g) \quad (2)$$

donde  $P_{rx}$  = probabilidad de reproducción de los individuos de la categoría  $x$ ,  $F_{rx}$  = número promedio de frutos producidos por un individuo de la categoría  $x$ ,  $s$  = número promedio de

semillas por fruto,  $g$  = probabilidad de germinación y  $l_{pl}$  = probabilidad de supervivencia anual de las plántulas.

El valor de  $P_{rx}$  se obtuvo al dividir el número de individuos reproductivos (i. e. que produjeran frutos) entre el número total de individuos de cada categoría.  $F_{rx}$  se calculó midiendo el número total de frutos que produjeron todos los individuos reproductivos de la categoría  $x$ , entre el total de individuos de la categoría correspondiente. El promedio de semillas por fruto se calculó a partir de una muestra de 30 frutos, colectados en ambas poblaciones y años (2010 y 2011), ya que no encontramos diferencias significativas en el número promedio de semillas por fruto, ni entre localidades ni entre años (ver resultados, sección 4.2.1) se consideró un solo valor para  $s$  en el cálculo de la fecundidad para ambas poblaciones, al igual que  $g$  y  $l_p$  que se estimaron a partir de los resultados de los experimentos de germinación en campo y de supervivencia de plántulas en campo respectivamente, ya que sólo se realizaron en MC.

La fecundidad es el proceso demográfico que presenta mayor variación y por lo tanto es el más susceptible de modificarse en virtud de modificar las tendencias numéricas de una población (de Kroon *et al.*, 2000). Es por ello que analizar la variación temporal y espacial de este proceso nos ayuda a inferir a qué se deben las diferencias en los distintos comportamientos demográficos que observamos. Para analizar precisamente esta variación, se calculó para cada población el número de individuos reproductivos (que produjeran frutos) por categoría en 2010 y 2011, y con ello, se calculó la probabilidad de que se reprodujeran ambos años, sólo un año, o ninguno de los dos años.

El número de frutos por individuo fue analizado con un GLM, tomando en cuenta los factores: población, año y categoría. En este caso la distribución de la variable de respuesta es Poisson,

con una función de enlace Log (Crawley, 1993). Esto con el objetivo de reconocer a qué se deben las diferencias en cuanto al número de frutos por individuo y con ello analizar la variación temporal, espacial y al interior de cada población, de esta variable.

### **3.3 ANÁLISIS DE LAS MATRICES**

A partir de las matrices de transición de *F. haematacanthus* para MC y SN construidas a partir de los resultados de supervivencia, crecimiento y fecundidad se calculó, para cada una, su tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) por medio del eigenvalor dominante de la matriz, la estructura estable de tamaños ( $\mathbf{w}$ ) y los valores reproductivos específicos ( $\mathbf{v}$ ) por medio del eigen-vector derecho y el eigen-vector izquierdo respectivamente (Caswell, 2001; ver Anexo I).

#### **3.3.1 ANÁLISIS PROSPECTIVOS Y RETROSPECTIVOS**

Con el objeto de conocer la sensibilidad de  $\lambda$  a cambios potenciales en las tasas vitales (prospectivos), se calculó la matriz de sensibilidades a partir de los vectores  $\mathbf{w}$  y  $\mathbf{v}$  (ver Anexo I; ecuación 6) y la matriz de elasticidades (Anexo I; ecuación 7) para ambas poblaciones.

Además de las sensibilidades y elasticidades, se llevó a cabo un análisis de Experimentos de Respuesta de Tablas de Vida (ERTV; ver Anexo I), para evaluar cómo afectó la variación en las tasas vitales al valor de  $\lambda$  (retrospectivos).

Se realizó también un análisis de la sustentabilidad del uso al que están sujetos los tallos de *F. haematacanthus* en SN (corta de tallos) al relacionar los resultados de la elasticidad y las contribuciones del ERTV. Esta práctica de manejo también se ha registrado en otras poblaciones de esta especie (Gutiérrez-García, 2007) por lo que se realizó este análisis con el

objeto de reconocer si dicho uso es sustentable o no, es decir, si podría afectar la viabilidad de la población en el corto y mediano plazo (Zuidema *et al.*, 2007; Schmidt *et al.*, 2011).

Al combinar los resultados de la elasticidad y ERTV es posible evaluar si las “contribuciones” que más aportaron a las diferencias observadas en el valor de  $\lambda$  se deben a entradas matriciales altas o a entradas matriciales bajas, en cuanto a la sensibilidad de  $\lambda$  a sus cambios. De esta manera es posible identificar patrones sustentables o no, lo que variará dependiendo de qué entrada matricial sea la que está siendo afectada por el manejo: en el caso de que sea una entrada matricial con una contribución y elasticidad bajas su manejo sería sustentable y viceversa (Zuidema *et al.*, 2007; Schmidt *et al.*, 2011).

Como parte de este análisis, se evaluó cómo varía la relación entre la elasticidad y las contribuciones del ERTV, de cada entrada matricial, cuando se modifica la probabilidad de mortalidad (i.e. corta de tallos) en una cantidad absoluta (0.5) de las categorías adultas (a1, a2, a3 y a4) ajustando esta modificación de manera proporcional a la permanencia y transición de cada categoría. Las modificaciones se realizaron únicamente en la matriz de proyección poblacional de SN, debido a que sólo en esta población se observó esta práctica. Con esto evaluamos numéricamente diferentes escenarios de manejo y la sustentabilidad en cada uno de ellos.

### **3.3.2 SIMULACIONES NUMÉRICAS**

En la población de SN se observó una alta mortalidad de adultos de *F. haematacanthus* debido a que los tallos de las plantas con frecuencia son cortados por los pastores para exponer el tejido succulento del cual el ganado se alimenta y bebe (obs, pers.). Por ello, se evaluó numéricamente el efecto que tiene este proceso realizando simulaciones que aumentan o disminuyen la probabilidad de mortalidad, en una cantidad absoluta, de las cuatro categorías



reproductivas ( $a_1$ ,  $a_2$ ,  $a_3$  y  $a_4$ ), ajustando esta modificación de manera proporcional a la permanencia y transición de la categoría correspondiente (ver resultados, sección 4.5). Con esto se busca evaluar la intensidad de manejo (i. e. reducción de la mortalidad debida principalmente a la corta de tallos) que sería necesaria para que la población alcance una tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) igual o mayor a la unidad y evaluar los posibles efectos que tendría su aumento.

Por otro lado, también se realizó una simulación que consistió en eliminar de la matriz de proyección poblacional la categoría sem (primer renglón y columna de la matriz) que corresponden a los procesos demográficos de permanencia de semillas en su misma categoría ( $a_{sem,sem}$ ), a la transición de semillas, provenientes de una temporada reproductiva anterior, a plántulas ( $a_{pl,sem}$ ), y a la fecundidad, medida en número de semillas producidas por individuo reproductivo ( $F_{x(pl)}$ ); esto con el objetivo de reconocer la relevancia que tiene sobre la dinámica poblacional los cambios en el ciclo de vida sobre la dinámica de cada población.

### 3.3.3 INTERVALOS DE CONFIANZA DE $\lambda$

Existen varios métodos para estimar los intervalos de confianza para  $\lambda$ . Entre ellos, el llamado método analítico usa la fórmula de la sensibilidad para estimar una varianza aproximada de  $\lambda$ , y los intervalos de confianza se calculan a partir de esta varianza, asumiendo que  $\lambda$  tiene una distribución normal (Caswell, 2001; Slatkin y Álvarez-Buylla, 1993). Otros métodos usan procedimientos de re-muestreo por computadora, para estimar intervalos de confianza no-paramétricos, a través del cálculo repetido de  $\lambda$  a partir de sub-muestras, con reemplazo o sin reemplazo, del conjunto de datos originales (método bootstrap ó jack-knife respectivamente) (Caswell, 2001).

En este trabajo se utilizó el método bootstrap con reemplazo, que consiste en re-calculando todas las entradas  $a_{ij}$  de la matriz de proyección poblacional a partir de un conjunto de sub-muestras de todos los datos adquiridos para el cálculo de las tasas vitales (crecimiento, supervivencia y fecundidad). Al re-calculando 1,000 veces todas las entradas  $a_{ij}$  de la matriz se generaron 1,000 nuevos valores de  $\lambda$ , a partir de los cuales se obtuvieron los intervalos de confianza al 95% utilizando como límite superior e inferior el valor de  $\lambda$  del percentil 95 y 25 respectivamente (Caswell, 2001).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 DENSIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL

La densidad promedio en MC fue de  $0.266 \text{ individuos}/100 \text{ m}^2 \pm 0.095 \text{ e.e.}$  En esta población la estructura poblacional estuvo dominada por individuos de la categoría a3. El número de individuos tendió a aumentar hacia categorías de mayor tamaño. De un año al otro, se observó que algunos individuos de la categoría a1 transitaron hacia la categoría a2, al igual que algunos individuos de la categoría a2 transitaron hacia a3 y de a3 hacia a4. Por otro lado, el número de individuos de las categorías p1 y j disminuyó debido a la mortalidad, correspondiéndoles ocho de las 12 muertes que se observaron en esta población (Tabla 2).

La densidad promedio en SN fue de  $0.035 \text{ individuos}/100 \text{ m}^2 \pm 0.014 \text{ e.e.}$  En esta población las categorías a1 y a3 fueron las que tuvieron un mayor número de individuos y en conjunto, representaron más del 50% de la muestra poblacional estudiada (51 individuos = 61.44 %). Sin embargo, en este caso no se observó un cambio notable en la proporción de individuos entre categorías de un año al otro (Figura 5). La estructura de la población fue muy similar en 2011, donde las categorías a1 y a3 representaron el 58.6% de la muestra poblacional remanente. En SN la mortalidad fue muy intensa, ya que en un año murieron 25 individuos, lo que representó el 37.12 % de la muestra inicial, reflejándose en una disminución de la abundancia en todas las categorías (Tabla 2).

Tabla 2. Abundancia y proporción de muertes observadas por categoría de tamaño en las poblaciones de *F. haematacanthus* en Morelos Cañada (MC) y Santiago Nopala (SN) en el Valle de Tehuacán, Puebla, México. Periodo de mayo 2010 a mayo 2011. No se muestra la categoría de semillas (sem).

Categoría (cm)	Abreviatura	<u>MC</u>		Proporción de muertes en MC	<u>SN</u>		Proporción de muertes en SN
		2010	2011		2010	2011	
Plántula (0.1 – 1)	pl	6	2	67	N.A.	N.A.	N.A.
Joven (1.1-10)	j	12	8	33	8	4	50
Adulto 1 (10.1-35)	a1	18	13	6	28	17	32
Adulto 2 (35.1-50)	a2	33	29	6	13	11	23
Adulto 3 (50.1-75)	a3	53	54	2	23	17	30
Adulto 4 (>75)	a4	23	27	0	11	9	18
<b>Total</b>		<b>145</b>	<b>133</b>	<b>12</b>	<b>83</b>	<b>58</b>	<b>25</b>

N.A. = No hay datos.

## 4.2 PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS

### 4.2.1 FECUNDIDAD Y REPRODUCCIÓN

En el cálculo de la fecundidad se utilizó el mismo valor de número promedio de semillas por fruto ( $s$ ) en ambas poblaciones, ya que el GLM con una distribución Poisson de la variable de respuesta y la función de enlace log, no detectó diferencias significativas, ni entre años, ni entre sitios, ni para la interacción entre ambos factores, en el número de semillas por fruto (Tabla 3).

Tabla 3. Número promedio de semillas por fruto ( $n = 30$ ) de *F. haematacanthus* en las dos poblaciones de estudio (MC y SN) y dos años (2010 y 2011) con su respectivo error estándar en el Valle de Tehuacán, Puebla, México. En la parte de abajo se muestran los resultados del GLM, con distribución Poisson del número de semillas por fruto y función de enlace log, para ambos factores y su interacción.

	MC 2010 ( $n = 7$ )	MC 2011 ( $n = 12$ )	SN 2010 ( $n = 3$ )	SN 2011 ( $n = 8$ )
No. de semillas/fruto (error estándar)	289.714 ( $\pm 38.424$ e. e.)	461.5 ( $\pm 64.598$ e. e.)	272.667 ( $\pm 52.187$ e. e.)	341.125 ( $\pm 48.962$ e. e.)
<i>GLM con distribución Poisson para el número de semillas por fruto y función de enlace log.</i>				
Factor	<i>g.l.</i>	$\chi^2$	<i>P</i>	
Población (MC y SN)	1	0.838	0.360	
Año (2010 y 2011)	1	3.134	0.077	
Población $\times$ Año	1	0.354	0.552	

También se utilizó un mismo valor de probabilidad de germinación ( $g$ ) y de supervivencia de plántulas ( $l_{pl}$ ) para el cálculo de la fecundidad en ambas poblaciones (Tabla 4). Estos valores se obtuvieron a partir de los resultados del experimento de germinación de semillas y de supervivencia de plántulas en el campo, que sólo se realizaron en MC, por lo que se extrapolaron a la población de SN.

La probabilidad de reproducción ( $P_{rx}$ ) aumentó hacia categorías de mayor tamaño en ambas poblaciones (Tabla 4). En MC se observó este mismo fenómeno con el número promedio de frutos por individuo ( $F_{rx}$ ) y consecuentemente con la fecundidad, en sus dos expresiones (fecundidad en términos de producción de semillas =  $F_{x(s)}$  y de plántulas =  $F_{x(pl)}$ ), donde los valores más altos los tuvo la categoría a4. Sin embargo, en SN no observamos el mismo patrón, ya que el valor más altos de  $F_{rx}$  lo tuvo la categoría a3 y consecuentemente también los valores de fecundidad en sus dos expresiones ( $F_{x(s)}$  y  $F_{x(pl)}$ ), mientras que los valores más bajos para estas mismas variables correspondieron a la categoría a4 (Tabla 3). Los valores de

$P_{rx}$  y de  $F_{rx}$ , así como la fecundidad resultante,  $F_{x(pl)}$  y  $F_{x(s)}$ , fueron mayores en MC que en SN en todas las categorías (Tabla 4).

Tabla 4. Valores de fecundidad en términos del número promedio de plántulas  $F_{x(pl)}$  y de semillas  $F_{x(s)}$  producidas por individuo reproductivo de la categoría  $x$  para ambas poblaciones de estudio de *F. haematacanthus* en el Valle de Tehuacán, Puebla, México. Periodo de mayo de 2010 a mayo de 2011. Se presentan también los valores de los diferentes componentes de la fecundidad:  $P_{rx}$  = probabilidad de reproducción de la categoría  $x$ ,  $F_{rx}$  = número promedio de frutos por individuo de la categoría  $x$ ,  $s$  = número promedio de semillas por fruto,  $g$  = probabilidad de germinación,  $l_{pl}$  = probabilidad de supervivencia de plántulas. Ver sección 3.2.3 en los métodos para las fórmulas de la fecundidad.

Población	Categoría	$P_{rx}$	$F_{rx}$	$s^*$	$g^*$	$l_{pl}^*$	$F_{x(pl)}$	$F_{x(s)}$
MC	a1	0.667	10.667	370.433	0.057	0.158	23.913	2483.166
	a2	0.788	10.308				27.309	2835.888
	a3	0.849	9.933				28.361	2945.099
	a4	0.957	12.864				41.376	4296.619
SN	a1	0.429	3.250	370.433	0.057	0.158	4.684	486.379
	a2	0.308	7.250				7.501	778.974
	a3	0.435	6.600				9.650	1002.038
	a4	0.364	1.750				2.140	222.215

\* Valores constantes para todas las categorías

En mayo de 2010 y mayo de 2011 se registraron los datos de la reproducción de los individuos de *F. haematacanthus* en ambas poblaciones de estudio, y se clasificó a los individuos de cada categoría reproductiva en cuatro clases según su frecuencia de reproducción (A, B, C y D), cómo se definen en la tabla 5.

Esto se realizó con el objetivo de analizar la variación observada en el comportamiento reproductivo entre poblaciones, categorías de tamaño y años, y evaluar si existe algún condicionamiento en la probabilidad de reproducción, relacionado con los eventos reproductivos del año anterior.

Tabla 5. Categorías del comportamiento reproductivo de los individuos muestreados de *F. haematacanthus* (0 = ausencia, 1 = presencia) en las poblaciones de MC y SN, para los años 2010 y 2011 en Tehuacán, Puebla, México.

Categorías de reproducción	Reproducción en 2010	Reproducción en 2011
A	0	0
B	0	1
C	1	0
D	1	1

En MC la proporción de individuos reproductivos en ambos años (D) aumentó al incrementarse el tamaño de la categoría, mientras que la proporción de individuos reproductivos en 2010 y no reproductivos en 2011 (C), y viceversa (B), disminuyó, al igual que el porcentaje de individuos no reproductivos en ninguno de los dos años (A) (Figura 6).

En SN, por otro lado, el patrón fue mucho más variable. Lo que prevaleció en esta población fue que la proporción de individuos que no se reprodujo en ninguno de los dos años (A) fue la más alta en todas las categorías, mientras que la proporción de individuos reproductivos ambos años (D) fue siempre muy baja (< 20%) e inclusive no se presentó en la categoría a2 (Figura 6).

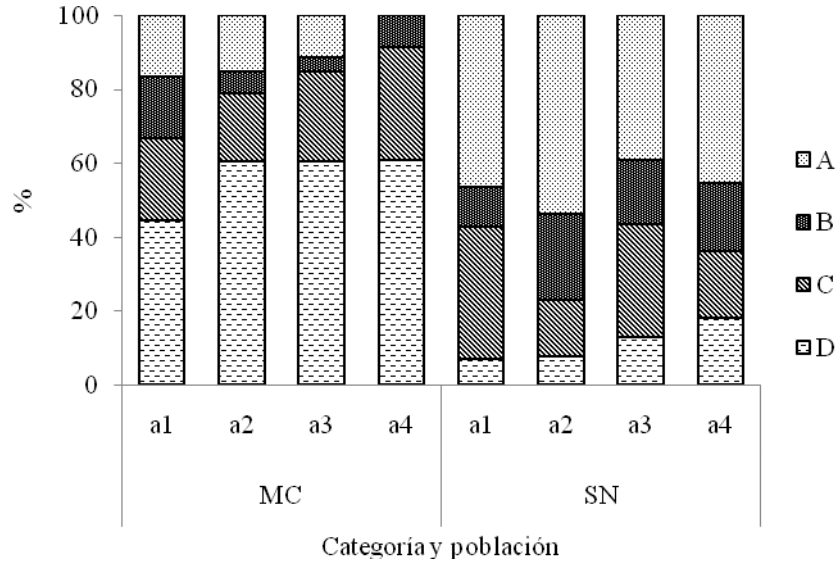


Figura 6. Proporción de individuos reproductivos de *F. haematacanthus* de todas las categorías adultas en MC y SN en el Valle de Tehuacán, Puebla, México. Se observan patrones contrastantes para las categorías A y D entre poblaciones. Simbología: A= no reproducción en 2010 ni en 2011; B = no reproducción en 2010 y sí en 2011; C = reproducción en 2010 y no en 2011; D = reproducción en 2010 y en 2011.

La producción de frutos en ambos años fue siempre mayor en todas las categorías en MC, en comparación con SN (Tabla 6). El GLM mostró que existe un efecto significativo de los factores población ( $P < 0.001$ ), categoría ( $P = 0.030$ ), y año ( $P = 0.020$ ) (Tabla 6). La interacción entre los factores año y categoría fue significativa ( $P = 0.004$ ), mientras que las demás interacciones no lo fueron, lo que implica que la manera en la que cambia el número de frutos entre categorías es diferente en cada año.



Tabla 6. Número promedio de frutos por individuo de cada categoría de *F. haematacanthus*, en MC y SN, para los años 2010 y 2011, en el Valle de Tehuacán, Puebla, México. Se muestran también los resultados del Modelo lineal generalizado (GLM) con función Poisson para el número de frutos y función de enlace log.

Población	Año	Categoría	Número de frutos
MC	2010	a1	10.667
		a2	10.308
		a3	9.933
		a4	12.864
	2011	a1	2.083
		a2	4.148
		a3	8.528
		a4	18.944
SN	2010	a1	3.250
		a2	7.250
		a3	6.600
		a4	1.750
	2011	a1	1.200
		a2	1.667
		a3	2.625
		a4	8.250
<i>GLM con distribución Poisson del número de frutos y función de enlace log</i>			
Factor	<i>g.l.</i>	$\chi^2$	<i>P</i>
Población (MC y SN)	1	67.305	<b>&lt; 0.001</b>
Año (2010 y 2011)	1	5.410	<b>0.020</b>
Categoría (a1, a2, a3, a4)	3	8.956	<b>0.030</b>
Población × Año	1	0.185	0.668
Población × Categoría	3	1.803	0.614
Año × Categoría	3	13.326	<b>0.004</b>
Población × Año × Categoría	3	3.859	0.277

#### 4.2.1.1 EXPERIMENTOS DE GERMINACIÓN

En el experimento de germinación en laboratorio se observó un porcentaje de germinación de 22.22 % a un mes después de la siembra.

En el experimento de germinación en campo se obtuvo que el porcentaje final de germinación tendió a ser mayor en los micrositios protegidos por una nodriza (N; 66 semillas germinadas), seguido de los micrositios aladaños a una roca (R; 27 semillas germinadas) y finalmente los

sitios bajo radiación solar directa (E; 12 semillas germinadas). El mismo patrón se observó para el promedio de semillas germinadas por cuadro para cada tratamiento (Nodriza = 6.6; Roca = 2.7 y Expuesto = 1.2) sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ( $\chi^2 = 0.948$ , g.l. = 2;  $P = 0.662$ ) (Tabla 7).

Al analizar la supervivencia de las plántulas que emergieron de este experimento de germinación, se obtuvo que ninguna plántula sobrevivió en el tratamiento E al cabo de un año, y ca. 4.45 % de las plántulas en los tratamientos N ( $66/15 = 4.4$  %) y R ( $27/6 = 4.5$  %) sobrevivieron. No se encontraron diferencias significativas en la probabilidad de supervivencia de las plántulas entre los tratamientos N y R ( $\chi^2 = 0.234$ ; g.l. = 1;  $P = 0.628$ ) (Tabla 7).

Tabla 7. Experimento de germinación en campo de semillas de *F. heamatacanthus* en MC, Valle de Tehuacán, Puebla, México. Se muestra el promedio del porcentaje final de germinación y el promedio de germinación por cuadro a un año después de la siembra, con su respectivo error estándar en cada tratamiento. También se muestra el porcentaje de supervivencia de las plántulas que emergieron durante el experimento de germinación en campo y la supervivencia promedio por cuadro, con su respectivo error estándar en cada tratamiento. No se observaron diferencias significativas en la germinación respecto a los micrositos ( $\chi^2 = 0.948$ ; g.l. = 2;  $P = 0.662$ ), ni para la supervivencia entre los micrositos N y R ( $\chi^2 = 0.234$ ; g.l. = 1;  $P = 0.628$ ). Ninguna plántula sobrevivió en el micrositio expuesto.

Tratamiento	Nodriza	Roca	Expuesto
% de germinación	13.2	5.4	2.4
Promedio/cuadro	6.6 ( $\pm 2.725$ e. e.)	2.7 ( $\pm 1.334$ e. e.)	1.2 ( $\pm 0.554$ e. e.)
<i>Supervivencia de plántulas producidas en el experimento de germinación</i>			
% supervivencia de plántulas	4.4	4.5	0
% de supervivencia/cuadro	1.5 ( $\pm 1.734$ e. e.)	0.6 ( $\pm 0.400$ e. e.)	0

Los resultados del experimento de germinación en campo mostraron que *F. haematacanthus* puede formar un banco de semillas en el suelo, pues una pequeña fracción de las semillas que se sembraron en julio de 2011 (1.26 %) permanecieron viables en el suelo durante un año y germinaron en julio de 2012, en los tratamientos N (0.93 %) y R (0.33 %).

#### 4.2.1.2 EXPERIMENTO DE SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS EN CAMPO

Con respecto a las plántulas que se introdujeron al campo con diferente nivel de desarrollo (G y P) y en diferentes tratamientos (Expuesto y bajo Nodrizas). No se encontró un efecto significativo del micrositio y el estadio de desarrollo sobre la supervivencia (Tabla 9). En promedio, la supervivencia de estas plántulas al cabo de un año fue de 17.08 %.

Tabla 9. Porcentaje promedio de supervivencia de las plántulas de *F. haematacanthus* introducidas a la población de MC en Tehuacán, Puebla, México, bajo dos condiciones de radiación solar (E = expuesto y N = nodriza) y de dos tamaños o estadios de desarrollo (G = grandes y P = pequeñas) con su respectivo error estándar. En la parte inferior se muestran también los resultados del GLM con distribución binomial del porcentaje de supervivencia y función de enlace logit.

Tratamiento y tamaño	NG	NP	EG	EP
% de supervivencia	23.33	20.83	13.33	10.83
(error estándar)	(± 8.028 e. e.)	(± 9.888 e. e.)	(± 7.732 e. e.)	(± 3.786 e. e.)
<i>GLM con distribución binomial para el porcentaje de supervivencia de plántulas y función de enlace logit</i>				
Factor	<i>g.l.</i>	$\chi^2$	<i>P</i>	
Micrositio (N y E)	1	0.587	0.444	
Tamaño (G y P)	1	0.038	0.845	
Micrositio × Tamaño	1	0.002	0.963	

En cuanto al crecimiento de las plántulas introducidas, no hubo diferencias significativas debidas a su tamaño inicial (G y P). Sin embargo, sí hubo diferencias significativas debidas al micrositio. El crecimiento de las plántulas en el micrositio expuesto fue significativamente mayor en comparación al micrositio nodriza (Tabla 10).

Tabla 10. Porcentaje de crecimiento promedio por cuadro de las plántulas introducidas de *F. haematacanthus* en MC, Tehuacán, Puebla, México. El crecimiento se midió como la diferencia entre el promedio inicial de altura por cuadro y la altura final de cada plántula en su respectivo cuadro. Las plántulas eran de dos tamaños y/o estadios de desarrollo: G = grandes (con espinas) y P = pequeñas (sin espinas); y se plantaron en dos tipos de micrositios: N = nodriza y E = expuesto. Se muestra el crecimiento a un año después de la introducción, con su respectivo error estándar. En la parte inferior se muestran los resultados de la ANOVA factorial para ambos factores (micrositio y tamaño) y su interacción.

Micrositio y tamaño	NG	NP	EG	EP
% de crecimiento	0.093	0.046	0.275	0.247
(error estándar)	(± 0.051 e. e.)	(± 0.027 e. e.)	(± 0.164 e. e.)	(± 0.072 e. e.)
<i>ANOVA factorial para el crecimiento de plántulas introducidas al campo</i>				
Factor	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	
Micrositio (N y E)	1	8.117	<b>0.007</b>	
Tamaño (G y P)	1	0.309	0.581	
Micrositio × Tamaño	1	0.017	0.896	

#### 4.2.1 SUPERVIVENCIA

La supervivencia de juveniles y adultos presentó marcadas diferencias entre localidades. En MC sobrevivió el 91.72 % de los individuos muestreados (12 muertes), mientras que en SN sobrevivió sólo el 69.88 % (25 muertes) (Figura 8).

En MC las muertes se presentaron en mayor proporción en la categoría pl y j (66.66% del total de mortalidad), y fueron debidas a la desecación y posiblemente al daño ocasionado por un escarabajo (Familia: Brachyceridae) que se alimenta del tejido succulento del tallo (obs. pers.). Aunque la supervivencia de las plantas adultas parece ser alta, el cambio de uso de suelo hacia la apertura de tierras agrícolas podría ser el principal factor que amenace la persistencia de esta población, ya que las tierras que circundan la población de estudio se utilizan para agricultura de temporal (maíz) (Gutiérrez-García, 2007).

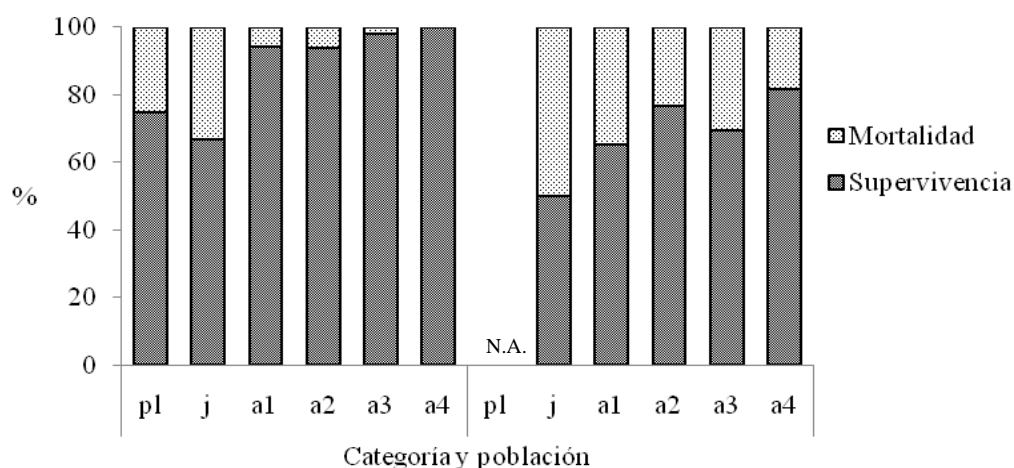


Figura 8. Porcentaje de mortalidad y supervivencia por categoría para Morelos Cañada (MC) y Santiago Nopala (SN) de mayo de 2010 a mayo de 2011. La categoría de semillas (sem) no se muestra. Los datos de la categoría de plántulas en MC corresponden a plántulas que se observaron de manera natural en campo, en SN no se observaron individuos de esta categoría.

En SN, se observó que el tejido succulento del tallo de los individuos adultos de *F. haematacanthus* es expuesto por los pastores, mediante un corte en el tallo, para que el ganado (cabras y burros) se alimente y beba del tejido succulento expuesto. El daño en el tallo fue la causa principal de mortalidad en esta población, ya que en la mayoría de los casos el consumo del tallo fue masivo y ocasionó la pérdida del meristemo apical (Figura 9A). Cuando el daño se presentó en la zona lateral del tallo (Figura 9B) el tejido interno de la planta quedó expuesto, lo que propicia su desecación, la reincidencia de daño, o el ataque por parásitos, provocando su muerte (Figura 9C) (Esparza-Olguín *et al.*, 2002), por lo que esta práctica ganadera parece afectar fuertemente la supervivencia de los individuos que integran esta población.



Figura 9. Muchos individuos de *F. haematacanthus* en la localidad de SN, sufren daño mecánico por acción de los pastores, que exponen el tejido succulento del tallo y permiten que el ganado lo consuma. Se muestran los diferentes tipos de daño: apical (A), lateral (B) y otros factores asociados con el daño, como el ataque por parásitos y hongos (C). La mayoría de los individuos dañados muere en un periodo menor a un año.

De 15 plantas que se observaron en SN con este tipo de daño en mayo de 2010, el 86.66 % ya habían muerto para mayo de 2011. Esta práctica es frecuente en ese sitio de estudio, pues en el muestreo de 2010 se observaron 28 plantas ya muertas, y en 2011 se observaron 18 individuos con daño, de los cuales cuatro ya habían muerto.

#### 4.2.2 TASA DE CRECIMIENTO POBLACIONAL

La tasa finita de crecimiento poblacional anual (2010 - 2011) en MC (fuera de la RBT-C) fue de  $1.234 \pm 0.003$  e.e., mientras que en SN (dentro de la RBT-C) fue de  $0.880 \pm 0.002$  e.e. Estos resultados sugieren que, de mantenerse este comportamiento demográfico, la población de MC estaría creciendo a una tasa de 23.4 % anual, mientras que en SN la población estaría decreciendo a una tasa de 12.0 % anual. Los intervalos de confianza de  $\lambda$  al 95 % de MC (LI= 1.008, LS= 1.470) muestran que esta población está creciendo, mientras que para SN el

intervalo de confianza de  $\lambda$  al 95 % (LI = 0.748 LS = 1.106) incluye la unidad, por lo que, con nuestros datos, no podemos descartar que esta población se encuentre en equilibrio numérico.

La estructura estable de tamaños ( $\mathbf{w}$ ) se caracterizó por una alta proporción de individuos en las fases tempranas del ciclo de vida, que corresponden a semillas y plántulas (categorías sem y pl) en ambas poblaciones, mientras que la distribución del valor reproductivo ( $\mathbf{v}$ ) presentó valores cada vez más altos al aumentar el tamaño de los individuos (Tabla 11).

La estructura poblacional observada en 2010 y la esperada (vector  $\mathbf{w}$ ) difirieron significativamente entre sí, tanto en MC ( $G = 972.58$ ;  $g. l. = 6$ ;  $P < 0.01$ ) como en SN ( $G = 499.64$ ;  $g. l. = 6$ ;  $P < 0.01$ ). Por otro lado, al comparar las estructuras poblacionales observadas en 2010 en ambas poblaciones, también encontramos diferencias significativas ( $G = 201.92$ ;  $g. l. = 6$ ;  $P < 0.01$ ); lo mismo sucedió al comparar las estructuras esperadas (vector  $\mathbf{w}$ ) de ambas poblaciones ( $G = 187.13$ ;  $g. l. = 6$ ;  $P < 0.01$ ).

En ambos sitios las entradas matriciales que tuvieron los valores más altos fueron las de permanencia, especialmente en las categorías a3 y a4 (Tabla 11). La probabilidad de permanencia aumentó a medida que se incrementó el tamaño de los individuos en MC (Tabla 11). En esta población no se observaron muertes en la categoría a4, por lo que se calculó su tasa potencial de mortalidad a través del método de Enright y Ogden (1979), considerando que la probabilidad de transición es igual a la de la muerte (ver sección 3.2.2, en Métodos). En SN la probabilidad de permanencia aumentó a medida que se incrementó el tamaño de los individuos, disminuyendo hacia la categoría a3 e incrementándose de nuevo en la categoría a4 (Tabla 11). En SN las entradas matriciales correspondientes a la permanencia siempre tuvieron

valores más bajos que en MC, como resultado de la alta mortalidad observada en todas las categorías en esa población (Tabla 11).

Tabla 11. Matrices de proyección poblacional de *F. haematacanthus* para Morelos Cañada (MC) y Santiago Nopala (SN), en el Valle de Tehuacán Puebla, México. Periodo de mayo de 2010 a mayo de 2011. Se muestran para cada matriz de proyección sus respectivas propiedades asintóticas,  $\mathbf{w}$  = estructura estable de estadios,  $\mathbf{v}$  = distribución del valor reproductivo y  $\lambda$  = tasa finita de crecimiento poblacional, con su intervalo de confianza al 95 % (IC<sub>95%</sub>). Las cursivas denotan valores estimados. La probabilidad de mortalidad por categoría ( $q_x$ ) y el número de individuos por categoría ( $n_i$ ) se presentan debajo de cada matriz. Las entradas  $a_{sem,sem}$  y  $a_{pl,sem}$  de ambas matrices se estimaron a partir del experimento de germinación en campo, mientras que las entradas  $a_{pl,pl}$  y  $a_{j,pl}$  se estimaron a partir de los resultados de la supervivencia de plántulas pequeñas (P) del experimento de supervivencia de plántulas en campo.

								Propiedades asintóticas			
								$\mathbf{w}$	$\mathbf{v}$	$\lambda$ (IC <sub>95%</sub> )	
<b>MC</b>	sem	<i>0.013</i>	0	0	<i>2483.166</i>	<i>2835.888</i>	<i>2945.099</i>	<i>4296.619</i>	0.938	0.000	1.234
	pl	<i>0.057</i>	<i>0.127</i>	0	<i>23.913</i>	<i>27.309</i>	<i>28.361</i>	<i>41.376</i>	0.059	0.000	(1.008-1.470)
	j	0	<i>0.032</i>	<i>0.627</i>	0	0	0	0	0.003	0.012	
	a1	0	0	<i>0.039</i>	<i>0.722</i>	0	0	0	0.000	0.192	
	a2	0	0	0	<i>0.222</i>	<i>0.758</i>	0	0	0.000	0.217	
	a3	0	0	0	0	<i>0.182</i>	<i>0.906</i>	0	0.000	0.255	
	a4	0	0	0	0	0	<i>0.075</i>	<i>0.967</i>	0.000	0.323	
	$q_x$	0.93	0.842	0.333	0.056	0.061	0.019	0.033			
	$n_i$	1500	240	9	18	33	53	23			
									Propiedades asintóticas		
								$\mathbf{w}$	$\mathbf{v}$	$\lambda$ (IC <sub>95%</sub> )	
<b>SN</b>	sem	<i>0.013</i>	0	0	<i>486.379</i>	<i>778.974</i>	<i>1002.038</i>	<i>222.215</i>	0.913	0.000	0.880
	pl	<i>0.057</i>	<i>0.127</i>	0	<i>4.684</i>	<i>7.501</i>	<i>9.650</i>	<i>2.140</i>	0.080	0.001	(0.748-1.106)
	j	0	<i>0.032</i>	<i>0.462</i>	0	0	0	0	0.006	0.017	
	a1	0	0	<i>0.038</i>	<i>0.607</i>	0	0	0	0.001	0.183	
	a2	0	0	0	<i>0.071</i>	<i>0.692</i>	0	0	0.000	0.334	
	a3	0	0	0	0	<i>0.077</i>	<i>0.655</i>	0	0.000	0.273	
	a4	0	0	0	0	0	<i>0.041</i>	<i>0.818</i>	0.000	0.192	
	$q_x$	0.930	0.842	0.500	0.321	0.231	0.304	0.182			
	$n_i$	1500	240	8	28	13	23	11			



### 4.3 ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD, ELASTICIDAD Y ERTV

Las matrices de sensibilidad mostraron el patrón característico que consiste en que los valores más altos se presentaron en entradas que representan rápido crecimiento, y que en esta población no se observan. Tal es el caso de las entradas  $s_{a4,sem}$ ,  $s_{a3,sem}$  y  $s_{a2,sem}$  en ambas matrices de sensibilidad (Tabla 12).

De entre los valores de sensibilidad que representan entradas matriciales observadas y estimadas, el valor más alto en ambas poblaciones lo tuvo la transición de plántula a joven ( $s_{j,pl}$ ), seguida de la transición de joven a adulto 1 ( $s_{a1,j}$ ) en ambas poblaciones. En cuanto a las entradas de categorías adultas, la de mayor sensibilidad fue la transición de adulto 1 a adulto 2 ( $s_{a2,a1}$ ) en ambas poblaciones (Tabla 12). En MC los valores más altos de sensibilidad, correspondieron siempre a las entradas de crecimiento, en todas las categorías. En SN, a excepción de la categoría a2, cuya entrada de permanencia tuvo una mayor sensibilidad que la entrada de crecimiento, el patrón en las demás categorías fue el mismo (Tabla 12).

En cuanto a la elasticidad, el valor más alto en MC lo tuvo la permanencia de la categoría a1 ( $e_{a1,a1}$ ), seguida de la permanencia de la categoría j ( $e_{j,j}$ ) y de la transición de la categoría j a la categoría a1 ( $e_{a1,j}$ ) (Tabla 12). Las elasticidades por proceso demográfico mostraron que la permanencia fue el más importante, con 47.65 % de la elasticidad total, seguido del crecimiento con 40.97 % y finalmente de la fecundidad con 11.36 %. Por categorías o estadios del ciclo de vida, en MC, la más importante fue la categoría a1, con 27.41 % de la elasticidad total, seguida de la categoría j con 23.13 % (Tabla 12).

En SN el valor más alto de elasticidad lo tuvo la permanencia de la categoría a1 ( $e_{a1,a1}$ ), seguida de la permanencia de la categoría a2 ( $e_{a4,a4}$ ) y de la permanencia de la categoría j ( $e_{j,j}$ ).

Las elasticidades por proceso demográfico mostraron que la permanencia fue el más importante con 57.01 % de la elasticidad total, seguida del crecimiento con 33.49 % y finalmente de la fecundidad con 9.48 % y por categorías o estadios del ciclo de vida, en SN la más importante fue la categoría a1, con 30.59 % de la elasticidad total, seguida de la categoría a2 con 21.27 % (Tabla 12).

Tabla 12. Matrices de sensibilidad (S) y elasticidad (E) de *F. haematacanthus* en MC y SN en el Valle de Tehuacán, Puebla, México. En negritas se muestran los tres valores más altos de las entradas observadas y calculadas (cursivas), de las matrices de sensibilidad ( $s_{ij}$ ) y de elasticidad ( $e_{ij}$ ). Se muestra la contribución relativa de cada categoría por medio de la suma de sus elasticidades.

		(S)							(E)						
		sem	pl	j	a1	a2	a3	a4	sem	pl	j	a1	a2	a3	a4
MC	sem	0.095	0.006	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0	0	0.048	0.026	0.015	0.006
	pl	<b>2.029</b>	0.127	0.007	0.001	0.000	0.000	0.000	0.094	0.013	0	0.010	0.005	0.003	0.001
	j	70.924	<b>4.427</b>	0.231	0.018	0.008	0.005	0.001	0	0.114	<b>0.118</b>	0	0	0	0
	a1	1096.313	68.426	<b>3.575</b>	0.274	0.128	0.071	0.020	0	0	<b>0.114</b>	<b>0.160</b>	0	0	0
	a2	1240.078	77.399	4.043	0.310	0.145	0.080	0.023	0	0	0	0.056	0.089	0	0
	a3	1456.171	90.887	4.748	0.364	0.170	0.094	0.027	0	0	0	0	0.025	0.069	0
	a4	1847.787	115.329	6.025	0.462	0.216	0.120	0.034	0	0	0	0	0	0.007	0.026
$\Sigma$		0.095	0.127	0.231	0.274	0.145	0.094	0.034							
SN	sem	0.084	0.007	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0	0	0.043	0.026	0.012	0.002
	pl	<b>1.271</b>	0.111	0.008	0.001	0.000	0.000	0.000	0.083	0.016	0	0.006	0.004	0.002	0.000
	j	30.226	<b>2.636</b>	0.199	0.028	0.011	0.004	0.002	0	0.095	<b>0.105</b>	0	0	0	0
	a1	328.837	28.674	<b>2.170</b>	0.306	0.116	0.040	0.026	0	0	0.095	<b>0.211</b>	0	0	0
	a2	600.729	52.382	3.964	0.559	0.213	0.073	0.048	0	0	0	0.045	<b>0.167</b>	0	0
	a3	491.005	42.814	3.240	0.457	0.174	0.059	0.039	0	0	0	0	0.015	0.044	0
	a4	346.110	30.180	2.284	0.322	0.123	0.042	0.028	0	0	0	0	0	0.002	0.026
$\Sigma$		0.084	0.111	0.199	0.306	0.213	0.059	0.028							

En cuanto a los resultados del ERTV, el valor de cada contribución refleja la importancia que tuvo la variación entre sitios en cada entrada matricial sobre las diferencias observadas en el valor de  $\lambda$  entre poblaciones ( $\Delta\lambda$ ). Las contribuciones positivas, denotan que la variación observada provocó un incremento en el valor de  $\lambda$ , mientras que las contribuciones negativas

denotan una disminución en dicho valor (Caswell, 2001). Debido a que sólo obtuvimos dos matrices de proyección poblacional el ERTV se realizó comparando de manera directa las dos matrices de proyección poblacional (ver Anexo), sin partir de la construcción de una matriz promedio (Levin *et al.*, 1987).

En MC, la fecundidad referente al número de semillas de la categoría a1 ( $a_{sem,a1}$ ) fue la entrada matricial que más contribuyó positivamente al  $\Delta\lambda$ , seguida de la transición de la categoría a1 a a2 ( $a_{a2,a1}$ ) y posteriormente la fecundidad en número de semillas de la categoría a2 ( $a_{sem,a2}$ ) (Figura 3). En SN, por otro lado, la fecundidad en número de semillas de la categoría a1, ( $a_{sem,a1}$ ) fue la entrada matricial que más contribuyó a la disminución del valor de  $\lambda$ , seguida de la transición la categoría a1 a a2 ( $a_{a2,a1}$ ), y posteriormente, la permanencia de la categoría j ( $a_{j,j}$ ) (Figura 10).

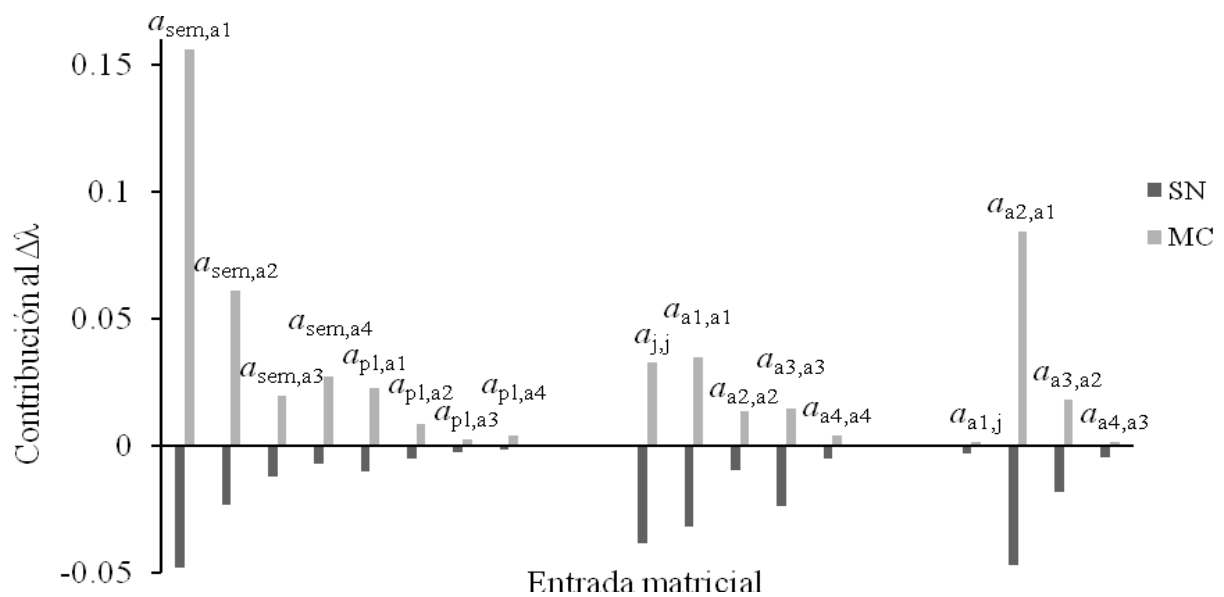


Figura 10. Resultados del ERTV para ambas poblaciones, MC y SN, de *F. haematacanthus* en Tehuacán, Puebla, México. Se muestra la contribución que hizo la variación observada en cada entrada matricial ( $a_{i,j}$ ) a la diferencia observada en el valor de  $\lambda$  ( $\Delta\lambda$ ) entre las dos poblaciones de estudio.

Al analizar las contribuciones por proceso demográfico, la variación observada en la fecundidad fue lo que explicó el mayor valor de  $\lambda$  en MC respecto a SN; siguiendo en importancia el crecimiento y finalmente la permanencia (Figura 11). Respecto a SN, la permanencia explicó en mayor medida el menor valor de  $\lambda$  en SN respecto a MC; siguiendo en importancia la fecundidad y finalmente el crecimiento.

Las contribuciones positivas, i. e., que contribuyeron a que MC tuviera una mayor  $\lambda$ , no mostraron diferencias importantes entre la permanencia (S) y el crecimiento (G), lo que indica que ambos procesos contribuyeron casi en la misma medida al  $\Delta\lambda$ . Por otro lado, las contribuciones negativas que contribuyeron a la menor  $\lambda$  en SN fueron muy similares en la permanencia (S) y la fecundidad (F) (Figura 11).

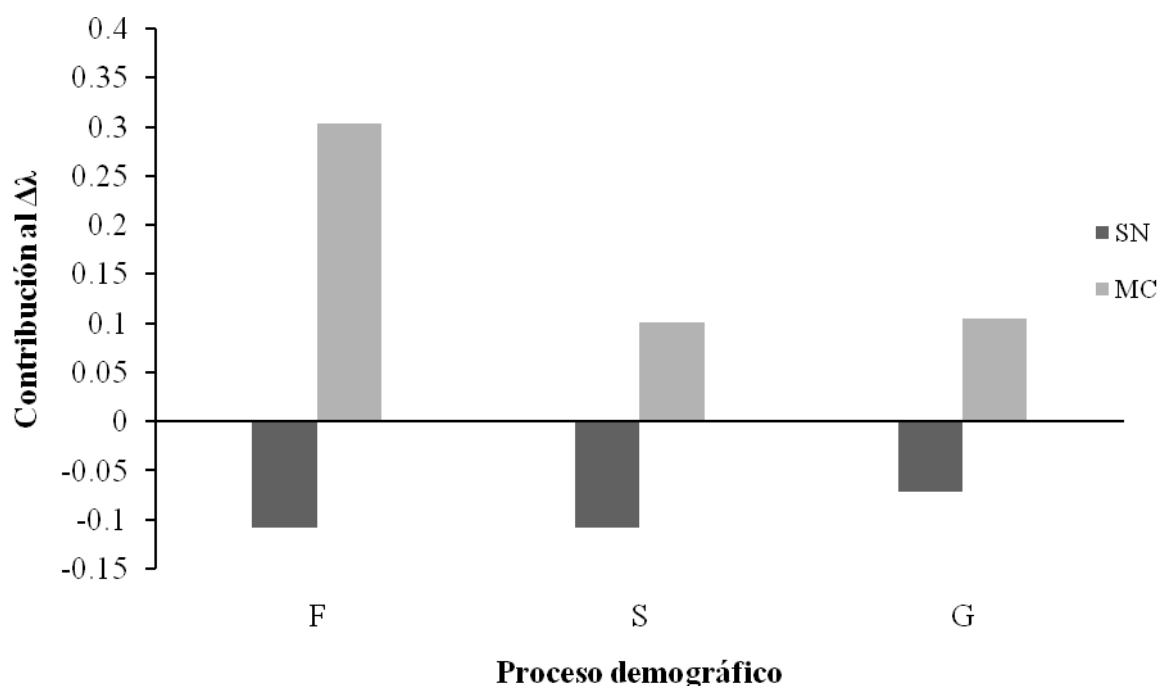


Figura 11. Resultados del ERTV para ambas poblaciones, MC y SN, de *F. haematacanthus* en el Valle de Tehuacán, Puebla, México. Se muestran las contribuciones por proceso demográfico: fecundidad= F; permanencia= S y crecimiento= G.

#### 4.4 SIMULACIONES NUMÉRICAS

El efecto de un aumento o disminución de la tasa de mortalidad sobre la tasa de crecimiento poblacional se analizó únicamente en las categorías adultas. Para hacer estas simulaciones, se ajustó de manera proporcional el valor de la tasa de mortalidad ( $q_x$ ) a los valores de permanencia y transición observados ( $a_{i,j}$ ) de cada categoría. En el Anexo 2 se muestra un ejemplo de cómo se llevó esto a cabo, incluyendo una tabla con los valores de las entradas matriciales que se utilizaron en cada simulación.

En MC el aumento del valor de la tasa de mortalidad en una cantidad absoluta de 0.5 unidades en todas las categorías adultas no resultó en un valor de  $\lambda$  menor a la unidad (Figura 12A;  $\lambda = 1.026$ ). La reducción que se hizo de la tasa mortalidad en las simulaciones de MC, no fue muy alta, pues la mortalidad observada fue baja en todas las categorías adultas ( $q_x < 0.1$ ) y no fue posible disminuirla más.

En la población de SN, al reducir la tasa de mortalidad de todas las categorías adultas en 0.18 unidades,  $\lambda$  alcanzó un valor mayor a la unidad ( $\lambda = 1.012$ ; Figura 12B); en este caso todas las categorías adultas tuvieron valores de  $q_x < 0.15$  y la mortalidad fue especialmente baja en la categoría a4 ( $q_{a4} = 0.0018$ ).

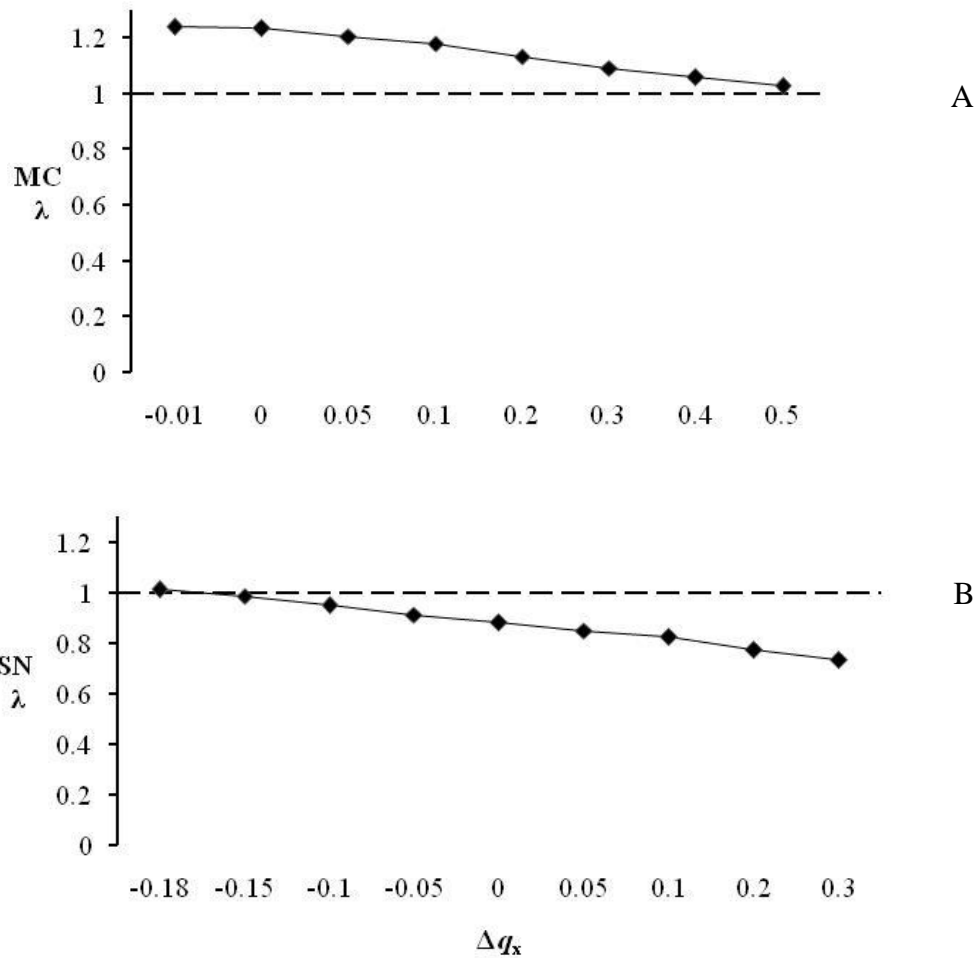


Figura 12. Resultado del cambio en el valor de  $\lambda$  al reducir y aumentar la tasa de mortalidad en una cantidad absoluta en las matrices de proyección poblacionales para las poblaciones de *F. haematacanthus* en MC y SN, en el Valle de Tehuacán, Puebla, México. Los valores del eje x son diferentes para cada población, el valor de cero corresponde al valor observado de  $\lambda$  para cada población.

También se realizó una simulación en ambas matrices de proyección poblacional donde se eliminó la categoría de semillas. Esta categoría contempla los procesos demográficos de permanencia de semillas en su misma categoría ( $a_{sem,sem}$ ) que se refiere al banco de semillas, de transición de semillas a plántulas ( $a_{pl,sem}$ ) provenientes de una temporada reproductiva anterior y de fecundidad, medida en número de semillas por individuo reproductivo ( $F_{x(s)}$ ); al excluirla, la dimensión de ambas matrices se redujo ( $6 \times 6$ ), y con ello se modificó el modelo

del ciclo de vida de esta especie con el objetivo de evaluar las implicaciones que tendría sobre la dinámica poblacional el que no presenten banco de semillas en el suelo. Al llevar a cabo esta simulación, no se modificaron los valores de ninguna otra entrada matricial. En consecuencia, sólo se consideró la fecundidad en términos del número promedio de plántulas producidas por individuo reproductivo ( $F_{x(pl)}$ ), lo que implica que el ingreso de nuevos individuos a la población únicamente se da por la vía de la germinación de semillas durante la misma temporada reproductiva. Una vez excluida la categoría de semillas (sem), se volvieron a obtener las propiedades asintóticas de ambas matrices de proyección.

En la tabla 13 se muestran las propiedades asintóticas de la matriz de proyección poblacional al incluir y excluir la categoría de semillas de la matriz de proyección poblacional de cada población evaluada. En MC al comparar el valor de  $\lambda$  incluyendo la categoría sem,  $\lambda = 1.234$ , observamos que su valor,  $\lambda = 1.053$ , disminuyó en **0.181** unidades al excluirla; es decir, se redujo un 18.1 %, resultando en un crecimiento poblacional anual de 5.3 %. En SN, por otro lado, el valor de  $\lambda$  incluyendo la categoría sem fue de  $\lambda = 0.880$ , al excluir esta categoría su valor,  $\lambda = 0.819$ , disminuyó **0.061** unidades, es decir, se redujo un 6.1 % resultando en un decremento poblacional anual de 18.1 % (Tabla 13).

La estructura estable de tamaños (vector  $\mathbf{w}$ ) y la distribución del valor reproductivo (vector  $\mathbf{v}$ ) correspondientes a MC al excluir la categoría de semillas siguieron el mismo patrón con respecto a los valores obtenidos al incluirla, es decir, los valores de  $\mathbf{w}$  disminuyeron hacia categorías de mayor tamaño y los de  $\mathbf{v}$  aumentaron. En SN, por otro lado, el incremento de los valores de la categoría a4 correspondientes a ambos vectores ( $\mathbf{w}$  y  $\mathbf{v}$ ) son evidentes y modifican claramente el patrón observado al incluir la categoría de semillas, sin embargo, los cambios en el valor de  $\lambda$  no son tan marcados, como en el caso de MC (Tabla 13).

Tabla 13. Propiedades asintóticas de las matrices de proyección poblacional tipo Leftcovich para ambas poblaciones de estudio (MC y SN) de *F. haematacanthus* en el Valle de Tehuacán, Puebla, México, al incluir y excluir la categoría de semillas de las matrices. La categoría de semillas modela un banco anual de semillas en el suelo, el ingreso de nuevos individuos a la población por la vía de la germinación de semillas en una temporada reproductiva posterior a la que fueron liberadas, así como la fecundidad medida en número de semillas producidas por individuo reproductivo. Al excluirla se modela una población sin banco de semillas, lo que implica que únicamente por la vía de la germinación de semillas durante la misma temporada reproductiva en la que fueron liberadas es posible el ingreso de nuevos individuos a la población, además la fecundidad únicamente es medida en términos del número de plántulas producidas por individuo reproductivo.

Población	Inclusión categoría sem			Exclusión categoría sem				
	Categoría	Propiedades asintóticas			Categoría	Propiedades asintóticas		
		w	v	$\lambda$		w	v	$\lambda$
MC	sem	0.938	0.000	1.234	pl	0.905	0.001	1.053
	pl	0.059	0.000		j	0.067	0.018	
	J	0.003	0.012		a1	0.008	0.194	
	a1	0.000	0.192		a2	0.006	0.223	
	a2	0.000	0.217		a3	0.007	0.270	
	a3	0.000	0.255		a4	0.007	0.295	
	a4	0.000	0.323					
SN	sem	0.913	0.000	0.880	pl	0.738	0.000	0.819
	pl	0.08	0.001		j	0.065	0.005	
	J	0.006	0.017		a1	0.012	0.045	
	a1	0.001	0.183		a2	0.007	0.120	
	a2	0.001	0.334		a3	0.003	0.176	
	a3	0.000	0.273		a4	0.175	0.653	
	a4	0.000	0.192					

#### 4.5 ANÁLISIS DE SUSTENTABILIDAD

Las entradas matriciales a las que  $\lambda$  es más sensible (i.e. las de mayor elasticidad) presentan poca variación ó explican sólo una pequeña parte del  $\Delta\lambda$ . La mayor fecundidad en número de semillas por individuo reproductivo de la categoría a1, fue lo que explicó en mayor medida el



mayor valor de  $\lambda$  en MC, respecto al de SN, sin embargo, esta entrada tuvo un valor bajo de elasticidad (Figura 14). Las entradas matriciales con valores altos de elasticidad, por otro lado, contribuyeron poco al  $\Delta\lambda$  y fueron principalmente la permanencia de las categorías a1, j, a2 y a4. Las entradas matriciales correspondientes al crecimiento contribuyeron muy poco al  $\Delta\lambda$ , con excepción de la transición de la categoría a1 a a2 ( $a_{a2,a1}$ ), que tuvo un valor importante en términos de contribución al  $\Delta\lambda$  (Figura 14).

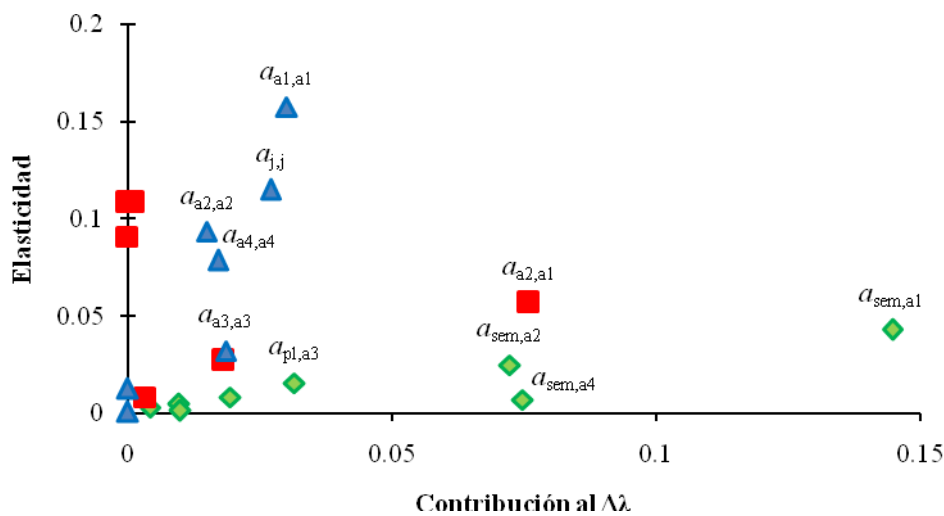


Figura 14. Relación entre los valores de elasticidad y las contribuciones al  $\Delta\lambda$  de la matriz de *F. haematacanthus* para la población de MC, Valle de Tehuacán, Puebla, México. Las letras con subíndices indican las entradas matriciales individuales del tipo  $(a_{i,j})$  cada proceso demográfico esta representado con símbolos diferentes.

Simbología: fecundidad =  $\blacklozenge$ ; permanencia =  $\blacktriangle$ ; crecimiento =  $\blacksquare$ .

El análisis para SN muestra que la permanencia de la categoría a2 ( $a_{a2,a2}$ ) tuvo un valor de elasticidad y contribución alto, al igual que la fecundidad de semillas de la categoría a1 ( $a_{sem,a1}$ ) y la transición de la categoría a1 a a2 ( $a_{a2,a1}$ ) (Figura 15), por lo que estas entradas matriciales son de especial interés en términos del manejo y uso al que están sujetos los individuos adultos de *F. haematacanthus* en SN.

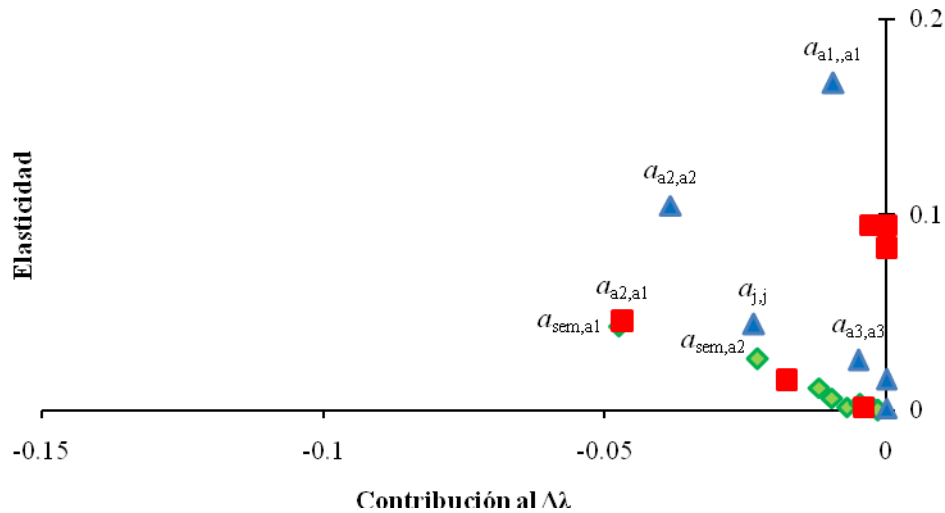


Figura 15. Relación entre los valores de elasticidad y las contribuciones al  $\Delta\lambda$  de la matriz de *F. haematacanthus* para la población de SN, Valle de Tehuacán, Puebla, México. Las letras con subíndices indican las entradas matriciales individuales del tipo  $(a_{i,j})$  cada proceso demográfico esta representado con símbolos diferentes. Simbología: fecundidad =  $\blacklozenge$ ; permanencia =  $\blacktriangle$ ; crecimiento =  $\blacksquare$ .

Al aumentar la tasa de mortalidad de todas las categorías adultas en la población de SN (como un experimento numérico) y llevar a cabo nuevos ERTV, utilizando la matriz de proyección poblacional de MC como matriz de referencia, esperamos que aumentaran el valor de las contribuciones correspondientes a la permanencia de todas las categorías adultas, mientras que sus elasticidades disminuyeron. En este caso, la permanencia de la categoría a1 tuvo especial relevancia, ya que al aumentar la tasa de mortalidad en una cantidad absoluta de 0.2 adquirió la mayor contribución al  $\Delta\lambda$  y tuvo la segunda elasticidad más alta (Figura 16).

La permanencia de la categoría j y la fecundidad de semillas de la categoría a1 también aumentaron su elasticidad, mientras que su contribución permaneció constante, aunque no así su relevancia con respecto a las demás entradas matriciales (Figura 16).

Todas las demás entradas matriciales permanecieron con valores bajos de elasticidad y de contribución. Por otro lado, a medida que disminuyó la tasa de mortalidad (como un experimento numérico), la mayor contribución negativa al  $\Delta\lambda$  la tuvo la entrada matricial de fecundidad de semillas de la categoría a1 ( $a_{sem,a1}$ ). La permanencia de la categoría a4 ( $a_{a4,a4}$ ) tuvo una contribución al  $\Delta\lambda$  muy baja, sin embargo, a medida que disminuyó la mortalidad su elasticidad aumentó de manera considerable, alcanzando el 79.8 % de la elasticidad total (Figura 16). En este caso, las entradas matriciales correspondientes a la permanencia de la categoría a4, a1 y a2 comenzaron a tener valores de contribución positivos, debido a que al disminuir su mortalidad, las entradas matriciales correspondientes a la transición y permanencia tuvieron valores más altos a los valores de esas mismas entradas matriciales en MC.

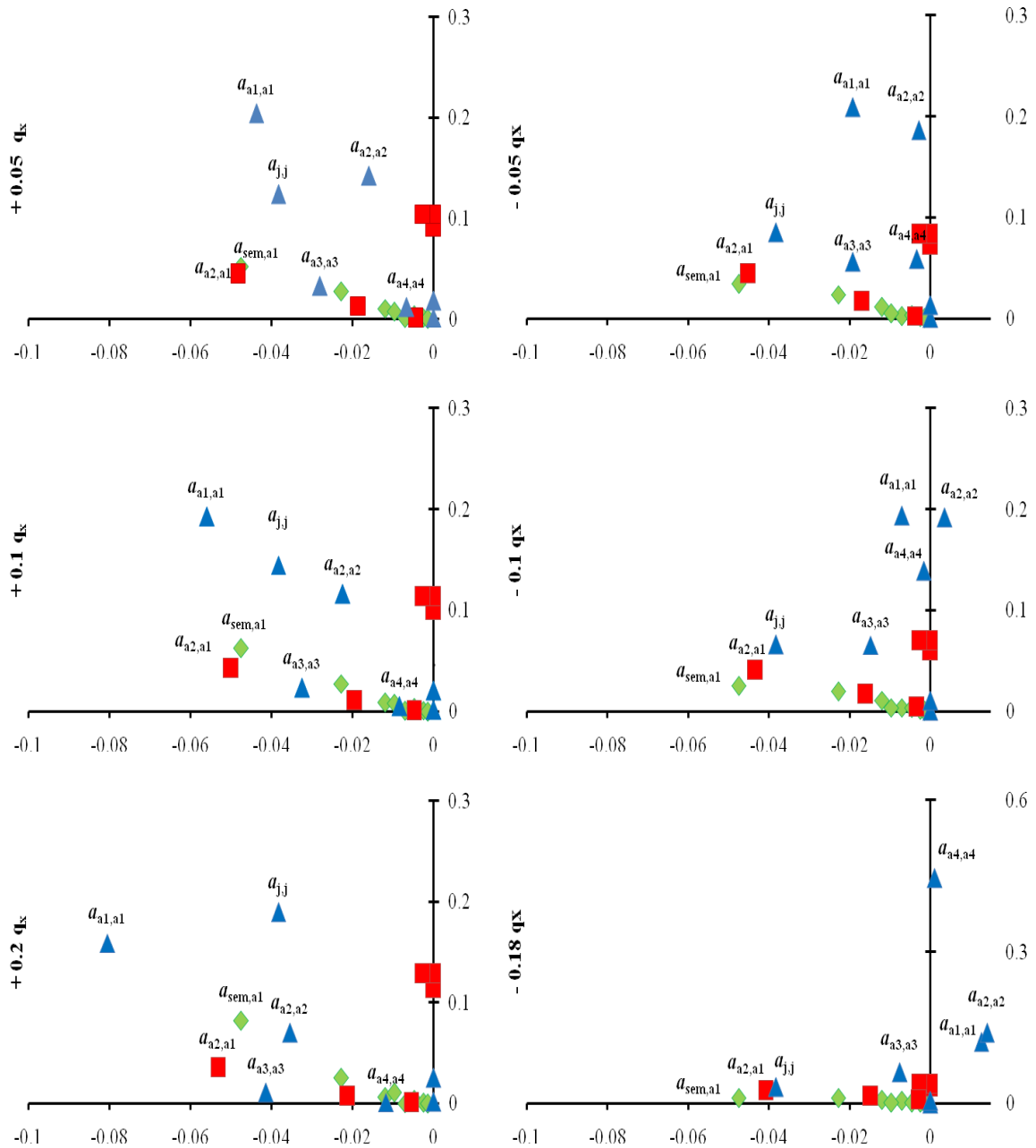


Figura 16. Simulaciones numéricas de aumento y disminución del valor de la tasa de mortalidad ( $q_x$ ), en una cantidad absoluta, en todas las categorías adultas de la matriz de SN. Se muestran las nuevas relaciones entre los valores de elasticidad y las contribuciones al  $\Delta\lambda$  para cada modificación. La escala del eje x y la magnitud del cambio en  $q_x$  en la última gráfica de cada columna es diferente. Simbología: fecundidad =  $\blacklozenge$  ;permanencia =  $\blacktriangle$  ;crecimiento =  $\blacksquare$ .

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 ESTADIOS TEMPRANOS

El porcentaje de germinación de las semillas *F. haematacanthus* un mes después de la siembra en condiciones controladas fue de 22.22 %. La germinación comenzó el sexto día y alcanzó el 50 % el 16° día. Este comportamiento sugiere que las semillas de *F. haematacanthus* requieren de un cierto periodo bajo condiciones de alta humedad para hidratarse y poder germinar. La tasa de germinación de *F. haematacanthus* fue relativamente lenta y el porcentaje de germinación fue bajo en comparación con *Ferocactus histrix*, que alcanza porcentajes de germinación a temperatura constante ( $24 \pm 2$  °C y 13 h/luz) mayores al 70 % al sexto día después de la siembra y de 96 % al 17° día (del Castillo, 1986).

De manera general, es común que las semillas de especies de la familia Cactaceae germinen en un alto porcentaje inmediatamente después de su dispersión, cuando las condiciones de humedad y temperatura son favorables para su germinación (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). En el caso de *F. haematacanthus*, en el experimento de germinación en campo, los primeros eventos de germinación se registraron hasta el 37° día (agosto 2011) después de la siembra (en julio 2011) y las últimas semillas que germinaron lo hicieron a los 158 días (en diciembre 2011), lo que refleja que las condiciones de humedad y temperatura adecuadas para la germinación fluctúan a través del tiempo (del Castillo, 1986; Contreras y Valverde, 2002) debido principalmente a la variación en la precipitación. Considerando que se trata de experimentos de campo, podemos decir que los porcentajes de germinación a un año después de la siembra fueron relativamente altos (Nodriza = 13.2 %; Roca = 5.4 %; Expuesto = 2.4 %) y similares a lo que se ha reportado para otras cactáceas en experimentos semejantes, como es el caso de *Neobuxbaumia macrocephala* (Nodriza = 11.2 %, Expuesto = 2.8 %); *N. tetetzo* (Nodriza = 13.6 %, Expuesto = 3.6 %) y *N. mezcalaensis* (Nodriza = 29.2 %, Expuesto =

6.0 %). En dichas especies, que también se distribuyen en el Valle de Tehuacán, los micrositios protegidos bajo la sombra de una planta nodriza fueron más adecuados para la germinación en comparación con los micrositios expuestos a la radiación solar directa (Esparza-Olguín, 2005). Sin embargo, en nuestros experimentos con *F. haematacanthus* dichas diferencias no fueron significativas, lo que probablemente se debió a la existencia de una alta variabilidad dentro de los resultados de cada tratamiento.

Por otro lado, una pequeña fracción de las semillas que se sembraron en condiciones naturales (1.26 %) germinó después de haber permanecido un año en el suelo (en Julio 2012), lo que se ha reportado en pocas ocasiones en semillas de cactáceas (Godínez-Alvarez *et al.*, 2003). La germinación un año después de la siembra se observó únicamente en los micrositios protegidos (N y R), lo que sugiere que éstas logran sobrevivir y permanecer viables por periodos prolongados de tiempo sólo bajo condiciones que les brinden cierta protección y amortigüen las condiciones ambientales (del Castillo 1986; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Bowers, 2000; Jurado y Flores, 2005). Las semillas de *F. haematacanthus* comparten ciertas características con semillas de otras especies de cactáceas que forman bancos en el suelo, tales como su fotoblastismo positivo (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997; Flores *et al.*, 2011; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2013), su tamaño pequeño (< 2 mm) (Thompson *et al.*, 1993; Bowers, 2000; Jurado y Flores, 2005) y su longevidad ecológica (por lo menos de un año) (Bowers, 2000), observada en el experimento de germinación en campo, por lo que es probable que formen un banco en el suelo de manera natural. Esto podría tener implicaciones muy relevantes en términos de conservación de esta especie, como se discutirá más adelante.

La relevancia ecológica del banco de semillas puede intuirse a partir de los resultados de las simulaciones numéricas, en las que al excluir la categoría de semillas de la matriz de

proyección poblacional (que modela la presencia de un banco anual de semillas, el ingreso de nuevos individuos a la población por la vía de la germinación de semillas en una temporada reproductiva posterior a la que fueron liberadas, así como la fecundidad medida en número de semillas producidas por individuo reproductivo)  $\lambda$  disminuyó drásticamente en la población de MC ( $\lambda = 1.234$  a  $\lambda = 1.053$ ), mientras que en SN su valor casi no se modificó ( $\lambda = 0.880$  a  $\lambda = 0.819$ ). Estos resultados coinciden con el patrón observado para poblaciones que están en crecimiento y en declive numérico, respectivamente, ya que las entradas de fecundidad son relativamente más sensibles en el primer caso (en términos de su elasticidad), mientras que en el segundo, la fecundidad casi no contribuye al valor de  $\lambda$  (de Kroon *et al.*, 2000).

Con respecto a la supervivencia de las plántulas que surgieron a partir del experimento de germinación en campo, ésta difirió entre los micrositios protegidos (N y R) y los expuestos (E), ya que ninguna plántula sobrevivió en el último. Este comportamiento es similar al que observamos en los resultados del experimento de supervivencia de plántulas introducidas (G y P), ya que a un año de su introducción, la supervivencia de las plántulas en los micrositios protegidos bajo la sombra de una planta nodriza (N) fue ligeramente mayor (NG = 23.33 %; NP = 20.83 %) que la de los micrositios expuestos (EG = 13.33 %; EP = 10.83 %), aunque esta diferencia no fue significativa estadísticamente. Los factores que podrían explicar la mayor supervivencia de las plántulas (producidas e introducidas) en los sitios bajo nodriza son: 1) la disminución de la radiación solar directa que experimentan las plántulas, ya que la sombra disminuye la temperatura cercana al suelo lo que permite que éste retenga la humedad por más tiempo, reduciendo la tasa de evapotranspiración de las plántulas y evitando su desecación (Jordan y Nobel, 1981; del Castillo 1986; Nobel *et al.*, 1986; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998; Ruedas *et*

*al.*, 2000); 2) la retención del suelo que provee el sistema radicular de la planta nodriza, ya que la escorrentía provocó el desprendimiento de algunas de las plántulas introducidas, especialmente en los micrositos expuestos, y debido a esto, su supervivencia disminuyó (obs. pers.; Flores y Jurado, 2003) y 3) la presencia de mantillo, ya que esta capa de materia orgánica provee a las plántulas de cierta protección contra la escorrentía y la herbívora (Valiente-Banuet *et al.*, 1991).

Sin embargo, la disminución de la radiación solar directa debida a la presencia de las plantas nodrizas tuvo el efecto de reducir la tasa de crecimiento de las plántulas (Tabla 10,  $F= 8.117$ ; g.l.= 1;  $P = 0.007$ ), lo que podría repercutir de manera negativa en su supervivencia a largo plazo, pues una baja tasa de crecimiento determina que las plántulas permanezcan por un tiempo más prolongado en esta etapa tan vulnerable del ciclo de vida (Godínez-Alvarez, *et al.*, 2003). Sin embargo, debido al tiempo en que se siguió este experimento (1 año), no podemos establecer con claridad en qué medida esto podría repercutir en su destino a mediano y largo plazo.

A partir de los resultados de los experimentos en campo, podemos sugerir que *F. haematacanthus* tiene ciertas limitaciones para germinar y establecerse, las cuales podrían explicar en alguna medida su especificidad de hábitat (Gutiérrez-García 2007). Ya que en los experimentos de campo se observó un porcentaje de germinación ligeramente mayor al asociarse con una planta nodriza, aunque esto fue una tendencia no significativa estadísticamente, sin embargo, la supervivencia de las plántulas producidas en campo sí difirió significativamente entre sitios protegidos (con nodriza, N y R) y sitios expuestos. Nuestros resultados, nos ayudan a entender mejor las limitaciones y restricciones que impone el ambiente sobre los procesos de germinación y establecimiento, y de alguna manera



contribuyen a explicar el porqué de la baja abundancia y distribución de *F. haematacanthus* en la naturaleza.

Además de lo riguroso de las condiciones ambientales, las etapas tempranas del ciclo de vida afrontan otras amenazas relacionadas con la presencia de ganado. Se ha registrado que el pisoteo y el forrajeo del ganado disminuye el éxito de la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de *F. cylindraceus*, *F. wislizeni*, *F. hystrix* y al reducir la cobertura de los arbustos que funcionan como sus plantas nodriza, erosionar el suelo y dañar directamente a las plántulas (Reid *et al.*, 1983; del Castillo 1987; del Castillo y Trujillo 1992; Bowers *et al.*, 1995; Bowers, 1997). Así la presencia de ganado podría restringir el potencial de crecimiento poblacional (del Castillo, 1987; Godínez-Alvarez *et al.*, 2003) poniendo en riesgo la persistencia, viabilidad y capacidad de regeneración de poblaciones de cactáceas que están sujetas a este tipo de disturbio (Hernández y Godínez-Alvarez, 1994; Portilla-Alonso y Martorell, 2011; Malo *et al.*, 2011; Peco *et al.*, 2011), como es el caso de *F. haematacanthus* en SN.

## 5.2 DEMOGRAFÍA MATRICIAL

La densidad poblacional de *F. haematacanthus* en MC ( $0.266 \text{ individuos}/100 \text{ m}^2 \pm 0.095 \text{ e.e.}$ ) fue mayor que la densidad reportada por Gutiérrez-García (2007) en esta misma localidad ( $0.082 \text{ individuos}/100 \text{ m}^2$ ). La diferencia entre nuestro reporte y el de Gutiérrez-García (2007) probablemente se deba a que nos concentramos en áreas diferentes de la misma localidad, pues en algunas zonas (por ejemplo, muy cerca a la carretera federal 629) la densidad poblacional es visiblemente menor. Por otro lado la densidad que encontramos en SN ( $0.035 \text{ individuos}/100 \text{ m}^2 \pm 0.014 \text{ e.e.}$ ) es la menor densidad que se ha reportado para esta especie (aunque en una visita exploratoria a la Sierra de Tecamachalco observamos una menor

densidad), ya que incluso las densidades que Gutiérrez-García (2007) reporta para las poblaciones con el mayor índice de disturbio que ella evaluó (0.079 y 0.082 individuos/100 m<sup>2</sup>) son mayores a la densidad de *F. haematacanthus* en SN.

Comparando los resultados de nuestra poblaciones de estudio con los de otras cactáceas barriliformes, tenemos que la densidad de *Echinocactus platyacanthus* var *grandis*, varía entre 2.76 y 10.16 individuos/100 m<sup>2</sup> (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007), mientras que para otras especies del género *Ferocactus* como *F. cylindraceus*, sus densidades varían entre 4 y 13 individuos/100 m<sup>2</sup> (Bowers, 1997) y para *F. hystrix* entre 10 y 2 individuos/100 m<sup>2</sup> (del Castillo, 1987). Puede concluirse que las densidades de *F. haematacanthus* en ambas poblaciones estudiadas fueron bajas en comparación con dichas especies.

Es posible que la baja densidad de *F. haematacanthus* en SN se deba a que la población estudiada está muy cercana a la comunidad rural de Santiago Nopala. La cercanía con este poblado incrementa la frecuencia e intensidad del disturbio de origen humano, como la apertura de parcelas para la agricultura, la colecta ilegal de plantas, el pastoreo (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Martorell y Peters, 2005; Malo *et al.*, 2011) y, en el caso particular de este estudio, la corta de tallos de individuos adultos de *F. haematacanthus* que se utilizan como fuente de agua y forraje para el ganado. Como vimos, lo anterior repercute en una alta mortalidad de individuos adultos y, en consecuencia, determina que la tasa de crecimiento poblacional sea menor que la unidad.

En MC, la baja densidad poblacional observada, en comparación con la de otras cactáceas barriliformes, podría estar asociada a la alta incidencia de terrenos agrícolas colindantes. De hecho, ocho de los individuos de nuestra muestra se encontraron en los fragmentos de

vegetación natural remanentes entre los campos de cultivo, por lo que al evaluar la densidad se introdujeron áreas que ya habían sido transformadas con fines agrícolas, lo que redujo la densidad de esta población. Es probable que la acelerada tasa de cambio de uso de suelo que ha habido en esta región (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Gutiérrez-García, 2007) haya reducido el tamaño poblacional de *F. haematacanthus* en esta zona. La mayor parte de la muestra poblacional evaluada en MC se encuentra en la ladera de una cañada con elevada pendiente, por lo que este terreno no ha sido desmontado para la agricultura.

En MC la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) difirió significativamente de la unidad, mientras que en SN fue indistinguible de la unidad (MC  $\lambda = 1.234$ ,  $IC_{95\%} = 1.008 - 1.470$ ; SN  $\lambda = 0.880$ ,  $IC_{95\%} = 0.748 - 1.106$ ). Es relevante señalar que el valor de  $\lambda$  de cada una de las poblaciones no cae en el intervalo de confianza del  $\lambda$  de la otra población, por lo que ambos valores difieren estadísticamente entre ellos. Las diferencias se debieron principalmente a la fecundidad y a la supervivencia de los organismos adultos, que fueron mayores en MC que en SN, como lo muestran los resultados del ERTV y como se discutirá más adelante.

Las estructuras poblacionales observadas y las esperadas según las proyecciones matriciales (vectores  $\mathbf{w}$ ) difieren entre sí y entre poblaciones de estudio, por lo que se puede decir que ambas poblaciones se encuentran lejos de la estructura estable de tamaños. Esto es común en muchas poblaciones vegetales (Godínez-Alvarez *et al.*, 2003) y nos habla de que existe variación en el comportamiento demográfico de la población a través del tiempo. Seguramente, distintos factores (históricos, ecológicos y antropogénicos) han moldeado la estructura poblacional de cada población.

De las estructuras poblacionales observadas es importante señalar que los individuos de la categoría pl (que sólo se observaron en MC), se localizaron al fondo y en la ladera norte de una cañada, por lo que probablemente el éxito en el establecimiento (y por ende la capacidad de regeneración de la población) no sea una variable que podamos extrapolar a todo el sitio de estudio. La ausencia de plántulas en la muestra de SN podría deberse a que en nuestra búsqueda las pasamos por alto (siendo que recorrimos un área bastante extensa), pues en principio se podría pensar que las condiciones de mayor temperatura y precipitación de este sitio podrían ser más favorables para la germinación y el establecimiento de cactáceas con crecimiento barriliforme (del Castillo 1987). Sin embargo, el tránsito y el forrajeo por parte del ganado en los terrenos relativamente planos de SN puede ser un factor que afecte negativamente a los estadios tempranos en particular y, en realidad, esta sea la causa de que no hayamos encontrado plántulas en SN.

El vector  $w$ , que representa la estructura estable de tamaños, tuvo la mayor proporción en la categoría sem ( $> 90\%$ ) en ambas poblaciones (ver resultados sección 4.2.2; Tabla 10) debido a que la contribución que hacen las categorías reproductivas a la categoría de semillas es alta. La alta proporción de individuos de la categoría sem en la estructura estable de tamaños ( $w$ ) enmascaró un poco las diferencias entre las proporciones de individuos de las demás categorías, ya que si nos concentramos sólo en la distribución de proporciones entre las demás categorías, podemos ver que la proporción de individuos fue mayor en las primeras categorías y disminuyó hacia categorías de mayor tamaño (resultados sección 4.2.2; Tabla 10).

Sin embargo, al excluir la categoría sem en las simulaciones numéricas (resultados sección 4.4; Tabla 13) la proporción de las categorías de mayor tamaño aumentó drásticamente en SN, donde la fecundidad, en número promedio de plántulas por individuo fue muy baja. Mientras

que en MC, donde la fecundidad en número promedio de plántulas por individuo fue relativamente alta las proporciones casi no se modificaron.

El vector de los valores reproductivos (vector  $\mathbf{v}$ ), por otro lado, mostró que los valores reproductivos se incrementaron a medida que aumentó el tamaño de la categoría en ambas poblaciones, como es común en especies de cactáceas (Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). La categoría a4 fue la que tuvo el mayor valor reproductivo. Esto es comprensible en vista de que los organismos de mayor talla son los que pueden asignar una mayor cantidad de recursos para la reproducción sin comprometer su crecimiento o su supervivencia, y también son los que tienen un mayor número de meristemos (areolas) que se pueden diferenciar en estructuras reproductivas (del Castillo 1987; Peco *et al.*, 2011). En las simulaciones numéricas al excluir la categoría sem de la matriz de proyección de MC (lo que implicaría que no hay banco de semillas en el suelo) el valor reproductivo entre categorías no se modificó con respecto a lo que se obtuvo al incluir dicha categoría. Esto pudo deberse a que las probabilidades de supervivencia y la fecundidad en términos de número de plántulas por individuo reproductivo ( $F_{x(pl)}$ ) de las categorías a2, a3 y a4 fueron muy similares, lo que hizo que su valor reproductivo no difiriera de manera importante entre ellas. Por otro lado, en SN al excluir la categoría de sem de la matriz de proyección poblacional, los valores reproductivos sí se modificaron, ya que la categoría a4 incrementó su valor reproductivo substancialmente (0.313 a 0.667), incluso cuando esta categoría tuvo el menor valor de fecundidad ( $F_{a4(pl)} = 1.751$ ). El incremento del valor reproductivo de la categoría a4 puede estar relacionado con la menor tasa de mortalidad de esta categoría en comparación con las demás categorías adultas.

### 5.3 REPRODUCCIÓN

La probabilidad de reproducción de los individuos de *F. haematacanthus* mostró un patrón contrastante en ambas poblaciones de estudio. En MC, la categoría reproductiva con mayor frecuencia fue la categoría D, que corresponde a organismos que se reprodujeron ambos años (2010 y 2011) (Resultados, sección 4.2.1., Tabla 5), mientras que en SN la categoría reproductiva con mayor frecuencia fue la categoría A, que corresponde a organismos que no se reprodujeron ninguno de los dos años.

Es probable que el contraste en el comportamiento reproductivo entre los organismos de ambas poblaciones esté relacionado con el uso que se les da a los tallos de los individuos adultos de *F. haematacanthus* en SN, ya que el daño mecánico que se efectúa a los tallos para exponer el tejido al ganado repercute negativamente en la reproducción, quizá debido a que el organismo dañado debe reasignar y redistribuir sus recursos hacia la reparación del tejido somático dañado (Zavala-Hurtado y Días-Solís, 1995), lo que necesariamente implica una disminución de la asignación hacia los procesos de reproducción y crecimiento (Harris, 1989). Este proceso podría reducir la capacidad reproductiva por periodos relativamente prolongados, pues la recuperación o sustitución del tejido somático dañado puede tardar años. Por ejemplo, *Cephalocereus columna-trajani*, un cactus columnar del Valle de Tehuacán, puede demorar aproximadamente unos 60 años en reiniciar la reproducción después de haber sufrido daño (Zavala-Hurtado y Días-Solís, 1995). Así, este tipo de daño mecánico podría explicar efectivamente la baja probabilidad de reproducción que se observó en SN, en comparación con MC. Además, en algunos casos, el daño mecánico afecta directamente el área apical de la planta, donde se encuentran los meristemas que pueden dar lugar a flores, de tal manera que el efecto negativo sobre la fecundidad es directo.

Sobre la producción de frutos entre poblaciones, años y categorías de tamaño se encontró un efecto significativo de la población (MC y SN) ( $P < 0.001$ ), el año (2010 y 2011) ( $P = 0.020$ ), la categoría (a1, a2, a3 y a4) ( $P = 0.030$ ) y de la interacción del año y la categoría ( $P = 0.004$ ) sobre la producción de frutos, (ver Resultados, sección 4.2.1, Tabla 6). Esto indica que la producción de frutos por categoría difiere entre años, lo que, como se comentó en el párrafo anterior, podría estar asociado a la reducción en la producción de frutos relacionada con el daño del que son objeto los tallos de *F. haematacanthus* en SN.

En MC, el número promedio de frutos por individuo aumentó a medida que se incrementó el tamaño de la categoría en ambos años (2010-2011), como es común en especies de cactáceas (del Castillo, 1987; Godínez-Alvarez *et al.*, 2003 y referencias ahí citadas), así como la proporción de individuos reproductivos por categoría y la probabilidad de reproducción por categoría. Mientras que en SN, el comportamiento de estas variables no siguió el mismo patrón, ya que en este caso la categoría a3 tuvo la menor probabilidad de reproducción pero también tuvo el mayor número de frutos por individuo reproductivo, mientras que la categoría a4 presentó el patrón inverso.

El daño mecánico, por otro lado, aumentó la mortalidad de los individuos adultos de *F. haematacanthus*, lo cual redujo su abundancia y densidad, y a su vez contribuyó a la baja producción de frutos que se observó en SN, como también se ha observado en otras especies de cactáceas (del Castillo, 1987; Peco *et al.*, 2011). Lo anterior concuerda también con el comportamiento de la probabilidad de reproducción y el número de frutos por individuo entre categorías de tamaño.

## 5.4 ANÁLISIS DE PERTURBACIÓN

Con respecto a las sensibilidades, el patrón observado fue similar en ambas poblaciones de estudio. Los resultados de sensibilidad para las entradas matriciales calculadas y observadas mostró que las entradas matriciales asociadas al crecimiento de las categorías sem ( $a_{pl,sem}$ ), pl ( $a_{j,pl}$ ) y j ( $a_{a1,j}$ ) tienen valores de sensibilidad muy altos, lo que sugiere que están sujetas a una fuerte presión de selección natural (de Kroon *et al.*, 1986), quizá debido al intenso filtro poblacional que representan estas etapas del ciclo de vida (Godínez-Alvarez *et al.*, 2003).

El patrón de las elasticidades, por otro lado, sí difirió entre las dos poblaciones de estudio y coincidió con lo esperado para poblaciones que muestran una tendencia de crecimiento ( $\lambda > 1$ , en MC) ó de declive numérico ( $\lambda < 1$ , en SN) (de Kroon *et al.*, 2000). En MC, los valores de elasticidad más altos se observaron en las transiciones de las categorías pl ( $e_{j,pl}$ ) y j ( $e_{a1,j}$ ), y en la permanencia de los individuos de la categoría a1 ( $e_{a1,a1}$ ), lo que indica que estas etapas del ciclo de vida fueron las que más contribuyeron a la dinámica poblacional en MC (de Kroon *et al.*, 1986). En comparación con MC, la población de SN mostró los valores de elasticidad más altos en la permanencia de los individuos en categorías de mayor tamaño (a4, a2, a1 y j). Este cambio en el patrón tiene sentido en vista de que en esta población el valor de  $\lambda$  fue menor que la unidad: en una población que está decreciendo, la permanencia de los organismos en su misma categoría de tamaño es lo que sustenta la permanencia de la población a través del tiempo (Silvertown *et al.*, 1993; de Kroon *et al.*, 2000), y la tasa a la que decrece la población es una función directa de la mortalidad de los individuos.

Respecto a las simulaciones numéricas que llevamos a cabo para abordar algunas preguntas sobre la importancia demográfica de ciertos procesos ecológicos, aquí analizaremos los efectos que tuvo modificar la tasa de mortalidad de las categorías adultas en ambas



poblaciones (en las secciones 5.1 y 5.2 ya se discutieron los resultados relacionados con la importancia del banco de semillas). Para que  $\lambda$  alcanzara un valor mayor a la unidad ( $\lambda = 1.004$ ) en SN, fue necesaria una reducción en la tasa de mortalidad de todas las categorías adultas en una cantidad absoluta de 0.18. Sin embargo, al simular la disminución en la tasa de mortalidad se contempló un incremento proporcional a la probabilidad de permanencia y transición, por lo tanto, esta simulación no refleja la complejidad de la respuesta biológica potencial que ocasionaría una reducción en el manejo que sufren los tallos de *F. haematacanthus*. La reducción de la tasa de corte de tallos probablemente incrementaría aún más la tasa de crecimiento poblacional, pues como resultado de ello podría incrementarse la tasa de crecimiento por categoría, la probabilidad de transición, el número de individuos reproductivos (Zavala-Hurtado y Días-Solís, 1995; Peco *et al.*, 2011) y la producción de frutos, debido a que no habría un costo energético asociado con la reparación del tejido somático dañado. Esto, en el largo plazo, quizás podría revertir la tendencia de declive numérico de esta población e incluso incrementar el incipiente crecimiento poblacional que se observó en la simulación al modificar la tasa de mortalidad.

En MC, cuyo valor de  $\lambda$  fue superior a la unidad, se llevaron a cabo simulaciones numéricas para evaluar hasta qué punto la reducción en la supervivencia llevaría a revertir el crecimiento poblacional (i. e.  $\lambda < 1$ ). Los resultados mostraron que esta población parece ser bastante robusta pues  $\lambda$  adquirió valores por debajo de la unidad sólo cuando se llevo a cabo un aumento sumamente drástico ( $q_x = 0.5$ ) en la tasa de mortalidad de todas las categorías adultas. En esta población, los valores de la fecundidad y de las transiciones entre categorías fueron altos lo que sugiere que se trata de una población viable y en buen estado de conservación.

De los resultados del ERTV, se obtuvo que las diferencias en el valor de  $\lambda$  entre poblaciones se debieron principalmente a la variación en la fecundidad, medida en términos del número de semillas producidas por individuo reproductivo ( $a_{sem,a1}$ ) y al crecimiento de la categoría a1 ( $a_{a2,a1}$ ), que es la primera categoría reproductiva. En SN, la categoría a1 tuvo la probabilidad de mortalidad más alta de entre las categorías adultas ( $q_{a1} = 0.321$ ) y proporcionalmente fue la que tuvo la segunda mayor frecuencia de daño mecánico (sólo después de la categoría a3). La alta frecuencia de daño mecánico, y la consecuente alta mortalidad de esta categoría, podría explicar su baja fecundidad y probabilidad de crecimiento, al comparar estas entradas matriciales con las observadas en MC. Algo similar sucedió con la capacidad reproductiva de las categorías a4 ( $a_{sem,a4}$ ) y a3 ( $a_{sem,a3}$ ), lo que determinó que la fecundidad fuera el proceso demográfico que más contribuyera a las diferencias observadas en el valor de  $\lambda$  entre poblaciones.

Si consideramos que el corte de tallos es el factor principal que explica las diferencias en el valor de  $\lambda$  entre las dos poblaciones (más allá de las condiciones ambientales o la condición del hábitat de cada población), podríamos decir que la consecuencia más importante de esta actividad de manejo es la disminución del número de semillas por individuo reproductivo de todas las categorías adultas.

Aunque se sabe que la fecundidad puede variar mucho en condiciones naturales debido a una multiplicidad de factores (Bowers, 2000; Miquelajauregui y Valverde, 2010), el alto valor de la contribución negativa (es decir, una contribución a que *disminuya* el valor de  $\lambda$ ) de la fecundidad de la categoría a1 en SN podría estar relacionado con la alta probabilidad de muerte de los organismos de esta categoría, asociada a la alta frecuencia de daño mecánico que sufrieron.

El análisis de sustentabilidad realizado a partir de la combinación de los resultados de la elasticidad y ERTV permite establecer si alguna entrada matricial (que sabemos es afectada por el manejo) modifica su contribución y elasticidad al modelar un incremento o disminución en la intensidad de manejo, lo que puede ser útil para identificar entradas críticas para la conservación y aprovechamiento sustentable de las poblaciones estudiadas. Este análisis mostró que la permanencia de las categorías a1 y j ( $a_{a1,a1}$  y  $a_{j,j}$ ) son especialmente relevantes para determinar si el manejo en la población de SN es sustentable o no, ya que ambas entradas matriciales tuvieron valores altos tanto en el análisis de ERTV como en la matriz de elasticidad (ver sección 4.5 de Resultados; Figura 14). Para explorar con más detalle la relevancia y los efectos potenciales del manejo, se simuló un aumento y disminución de la tasa de mortalidad de las categorías adultas (que son las más afectadas por el manejo) ajustando el valor de la permanencia y la transición y se volvió a graficar la relación entre las elasticidades y las contribuciones del ERTV. En este análisis se observó que a medida que se incrementó la tasa de mortalidad de las categorías adultas la permanencia de las categorías j ( $a_{j,j}$ ), a1 ( $a_{a1,a1}$ ) contribuyeron cada vez más al  $\Delta\lambda$ , y aunque sus elasticidades disminuyeran, su relevancia siguió siendo la misma. Mientras que la fecundidad de la categoría a1 ( $a_{sem,a1}$ ) disminuyó su contribución al  $\Delta\lambda$ , pero incrementó su valor de elasticidad resultando en una entrada matricial especialmente relevante en términos de manejo (Zuidema *et al.*, 2007). Con estos resultados, podemos decir que la corta de tallos de *F. haematacanthus* es una actividad potencialmente no sustentable pues afecta directamente entradas matriciales ( $a_{a1,a1}$  y  $a_{sem,a1}$ ) que tienen valores altos de elasticidad y contribución, y de incrementarse el manejo acentuarían las diferencias entre poblaciones. Sin embargo, estos resultados deben de tomarse con reserva y pues este análisis se basó en el modelo más básico para hacer comparaciones entre poblaciones, pues sólo incluyen variación espacial (entre dos poblaciones) y un solo

régimen de manejo. Sería necesario incrementar el número de poblaciones y años de muestreo, e identificar poblaciones con

distintos regímenes de manejo, así como una población control, para capturar mejor la variación y las posibilidades de un manejo sustentable (Schmidt *et al.*, 2011).

## 5.5 EFECTOS DEL DISTURBIO

La importancia de las categorías adultas para la dinámica poblacional en SN, es evidente cuando observamos sus elasticidades, que son similares a lo registrado en otras poblaciones de diferentes especies de cactáceas que se ven expuestas a la corta de tallos para alimentar o dar de beber al ganado. Tal es el caso de *Ferocactus histrix*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Neobuxbaumia macrocephala* y *Echinocactus plathyacanthus* (Del Castillo, 1987; del Castillo y Trujillo, 1992; Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007), en la zona centro de México, así como de *Coryphanta wendermannii* y *Echinopsis terscheckii*, un cactus columnar que se distribuye al noroeste de Argentina (Malo *et al.*, 2011) y en los que también se encontró una relación negativa entre la presencia de ganado (burros) y la producción de flores y frutos (Peco *et al.*, 2011; Portilla-Alonso y Martorell, 2011).

Como se mencionó antes, esta forma de manejo tiene efectos negativos, tanto en la supervivencia como en la fecundidad. En cuanto a esto último, se ha observado que también hubo una disminución en la fecundidad asociada al consumo de frutos de *F. haematacanthus* por los pastores y el ganado en SN. El consumo de frutos también se ha registrado en otras especies del mismo género, como *F. histrix* y *F. pilosus*; se ha sugerido que consumir y coleccionar los frutos de manera masiva podría tener un efecto demográfico negativo pues los valores de fecundidad se pueden ver abatidos (del Castillo 1987; Hernández y Godínez-Alvarez, 1994). Aunque en la población de *F. haematacanthus* en SN esta práctica no parece

representar una actividad económica importante (como sí lo es en el caso de *F. histrix*, del Castillo y Trujillo, 1991), sí podría representar una amenaza real contra su persistencia y potencial de crecimiento poblacional, en vista de los bajos valores de fecundidad observados.

Los estudios citados en esta sección, y nuestros resultados, concuerdan en que la presencia de ganado y las prácticas de manejo asociadas (corta de tallos y consumo de frutos) tienen un efecto negativo sobre la dinámica poblacional de las poblaciones afectadas, al reducir la supervivencia, la fecundidad y el establecimiento.

En contraste, se ha reportado que el ganado caprino puede funcionar como dispersor efectivo de semillas de *E. platyacanthus* f. *grandis*, *Ferocactus latispinus* var. *spiralis* y *Ferocactus robustus*, pues se ha reportado que las semillas ingeridas y excretadas por el ganado se mantienen viables y tienen porcentajes de germinación elevados (75%, 80.8 % y 65 % respectivamente), y en algunos casos incluso mayores, con respecto a semillas que no pasaron por este tratamiento (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Baraza y Valiente-Banuet, 2008; Baraza y Fernández-Osores, 2013). Por ello, las consecuencias ecológicas que tiene la actividad del ganado sobre las dinámicas numéricas de las poblaciones de cactáceas están lejos de conocerse cabalmente. Debido a que la cría de ganado en la región de Tehuacán constituye la principal actividad de subsistencia familiar (Hernández, 2000), es importante documentar con mayor detalle el efecto que tiene, particularmente sobre especies y poblaciones de cactáceas amenazadas (Esparza-Olguín *et al.*, 2002, Portilla-Alonso y Martorell, 2011), pues aunque en general se supone que su efecto es negativo, no es posible descartar que cierto nivel de disturbio pueda ser beneficioso para algunas poblaciones de cactáceas tolerantes al disturbio y que algunos autores han referido

como especies relativamente “ruderales” (*sensu* Martorell y Peters 2005) al interior de dicho grupo.

Por otro lado, la presencia de ganado parece explicar algunas de las diferencias observadas entre las dos poblaciones en cuanto a la abundancia relativa de los organismos de diferente categoría: la mayor tasa de mortalidad en las categorías adultas en SN debidas al manejo podría ser uno de los factores que ha afectado su abundancia y, por lo tanto, la estructura de esta población (ver sección 4.1).

En lo que se refiere a la densidad, ésta fue relativamente baja en MC, probablemente debido a la acelerada tasa de cambio de uso del suelo que hay en la región, como lo documentó Gutiérrez-García en 2007. Esto sugiere que *F. haematacanthus* es una especie vulnerable a las modificaciones de su hábitat ya sea por agricultura o ganadería, como también lo constata el hecho de que la densidad poblacional fue aún menor en SN, en donde la intensidad del impacto antropogénico negativo parece ser mayor debido a la cercanía con el poblado de Santiago Nopala, la presencia de ganado y a que el terreno es relativamente plano y de fácil acceso.

## **5.6 CONSECUENCIAS PARA LA CONSERVACIÓN Y MER**

Considerando que los resultados de este estudio demográfico se obtuvieron en un periodo de un año y, tomando en cuenta la probable longevidad de nuestra especie de estudio, que debe ser muy alta según parece ser el caso en muchas cactáceas barriliformes (Bowers, 2000; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007), un año es un periodo de tiempo limitado para obtener resultados que representen el comportamiento numérico a largo plazo de las poblaciones estudiadas de *F. haematacanthus*.

Sin embargo, en este trabajo abordamos la variación espacial de su comportamiento demográfico, pues analizamos dos de sus poblaciones naturales y, con base en la comparación de su comportamiento demográfico, es posible realizar conjeturas con respecto a su conservación, pues dicha comparación permite identificar los factores que subyacen a las diferencias en sus tendencias numéricas (Ticktin, 2004; Portilla-Alonso y Martorell, 2011). A partir de esta comparación podemos que el factor que podría afectar de manera más importante la viabilidad de *F. haematacanthus* es el uso de sus tallos como forraje y bebida para el ganado, ya que sus consecuencias sobre la fecundidad y la supervivencia de todas las categorías adultas estableció las principales diferencias entre poblaciones y repercutió en la tendencia de declive numérico proyectada para SN. Otro factor a considerar es el cambio de uso de suelo para agricultura extensiva que se observó en MC y que produjo que la densidad de esta población fuera tan baja (Gutiérrez-García, 2007).

Cabe señalar que originalmente elegimos estas dos zonas de estudio como ejemplos contrastantes en términos de conservación, pues una de ellas (la de SN) se encuentra muy cercana a la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán (de hecho el poblado de Santiago Nopala sí está dentro de sus límites) y por lo tanto se esperaba que estuviera bien conservada, mientras que la población de MC, que esta fuera de los límites de la RBT-C esperábamos que estuviera en un peor estado de conservación. El resultado, sin embargo, fue el opuesto, pues las tendencias numéricas se vieron afectadas en mayor medida por factores que parecen ser independientes al polígono de la reserva, i.e., los efectos de la ganadería extensiva.

A partir de los resultados del análisis de sustentabilidad, sugerimos que el uso de los tallos de *F. haematacanthus* como forraje para el ganado no es sustentable debido al fuerte efecto negativo que tiene sobre la dinámica poblacional y particularmente sobre los individuos de la

categoría a1 en SN. Es posible que la importancia de esta categoría en términos de sustentabilidad únicamente se deba a que fue en la que se observó mayor frecuencia de daño, ya que el uso de esta planta no está asociado a una práctica de manejo establecida (Ticktin, 2004); más bien, parece ser que el uso de los individuos de *F. haematacanthus* como alimento/bebida para el ganado se lleva a cabo a partir de la disponibilidad de organismos, y quizás también a su cercanía con viviendas pertenecientes al poblado de Santiago Nopala. Así, nuestros resultados podrían estar sesgados y no reflejar la amenaza real a la que están sujetas las demás categorías adultas. Por ello, consideramos que se debería prohibir explícitamente la corta de tallos de *F. haematacanthus* en el plan de manejo de la RBT-C y con el objetivo de reducir la incidencia de esta actividad, sería necesario retener al ganado e impedirle que forraje durante la época de sequía, proveyéndole al mismo tiempo un suplemento alimenticio. Esto favorecería la nutrición del ganado y reduciría la presión sobre la vegetación nativa (Baraza *et al.*, 2010). Por supuesto, esto tendría grandes repercusiones a nivel social y económico, pues implicaría modificar el funcionamiento de la actividad ganadera a gran escala, y representaría una inversión extra para los pobladores de la zona, lo que quizás la haría poco redituable si no se cuenta con apoyo económico para llevarlo a cabo.

Acerca de los resultados de las etapas tempranas del ciclo de vida, podemos decir que *F. haematacanthus* presenta una alta especificidad de hábitat, como lo constata su reducida distribución geográfica, así como los patrones de germinación de semillas y establecimiento de plántulas. Lo anterior contribuye a su rareza en la naturaleza y hace que sea más vulnerable a la variación impredecible de las condiciones ambientales y al disturbio de origen humano, (i.e. cría de ganado, cambio de uso de suelo, sequía prolongada), lo que podría incrementar la probabilidad de extinción local de sus poblaciones (Esparza-Olguín, 2002). Es importante profundizar nuestro conocimiento y comprensión sobre las variables ambientales a las que



está asociada la especificidad de hábitat que presenta esta especie para poder llegar a alguna conclusión con respecto al porqué de su rareza.

A pesar de que es evidente que hace falta una evaluación más profunda del comportamiento a largo plazo de un mayor número de poblaciones de *F. haematacanthus*, así como de sus aspectos reproductivos, de los destinos de los organismos de etapas tempranas del desarrollo y de las consecuencias del manejo, también es cierto que los resultados de esta investigación identifican de manera muy clara el tipo de riesgos a los que pueden estar sujetas sus poblaciones y que podrían amenazar su persistencia a largo plazo. De continuar el efecto negativo del ganado sobre los organismos adultos en SN, ésta población estaría destinada a desaparecer en el corto o mediano plazo debido a la baja fecundidad, el nulo reclutamiento y la alta mortalidad registrada.

A continuación mostramos una evaluación del Método de Evaluación de Riesgo (MER) del anexo normativo II, que se utiliza para especies de plantas (NOM-059-SEMARNAT-2010). Los criterios fueron evaluados conforme a los resultados obtenidos en este estudio, y además se complementaron con una evaluación anterior hecha para *F. haematacanthus* por Gutiérrez-García en el año 2007, donde se usó el MER de la NOM-ECOL-059-2001 (Tabla 14).

*F. haematacanthus* alcanzó un puntaje de 2.05 después de resolver los cuatro criterios del MER para plantas, lo que ameritaría su inclusión en la categoría de riesgo de “En Peligro de Extinción”, ya que el puntaje obtenido se encuentra dentro del intervalo de esta categoría (igual o mayor que 2) que establece la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Anexo III). Las especies en la categoría “En peligro de extinción” son “Aquellas cuyas áreas de distribución o tamaño de sus poblaciones en el Territorio Nacional han disminuido drásticamente poniendo en riesgo su viabilidad biológica en todo su hábitat natural, debido a factores tales como la destrucción o modificación drástica del hábitat, aprovechamiento no sustentable, enfermedades o depredación, entre otros.” Lo anterior concuerda con nuestras observaciones tanto de la pérdida de hábitat, como del uso no sustentable de los tallos como fuente de alimento y bebida para el ganado observado en Morelos Cañada y Santiago Nopala respectivamente, así como de las observaciones en otras poblaciones estudiadas de *F. haematacanthus* por Gutiérrez-García en 2007. Sin embargo, quizás las poblaciones aquí analizadas y aquellas estudiadas por Gutiérrez-García (2007) no reflejen toda la extensión del territorio en donde esta especie habita, por lo que un estudio más detallado de su distribución y las condiciones de su hábitat serían necesarios para resolver de manera más precisa los criterios del MER.

## 5.7 CONCLUSIONES

1. El éxito de la germinación y el establecimiento de plántulas parece estar asociado a sitios donde las condiciones ambientales están amortiguadas (i.e. bajo la sombra de un arbusto).
2. Las semillas de *F. haematacanthus* pueden formar un banco de semillas en el suelo de manera natural, debido a que una pequeña fracción de las semillas sembradas permaneció viable por más de un año. Este proceso aumenta las oportunidades de germinación e incrementa la capacidad de regeneración poblacional.

3. El aprovechamiento de los tallos de *F. haematacanthus* como forraje y bebida para el ganado en la población de SN afectó negativa y fuertemente la supervivencia y la fecundidad de esta población, particularmente en los adultos de menor tamaño.
4. La tasa intrínseca de proyección poblacional fue significativamente mayor a la unidad en MC ( $\lambda = 1.234$ ), mientras que en SN su valor fue indistinguible de la unidad ( $\lambda = 0.880$ ).
5. La permanencia de los individuos en su misma categoría fue el proceso demográfico que más contribuyó al valor de  $\lambda$  (i.e. de mayor elasticidad) en ambas poblaciones.
6. Las diferencias en el valor de  $\lambda$  entre las dos poblaciones de estudio se debieron principalmente a la variación en el valor de la fecundidad y la supervivencia de la categoría a1.
7. Debido a lo anterior, la manera en la que se utiliza esta planta en la región de SN no es sustentable.
8. La evaluación de la variación espacial en el comportamiento demográfico de *F. haematacanthus* utilizando análisis prospectivos y retrospectivos, así como la relación entre ellos, resultó ser útil para identificar riesgos específicos y posibles vías de solución en cuanto al manejo y conservación de estas poblaciones.
9. Proponemos el cambio de categoría de riesgo de *F. haematacanthus* en la NOM-059-SEMARNAT-2010 de sujeta a protección especial (Pr) a en peligro de extinción (P).

## 6. LITERATURA CITADA

- Arias, M. S., López, S. y Guzmán, L. U. 1997. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, Fascículo 14. Instituto de Biología, UNAM, México D.F.
- Baraza, E. y Valiente-Banuet, A. 2008. Seed dispersal by domestic goats in a semi-arid thornscrub of México. *Journal of Arid Enviroments* **72**: 1973-1976.
- Baraza, E., Valiente-Banuet, A. y Delgado O. D. 2010. Dietary supplementation in domestic goats may reduce grazing pressure on vegetation in semi-arid thornscrub. *Journal of Arid Environments* **74**: 1061-1065.
- Baraza, E. y Fernández-Osores, S. 2013. The role of domestic goats in the conservation of four endangered species of cactus: between dispersers and predators. *Applied Vegetation Science* Doi: 10.1111/avsc.12027.
- Bowers, J. E. 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecology* **133**: 37-48.
- Bowers, J. E. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between – year seed bank? *Journal of Arid Enviroments* **45**: 197-205.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**: 481-506.
- Bravo-Hollins, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol. 2. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Byers, D. L. y Maegher T. R. 1997. A comparison of demographic characteristics in a rare and a common species of *Eupatorium*. *Ecological applications* **7**: 519-530.
- del Castillo, R. F. y Trujillo, S. 1991. Ethnobotany of *Ferocactus histrix* and *Echinocactus platyacanthus* (Cactaceae) in the semiarid central México: past, present and future. *Economic Botany* **45**: 495-502.

- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: Their roles in conservation biology. *Ecology* **81**: 619-627.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models*. 2a edición. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Callaway, R. M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos* **82**: 202–207.
- CITES. 2013. Apéndices I, II y III [En línea]. [Consultado 01 Agosto de 2013]; Disponible en: <http://www.cites.org/esp/app/appendices.php>
- Cody, M. L. 1993. Do Cholla cacti (*Opuntia spp.*, subgenus *cylindropuntia*) use or need nurse plant in the Mojave Desert. *Journal of Arid Enviroments* **24**: 139-154.
- CONAGUA. 2010. Normales Climatológicas [En línea] [Consultado: 01 de Agosto de 2010] Disponible en: <http://smn.cna.gob.mx/index.php>
- 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.
- Cota-Sánchez, J. H. 2008. Evolución de cactáceas en la región del Golfo de California. pp 67-79. En: *Estudios de las Islas del Golfo de California*. Flores-Campana, L.M. (ed). Universidad Autónoma de Sinaloa-Gobierno del Estado de Sinaloa-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México. 221 pp.
- Courchamp, F., Angulo, E., Rivalan, P., Hall, R. J., Signoret, L., Bull, L. y Meinard, Y. 2006. Rarity value and species extinction: The anthropogenic Alle effect. *PLOS Biology* **4**: 2405-2410.
- Dávila, P., Arizmendi, M. C., Valiente-Banuet, A., Villaseños, J. L., Casas, A. y Lira, R. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity and Conservation* **11**: 421-424.

- Enright, N. J., Franco, M. y Silvertown, J. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycles stages. *Oecología* **104**: 79-84.
- Enright, N. J. y Ogden, J. 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: Araucaria in Papua New Guinea, and Nothofagus in New Zeland. *Australian Journal of Ecology* **4**: 3-23.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México. *Biological Conservation* **103**: 349-359.
- Esparza-Olguín, L. 2004. ¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales? Un enfoque genético-demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* **75**: 17-32.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Mandujano, M. C. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* **47**: 229–245.
- Franco, A. C. y Nobel, P. S. 1989. Effect of nurse plant in the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**: 870-886.
- García, Enriqueta. 2004. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía- UNAM, pp 90.
- García Naranjo, A. y Mandujano, M. C. 2010. Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatrociénegas, México. *Cactáceas y suculentas mexicanas* **55**: 36-55.
- Godínez-Alvarez, H. y Valiente-Banuet, A. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: The role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* **39**: 21–31.

- Godínez-Alvarez, H., Valiente-Banuet, A. y Valiente-Banuet, L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany* **77**: 203-208.
- Godínez-Alvarez, H., Valverde, T. y Ortega-Baes, P. 2003. Demographic trends in the cactaceae. *The Botanical Review* **69**: 173-203.
- Godínez-Alvarez, H. y Ortega-Baes, P. 2007. Mexican cactus diversity: environmental correlates and conservation priorities. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* **81**: 81-87.
- Gutiérrez-García, K. 2007. Evaluaciones preliminares de conservación: estudio de caso de *Ferocactus haematacanthus* (Salm-Dyck) Bravo CACTACEAE. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, México, D.F.
- Harris, R. N. 1989. Nonlethal injury to organisms as a mechanism of population regulation. *The American Naturalist* **134**: 835-847.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Harper, J. L. 1980. Plant demography and ecological theory. *Oikos* **35**: 244-253.
- Hernández, H. M. y Godínez-Alvarez, H. 1994. Contribución al conocimiento de las Cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* **26**: 33-52.
- Hernández, Z. J. S. 2000. La caprinocultura en el marco de la ganadería poblana (México): contribución de la especie caprina y sistemas de producción. *Archivos de Zootecnia* **49**: 341-352.
- Horvitz, C., Schemske, D., W. y Caswell, H. 1997. The relative "importance" of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. En Tuljapurkar, S. y Caswell, H., editores, *Structured population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. Chapman and Hall, Nueva York, E.U.A.

- Hubbell, S. P. y Foster, R. B. 1986. Commonness and rarity in a Neotropical forest: implications for tropical tree conservation. En: Solulé M. E. (Ed). *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*, pp. 205-231, Sinauer, Sunderland.
- Hunt, D. (comp.). 1999. *C.I.T.E.S. Cactaceae checklist*. Ed. 2. Royal Botanic Gardens & International Organization for Succulent Plant Study, Kew, Inglaterra.
- IUCN, 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2011.2. [En línea] [Consultado: 17 de abril de 2012] Disponible en : [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)
- Jiménez-Sierra, C., Mandujano, M. C. y Eguiarte, L. E. 2007. Are the populations of the candy barrel (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán at risk? Population projection matrices and life table response analysis. *Biological Conservation* **135**: 278-298.
- Jiménez-Sierra, C. y Eguiarte, L. E. 2010. Candy Barrel Cactus (*Echinocactus platyacanthus* Link & Otto): A Traditional Plant Resource in Mexico Subject to Uncontrolled Extraction and Browsing. *Economical Botany* **64**: 99-108.
- Jordan, P. W. y Nobel, P. S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* **62**: 901-906.
- Jurado, E. y Flores, J. 2005. Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? *Journal of Vegetation Science* **16**: 559-564.
- del Castillo, R. F. 1986. Semillas, germinación y establecimiento de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y suculentas mexicanas* **31**: 5 – 11.
- del Castillo, R. F. 1987. Efectos del disturbio y la orientación de ladera en *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y suculentas mexicanas* **32**: 9 – 16.
- de Kroon, H., Plaisier, H., van Groenendael, J. M. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67**: 1427-1331.
- de Kroon, H., van Groenendael, J. y Ehrlén, J. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* **81**: 607-618.



- Loza-Cornejo, S., Terrazas, T. y López-Mata, L. 2012. Fruits, seeds and germination in five species of globose cactae (Cactaceae). *Interciencia* **37**:197-203.
- Malo, J. E., Acebes, P., Giannoni, S. M. y Traba, J. 2011. Feral livestock threatens landscapes dominated by columnar cacti. *Acta Oecologica* **37**: 249-255.
- Martorell, C. y Peters, E. M. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* **124**: 199-207.
- Menges, E. S. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* **4**:52-62.
- Mace, G. M. y Lande, R. 1991. Assessing extinction threats toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology* **5**: 148-157.
- Mace, G. M. 1994. Classifying threatened species: means and ends. *Philosophical transactions: Biological Sciences* **344**: 91-97.
- Mace, G. M., Collar, N.J., Gaston, K.J., Hilton-Taylor, C., Akçakaya, H. R., Leader-Williams, N., Milner-Gulland, E. J. y Stuart, S.N. 2008. Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology* **22**:1424-1442.
- Mandujano, M. C., Golubov, J. y Montaña, C. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* **37**: 259-266.
- Mandujano, M. C., Flores-Martínez, A. Golubov, J. y Ezcurra, E. 2002. Spatial distribution of threeglobose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist* **47**: 162-168.
- Martínez-Berdeja, A. y Valverde, T. 2008. Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments* **72**:1766-1774.

- Metcalf, C. J. E., y Pavard, S. 2006. Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends in Ecology and Evolution* **22**: 205-212.
- Miquelajauregui, Y. y Valverde, T. 2010. Survival and early growth of two congeneric cacti that differ in their level of rarity. *Journal of Arid Environments* **74**: 1624-1631.
- Nobel, P. S., Geller, G. N., Kee, S. C. y Zimmerman, A. D. 1986. Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near the soil surface. *Plant, Cell & Environment* **9**: 279–287
- Nobel, P. S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths – consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botany* **76**: 1486- 1492.
- Nobel, P. S. 1988. *Environmental biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. Cambridge, E. U.A.
- NOM-059-SEMARNAT-2010. 2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010. México.
- Olmsted, I. y Álvarez-Buylla, E. R. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in México. *Ecological Applications* **5**: 484-500.
- Ortega-Baes, P. y Godínez-Alvarez, H. 2006. Global diversity and conservation priorities in the cactaceae. *Biological Conservation* **15**: 817-827.
- Peco, B., Borghi, C. E., Malo, J. E., Acebes, P., Almirón, M. y Campos, C. M. 2011. Effects of bark damage by feral herbivores on columnar cactus *Echinopsis* (= *Trichocereus*) *terscheckii* reproductive output. *Journal of Arid Environments* **75**: 981-985.

- Peters E. M., 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, México. *Journal of Arid Environments* **72**: 593-601
- Portilla-Alonso, R. M. y Martorell, C. 2011. Demographic consequences of chronic anthropogenic disturbance of the endangered globose cactus *Coryphanta werdermannii*. *Journal of Arid Environments* **75**: 509-515.
- Primack, R. B. 1993. *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates, Massachusetts, E.U.A.
- Prober, S. M. 1992. Environmental influences on the distribution of the rare *Eucalyptus paliformis* and the common *E. fraxinoides*. *Australian Journal of Ecology* **17**: 51-65.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. En: Synge, H. (Ed). *Biological aspects of rare plant conservation*. John Wiley and Sons. Nueva York, E. U.A.
- Rabinowitz, D., Cairns, S. y Dillon, T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: Soulé, M. E. (Ed). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer.
- Reed, J. M., Mills, L. S., Dunning Jr, J. B., Menges, E., S., McKelvey, K. S., Frye, R., Beissinger, S. R., Anstett, MC. y Miller, P. 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* **16**: 7-19.
- Rockwood, L. 2006. *Introduction to population ecology*. Blackbell Publishing. Malden, E. U. A.
- Rodrigues, A. S., Pilgrim, J. D., Lamoreux, J. F., Hoffman, M. y Brooks, T. M. 2006. The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **21**: 71-76.
- Rodriguez-Ortega, C. E. 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 succulentas mexicanas* **45**: 4-14.
- Rojas-Aréchiga, M. y Batis, A. 2001. Las semillas de cactáceas... ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y succulentas mexicanas* **46**: 76-82.

- Rojas-Aréchiga, M., Mandujano M. C. y Golubov, J. K. 2013. Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cactaeae (Cactaceae). *Journal of Plant Research* **126**:373-386.
- Rojas-Aréchiga, M. Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments* **36**: 571-578.
- Rojas-Aréchiga M., Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1998. Seed response to temperature of mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. *Plant Ecology* **135**: 207-2014.
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yanes, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* **44**: 85-104.
- Ruggiero, L. F., Hayward, G. D. y Squires, J. R. 1994. Viability analysis in biological evaluations: concepts of population viability analysis, biological population, and ecological scale. *Conservation Biology* **8**: 364-372.
- Ruedas, M., Valverde, T. y Zavala-Hurtado, J. A. 2006. Analysis of the factors that affect the distribution and abundante of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in their degree of rarity. *Acta Oecologica* **29**: 155-164.
- Schmidt, I. B., Mandle, L., Ticktin, T. y Gaoue, O. G. 2011. What do matrix population models reveal about the sustainability of non-timber forest product harvest? *Journal of Applied Ecology* **48**: 815-826.
- Shaffer, M. L. 1990. Population viability analysis. *Conservation Biology* **4**: 39-40.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography – relative importante of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* **81**: 465-476.
- Silvertown, J. y Charlesworth, D. 2001. *Introduction to Plant Population Biology*. Cuarta edición. Blackwell Sience, Oxford, Reino Unido.

- Slatkin, M. y Álvarez-Buylla, E. R. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytic method. *Oikos* **68**: 273-282.
- Soulé M. E. (ed.). 1987. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press. Nueva York, E.U.A.
- Suzán, H., Nabhan, G. P. y Patten, D. T. 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. 2010. *Plant Physiology*. 5a edición. Sinauer Associates. California, E. U.A.
- Taylor, N. P. y Clark, J. Y. 1983. *Seed morphology and the classification of Ferocactus subg. Ferocactus*. *Bradleya* **1**: 3-16.
- Thompson, K., Band, S. R. y Hodgson, J. G. 1993. Seed size and shape predict persistence in the soil. *Functional Ecology* **7**: 236-241.
- Turner, R. M., Alcorn, S. M., Olin, G. y Booth, J. A. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazzete* **127**: 95-102.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Núñez, H., Barnard, G., y Vázquez, E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**: 15-20.
- 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 Tehuacan Valley. *Journal of Ecology* **79**: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M. C., Villaseñor, J. L. y Ortega, J. R. 2000. La vegetación del valle de Tehuacan-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **67**: 24-74.
- Valiente-Banuet, A., Vital, A., Verdú, M. y Callaway, R. M. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **103**: 16812-16817.

- Valverde, T., Trejo, M. L. y Castillo, S. 1999. Patrón de distribución y abundancia de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **44**: 64–74.
- Valverde, T., 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.
- Vandermeer, J., y Goldberg, D. 2003. *Elementary Population Ecology*. Princeton University Press, Princeton, E.U.A.
- Waples, R. S. y Gaggiotti, O. 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* **15**: 1419-1439.
- Yeaton, R. I. 1978. A ciclical relationship between *Larrea tridentata* y *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* **66**: 651-656.
- Zavala-Hurtado, J. A. 1982. Estudios ecológicos en el Valle de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia de las especies. *Biotica* **7**: 99-120.
- Zavala-Hurtado, J. A. y Díaz-Solís, A. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* **31**: 21-31.
- Zuidema P. A., de Kroon H. y Werger J. A. 2007. Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf harvest. *Ecological Applications* **17**: 118-128.

## 7. ANEXO I

La ecuación que describe los cambios numéricos al interior de la población a través del tiempo es la siguiente:

$$(1) \quad N_{t+1} = N_t + B - D + I - E$$

donde  $N_t$  y  $N_{t+1}$  son el número de individuos en el tiempo  $t$  y en el tiempo  $t+1$ , definido como un intervalo de tiempo posterior, respectivamente,  $B$  se refiere a la tasa de natalidad,  $D$  a la tasa de mortalidad,  $I$  a la tasa de inmigración y  $E$  a la tasa de emigración.

La ecuación (1) es la base para entender la dinámica poblacional, la cual puede ser resumida por el cociente  $N_{t+1} / N_t$  que se conoce como la tasa finita de crecimiento poblacional y se denota con la letra griega  $\lambda$  (lambda). Los parámetros  $B$  e  $I$  determinan el incremento en el valor de  $N_{t+1}$  mientras que  $D$  y  $E$  una disminución, por lo que el equilibrio de  $B$  e  $I$  con respecto a  $D$  y  $E$  establece si la población se mantiene estable (e. g.;  $B - D + I - E = 0$ ),  $\lambda = 1$ ; si se incrementa,  $\lambda > 1$ ; o si disminuye,  $\lambda < 1$  (Silvertown y Charlesworth, 2001). Esta ecuación nos permite entender cómo los cambios en los parámetros demográficos afectan numéricamente a una población, pero no es útil para predecir el cambio de una población en algún momento específico del futuro, ya que depende fuertemente de  $N_t$ .

La ecuación (1) no toma en cuenta la estructura de la población. Sin embargo, sabemos que los individuos que se encuentren en diferentes categorías (e.g. edad o tamaño) no realizan la misma aportación a la tasa de crecimiento poblacional, debido a que sus respectivos valores de fecundidad, de la tasa de crecimiento y de la supervivencia varían de una clase de tamaño a otra, lo que es particularmente importante en especies de larga vida (Caswell, 1989).

Los modelos demográficos matriciales de proyección poblacional varían, principalmente, según cómo se clasifiquen a los individuos que conforman la población, ya que esto define el tipo de matriz a utilizar. Cuando la población se clasifica según la edad de los individuos se utiliza una matriz de Leslie, donde los únicos elementos que no tienen valores de cero, se encuentran en la sub-diagonal principal (supervivencia) y en la primera fila (fecundidad). Cuando los individuos se clasifican en clase de estadio o tamaño, cualquier elemento de la matriz podría ser potencialmente positivo, debido a que cada clase podría contribuir a cualquier otra. Esta matriz se conoce como matriz de Lefkovitch. Si se realiza una clasificación conjunta (edad y tamaño) se utiliza una matriz de Goodman (Silvertown *et al.*, 1993).

Las matrices de Lefkovitch son las más apropiadas para estudiar la dinámica poblacional en especies vegetales (Caswell, 1989; Silvertown *et al.*, 1993; Rockwood, 2006) ya que permiten proyectar el número de individuos en diferentes fases del ciclo de vida en el tiempo  $t + 1$  a través de la ecuación:

$$(2) \quad \mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A} \cdot \mathbf{n}_t$$

donde  $\mathbf{n}_t$  es un vector que contiene el número de individuos para cada estadio en el tiempo  $t$ ,  $\mathbf{A}$  es una matriz cuadrada (tipo Lefkovitch) y  $\mathbf{n}_{t+1}$  es un vector que contiene el número de individuos por estadio en el tiempo  $t + 1$ . Las matrices están compuestas por entradas  $a_{ij}$  que representan la probabilidad de que un individuo de la  $j$ -ésima categoría contribuya o se convierta en un individuo de la  $i$ -ésima categoría (transiciones), del tiempo  $t$  al tiempo  $t + 1$  (Caswell, 1989; Vandermeer y Goldberg, 2003).



Para entender cuál es el significado de los valores de las entradas  $a_{ij}$ , puede utilizarse un diagrama del ciclo de vida (Caswell, 1989) (Figura 1), que ilustra a las diferentes categorías de estado de la población, con sus respectivas transiciones y contribuciones entre categorías de estado. El uso del diagrama del ciclo de vida nos ayuda a no cometer errores al construir la matriz y a entender mejor la correspondencia entre los valores de las entradas matriciales ( $a_{ij}$ ) y los procesos demográficos que representan. Esta correspondencia se muestra en las Figuras 1 y 2 (Caswell, 1989; Silvertown *et al.*, 1993; Gotelli, 1998).

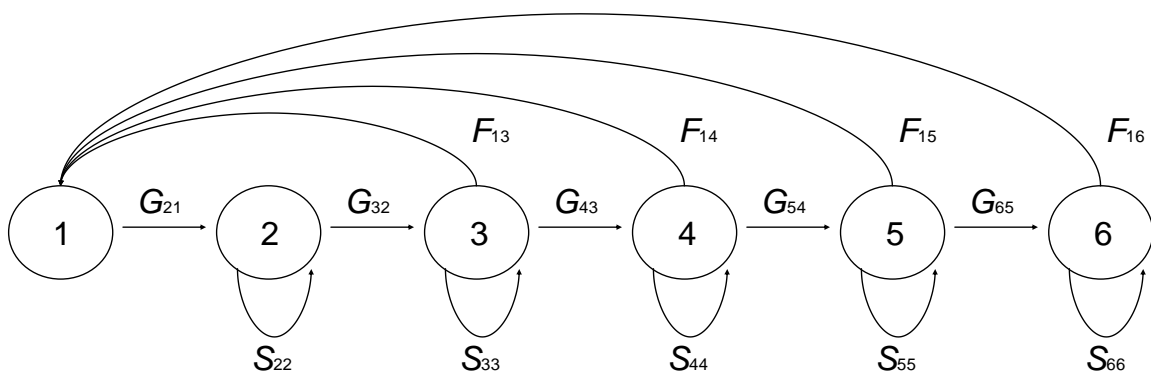


Figura 1. Ejemplo de un diagrama del ciclo de vida. Los círculos representan las diferentes categorías.  $S$  es la probabilidad estasis,  $G$  es la probabilidad de transición o crecimiento y  $F$  son los valores de fecundidad.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & F_{13} & F_{14} & F_{15} & F_{16} \\ G_{21} & S_{22} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_{32} & S_{33} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_{43} & S_{44} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_{54} & S_{55} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G_{65} & S_{66} \end{pmatrix}$$

Figura 2. Matriz de proyección poblacional,  $\mathbf{A}$ , correspondiente a la gráfica del ciclo de vida de la Fig. 1 que incluye a los procesos de fecundidad ( $F$ , primer renglón), estasis ( $S$ , diagonal principal) y crecimiento o probabilidad de transición ( $G$ , subdiagonal).

Tabla 14. Método de Evaluación del Riesgo de Extinción de plantas en México (MER) de la NOM-059-SEMARNAT-2010, para *Ferocactus haematacanthus* (Salm-Dyck) Bravo.

Criterio	Pregunta	Puntaje	Total	Sutotal
A) Características de la distribución geográfica	1) Extensión de la distribución	3	8	0.64
	2) Número de poblaciones discernibles	2		
	3) Provincias biogeográficas ocupadas	3		
	4) Representatividad en el Territorio Mexicano	0		
B) Características del hábitat	1) Tipos de vegetación en los que se presenta	3	5	0.56
	2) Hábitat especializado	0		
	3) Población dependiente de un hábitat primario	0		
	4) Permanencia de la población dependiente de regímenes de perturbación particulares	0		
	5) Amplitud del intervalo altitudinal	1		
C.1) Demografía	1) Número total de individuos	0	7	0.26
	2) Reclutamiento	2		
	3) Atributos demográficos			
	i) Densodependencia en la reproducción	0		
	ii) Clonalidad	1		
	iii) Decrecimiento poblacional	1		
	iv) Varianza en fecundidad	1		
	v) Sistemas de reproducción	0		
vi) Floración sincrónica	1			
vii) Propágulos	0			
C.2) Genética	1) Varianza molecular	0	7	0.26
	2) Estructura genética molecular	0		
	3) Cantidad de variación genética	0		
	4) Nivel de diferenciación poblacional	0		
C.3) Interacciones bióticas especializadas	1) Nodriza	0	7	0.26
	2) Hospedero o forofito específico	0		
	3) Polinizador específico	0		
	4) Dispersor específico	0		
	5) Mirmecofilia	0		
	6) Dependencia de microrriza	0		
	7) Afectación por depredadores o patógenos	1		
D) Impacto de la actividad humana	1) Alteración antrópica del hábitat	1	5	0.6
	2) Nivel de impacto sobre hábitat	2		
	3) Cambios globales	1		
	4) Uso del taxón	1		
	5) Cultivado o propagado ex situ	0		
Puntaje final			<b>2.05</b>	

Las entradas de la matriz representada en la Figura 2 muestran en el primer renglón los valores de fecundidad ( $F$ ), los elementos de la diagonal principal representan la probabilidad de estasis ( $S$ ), que es la permanencia en la misma categoría entre  $t$  y  $t + 1$ . Los valores por debajo de la diagonal principal representan la probabilidad de transición (crecimiento,  $G$ ) del estadio  $j$  al siguiente estadio  $i$  en el mismo intervalo de tiempo. Los elementos  $a_{ij}$ , por lo tanto, representan las tasas vitales que caracterizan la dinámica poblacional (crecimiento, supervivencia y fecundidad). Utilizando estas matrices se puede acceder al conocimiento del valor de  $\lambda$  al que convergiría la población debido a la contribución específica de cada categoría reconocida en la población, proyectando su comportamiento a través del tiempo mediante la iteración de la multiplicación de la matriz  $\mathbf{A}$  por el vector poblacional  $\mathbf{n}_t$  y subsecuentemente por el vector resultante  $\mathbf{n}_{t+1}$  hasta  $\mathbf{n}_{t+n}$  (Caswell, 2001).

La iteración de la matriz  $\mathbf{A}$ , descrita anteriormente, nos permite obtener la estructura estable de tamaños de los diferentes estadios, mediante la obtención de un vector poblacional  $\mathbf{n}_{t+n}$  que mantiene constantes sus proporciones internas. Este vector se denomina eigen-vector derecho de la matriz ( $\mathbf{w}$ ) y satisface la siguiente condición:

$$(3) \quad \mathbf{A} \cdot \mathbf{w} = \lambda \cdot \mathbf{w}$$

Es decir que al momento de alcanzar la estructura estable de tamaños, es equivalente multiplicar el vector  $\mathbf{w} \times \mathbf{A}$  ó  $\mathbf{w} \times \lambda$ , que es un valor escalar. Esto quiere decir que las proporciones de los individuos que se encuentran en cada categoría de tamaño ya no cambian aunque los vectores resultantes se siguen multiplicando por la matriz  $\mathbf{A}$  (Vandermeer y Golberg, 2003). El valor de  $\lambda$ , según la terminología del álgebra de matrices, se define como el eigen-valor dominante de la matriz (el que tiene mayor valor) cuando (3) es verdadera

(Vandermeer y Goldberg, 2003). Por lo que si  $\lambda = 1$  la población está estable, si  $\lambda > 1$  se encuentra en crecimiento y si  $\lambda < 1$  la población está decreciendo, de manera similar a lo que veíamos en la ecuación (1). Por lo tanto, cuando se ha alcanzado la estructura estable de tamaños, la ecuación (2) puede escribirse de la siguiente forma:

$$(4) \quad \mathbf{n}_{t+1} = \lambda \cdot \mathbf{n}_t$$

El vector  $\mathbf{w}$  se refiere a la contribución de todas las demás categorías de tamaño a una categoría en específico, para el cual la ecuación (4) es verdadera dado (3). Sucede lo mismo si utilizamos la matriz transpuesta de  $\mathbf{A}$ , que se refiere a intercambiar los renglones por las columnas, que representaremos como  $\mathbf{A}'$  en la siguiente ecuación:

$$(5) \quad \mathbf{A}' \cdot \mathbf{v} = \lambda \cdot \mathbf{v}$$

donde  $\mathbf{v}$  es el eigen-vector izquierdo de la matriz, que satisface la ecuación (4) que a su vez es verdadera cuando se ha alcanzado la estructura estable de tamaños. Al transponer la matriz  $\mathbf{A}$  y multiplicarla por los elementos del vector  $\mathbf{v}$ , se obtiene la contribución de cada categoría a todas las demás, por lo que este vector se define como el vector de los valores reproductivos específicos de cada categoría (Vandermeer y Goldberg, 2003).

La información demográfica básica que puede obtenerse a partir de una matriz de proyección poblacional es el eigen-valor dominante ( $\lambda$ ), la distribución estable de tamaño (eigen-vector derecho) y la distribución de los valores reproductivos (eigen-vector izquierdo). Sin embargo aunque estos valores sean importantes por sí mismos, lo que es más importante e interesante es conocer cómo cambian espacio-temporalmente, ya que de esta manera podremos tomar

decisiones acerca del manejo y conservación de las especies, tomando en consideración el conocimiento biológico y comportamiento demográfico de las diferentes poblaciones de una especie.

#### *Análisis de sensibilidad*

El procedimiento más simple para realizar el análisis de sensibilidad, es cambiar los valores  $a_{ij}$ , por un valor absoluto constante y calcular numéricamente  $\lambda$ . De esta manera podemos conocer cómo sería el cambio en la tasa de crecimiento poblacional cuando modificamos una entrada de la matriz y mantenemos todas las demás constantes (de Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 1989, Silvertown *et al.*, 1993; Vandermeer y Goldberg, 2003). La sensibilidad de  $\lambda$  a cambios absolutos en cada  $a_{ij}$  se define en la siguiente ecuación:

$$(6) \quad s_{ij} = \delta\lambda / \delta a_{ij} = \mathbf{v}_i \cdot \mathbf{w}_j / \langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle$$

donde  $s_{ij}$  es la sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en cada valor de la matriz,  $\delta\lambda$  es el cambio en  $\lambda$ ,  $\delta a_{ij}$  es el cambio en cada entrada de la matriz y  $\langle \mathbf{v} \cdot \mathbf{w} \rangle$  es el producto escalar que está dado por  $\mathbf{v} \cdot \mathbf{w}'$ . Sin embargo este análisis tiene algunas limitaciones, ya que no toma en cuenta que los valores de fecundidad y las probabilidades de transición dependen de la escala en la cual se mide cada uno de ellos (Vandermeer y Goldberg, 2003), ya que los cambios en las probabilidades de transición ( $G$ ) y los valores de fecundidad ( $F$ ) no son proporcionales, ya que  $G$  únicamente puede tomar valores entre cero y uno y  $F$  puede tomar cualquier valor.

#### *Análisis de elasticidad*

Una manera de estimar los cambios en el valor de  $\lambda$  debidos a cambios en el valor de las entradas matriciales tomando en cuenta las diferentes escalas de medición de los parámetros

demográficos es mediante el análisis de elasticidad (de Kroon *et al.*, 1986; Silvertown *et al.*, 1993).

La elasticidad es una medida de la sensibilidad proporcional de  $\lambda$  a pequeños cambios en  $a_{ij}$ , estandarizados. Este análisis permite diferenciar de manera proporcional la contribución de cada entrada matricial al valor de  $\lambda$ , ya que los valores de elasticidad suman uno y, por lo tanto, son proporcionales entre sí (de Kroon *et al.*, 1986). Por lo que es posible sumar los valores de la elasticidad de varias entradas matriciales correspondientes al mismo proceso demográfico, o distintos procesos demográficos correspondientes a la misma categoría de estado, con el fin de analizar la contribución relativa de un proceso demográfico o una categoría, a la dinámica poblacional (de Kroon *et al.*, 1986; Silvertown *et al.*, 1993).

La elasticidad de un elemento de la matriz  $a_{ij}$  se define como:

$$(7) \quad e_{ij} = (a_{ij}/\lambda) (s_{ij})$$

#### *Experimentos de respuesta de tabla de vida (ERTV)*

Los ERTV, son análisis retrospectivos que nos sirven para hacer comparaciones entre dos o más valores de alguna variable dependiente (Caswell, 2010). Típicamente en estudios demográficos esta variable es la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), por lo que su utilidad radica en comparar dos o más conjuntos de datos (i.e. matrices de proyección poblacional) que hayan variado y que defieran ya sea espacial o temporalmente, con el objetivo de conocer de qué entrada matricial o tasa vital dependió que  $\lambda$  se haya desviado de algún valor de referencia (i.e. un tratamiento, relativo a un control).

Este análisis descompone la variación en el valor de  $\lambda$  en “contribuciones” que hace cada entrada matricial o tasa vital a las diferencias observadas en  $\lambda$ , por lo que nos permite identificar cuál contribuyó más a dichas diferencias. Esto es útil para la conservación y manejo ya que nos permite identificar fases del ciclo de vida o procesos demográficos que son importantes para el crecimiento poblacional y que a su vez están siendo afectados por alguna variable (i. e. variables climáticas, disturbio, manejo etc.).

Las contribuciones del ERTV se calcularon (en este estudio) a partir de la siguiente fórmula:

$$C = (M_{MC} - M_{SN}) \times s_{ij}M_{SN}$$

donde C es la contribución a la variación observada en  $\lambda$ ,  $M_{MC}$  es la matriz de proyección poblacional de MC,  $M_{SN}$  es la matriz de proyección poblacional de SN y  $s_{ij}M_{SN}$  es la sensibilidad de cada entrada de la matriz de sensibilidades de la población de SN, que en este caso es la población de referencia.

## 8. ANEXO II

### Simulaciones numéricas

Se muestra cómo se obtuvieron los valores de las entradas matriciales al aumentar la probabilidad de mortalidad de la categoría a1 en 0.05 unidades para la población de MC:

*Probabilidad de mortalidad observada:*  $q_{a1} = 0.0555$

Supervivencia observada:  $1 - q_{a1} = 0.9444$

Permanencia observada:  $a_{a1,a1} = 0.7222$

Transición observada:  $a_{a2,a1} = 0.2222$

Proporción de la permanencia:  $a_{a1,a1} \times 100 / 1 - q_{a1} = 76.4706$

Proporción de la transición:  $a_{a2,a1} \times 100 / 1 - q_{a1} = 23.5294$

*Probabilidad de mortalidad modificada:*  $q_{a1} + 0.05 = 0.1055$

Supervivencia modificada:  $1 - 0.1055 = 0.8944$

→ Permanencia modificada:  $a_{a1,a1} = (76.4706 \times 0.8944) / 100 = 0.6839$

→ Transición modificada:  $a_{a2,a1} = (23.5294 \times 0.8944) / 100 = 0.2104$

Valores observados y modificados de las entradas matriciales correspondientes a la permanencia y transición de las categorías adultas, utilizadas en las simulaciones de aumento y disminución de las probabilidades de mortalidad de MC y SN.

Población	$a_{ij}$	$q_x - 0.01$	$\lambda_{obs}$	$q_x + 0.05$	$q_x + 0.1$	$q_x + 0.2$	$q_x + 0.3$	$q_x + 0.4$	$q_x + 0.5$	
MC	$a_{a1,a1}$	0.730	0.722	0.684	0.646	0.569	0.493	0.416	0.340	
	$a_{a2,a1}$	0.225	0.222	0.210	0.199	0.199	0.152	0.128	0.105	
	$a_{a2,a2}$	0.766	0.758	0.717	0.677	0.677	0.516	0.435	0.354	
	$a_{a3,a2}$	0.184	0.182	0.172	0.162	0.162	0.124	0.104	0.085	
	$a_{a3,a3}$	0.915	0.906	0.860	0.813	0.813	0.629	0.536	0.444	
	$a_{a4,a3}$	0.076	0.075	0.072	0.068	0.068	0.052	0.045	0.037	
	$a_{a4,a4}$	0.977	0.967	0.917	0.867	0.867	0.667	0.567	0.467	
	$\lambda$	1.239	1.234	1.206	1.181	1.134	1.093	1.058	1.026	
	$a_{ij}$	$q_x - 0.18$	$q_x - 0.15$	$q_x - 0.1$	$q_x - 0.05$	$\lambda_{obs}$	$q_x + 0.05$	$q_x + 0.1$	$q_x + 0.2$	$q_x + 0.3$
SN	$a_{a1,a1}$	0.768	0.741	0.697	0.652	0.607	0.562	0.518	0.428	0.339
	$a_{a2,a1}$	0.090	0.087	0.082	0.077	0.071	0.066	0.061	0.050	0.040
	$a_{a2,a2}$	0.854	0.782	0.782	0.737	0.692	0.647	0.602	0.512	0.422
	$a_{a3,a2}$	0.095	0.087	0.087	0.082	0.077	0.072	0.067	0.057	0.047
	$a_{a3,a3}$	0.824	0.749	0.749	0.702	0.655	0.608	0.561	0.466	0.372
	$a_{a4,a3}$	0.052	0.047	0.047	0.044	0.041	0.038	0.035	0.029	0.023
	$a_{a4,a4}$	0.998	0.918	0.918	0.868	0.818	0.768	0.718	0.618	0.518
	$\lambda$	1.012	0.987	0.948	0.913	0.880	0.850	0.822	0.774	0.734



## 9. ANEXO III

Método de Evaluación del Riesgo de Extinción de plantas en México, anexo normativo II, de la NOM-059-SEMARNAT-2010. A continuación se muestran las respuestas elegidas (en negritas) para cada uno de los subcriterios que integran el MER realizado para *Ferocactus haematacanthus* (Salm-Dyck) Bravo.

I. ÍNDICE DE RAREZA	
Criterio A: Características de la distribución geográfica	
1) Extensión de la distribución	
a) El área de distribución es menor o igual a 1 km <sup>2</sup>	4
b) El área de distribución ocupa más de 1 km <sup>2</sup> pero <1% del Territorio Nacional	<b>3</b>
c) El área de distribución ocupa >1-<5% del Territorio Nacional	2
d) El área de distribución ocupa >5-<40% del Territorio Nacional	1
e) El área de distribución ocupa >40% del Territorio Nacional	0
2) Número de poblaciones o localidades conocidas existentes	
a) 1-3	3
b) 4-8	<b>2</b>
c) 9-25	1
d) Mayor o igual que 26	0
3) Número de provincias biogeográficas	
a) 1	<b>3</b>
b) 2-3	2
c) 4-5	1
d) Mayor o igual que 6	0
4) Representatividad de la distribución del taxón en el territorio mexicano.	
a) Distribución periférica o extralimital	1
b) Distribución no periférica o extralimital	<b>0</b>
Subtotal del Criterio A = Suma del puntaje obtenido / 11	
	0.64
Criterio B: Características del hábitat.	
1) ¿En cuántos tipos de vegetación se presenta?	
a) 1	<b>3</b>
b) 2	2
c) 3	1
d) Mayor o igual que 4	0
2) ¿El taxón tiene un hábitat especializado?	
a) Sí	1
b) No	<b>0</b>
3) ¿La permanencia de la población es dependiente de un hábitat primario?	
a) Sí	<b>1</b>
b) No	0
4) ¿La permanencia de la población requiere de regímenes de perturbación particulares o está asociada a etapas transitorias en la sucesión?	
a) Sí	1
b) No	<b>0</b>
5) Amplitud del intervalo altitudinal que ocupa el taxón.	
a) Menor que 200 m	3

b) 200 m - < 500	2
c) 500 m - <1000 m	1
d) Mayor o igual que 1000 m	0
Subtotal del Criterio B = Suma del puntaje obtenido / 9	0.56
<b>Criterio C: Vulnerabilidad biológica intrínseca.</b>	
<b>C-1 Demografía.</b>	
1) Número total de individuos (si no se tienen estimaciones asignar un valor de 0).	
a) Menor o igual que 500	3
b) 501 – 5,000	2
c) 5,001 – 50,000	1
d) Mayor o igual que 50,001	0
2) Reclutamiento	
a) Hay observaciones de reclutamiento en todas las poblaciones	0
b) Hay observaciones de reclutamiento en algunas poblaciones	2
c) Hay observaciones de la ausencia de reclutamiento en todas las poblaciones	4
3) Atributos demográficos	
a) ¿Hay evidencia de denso-dependencia en la reproducción?	
Sí	1
No	0
b) ¿Hay clonalidad?	
Sí	0
No	1
c) ¿Hay evidencia de decrecimiento de las poblaciones en el país?	
Sí	1
No	0
d) ¿Hay evidencia de una varianza muy grande en la fecundidad?	
Sí	1
No	0
e) ¿El taxón es dioico, los individuos son dicógamos o autoincompatibles?	
Sí	1
No	0
f) ¿La floración es sincrónica o gregaria?	
Sí	1
No	0
g) ¿El taxón produce pocos propágulos (en comparación con otros miembros de su linaje)?	
Sí	1
No	0
<b>C-2 Genética</b>	
Donde no existe información asignar un valor de 0	0
<b>C-3 Interacciones bióticas especializadas</b>	
1) ¿El taxón requiere una “nodriza” para su establecimiento?	
a) No	0
b) Sí	1
2) ¿El taxón requiere un hospedero o forofito específico (en el caso de holoparásitas o hemiparásitas y epífitas o hemiepífitas, respectivamente)?	
a) No	0
b) Sí	1

3) ¿El taxón requiere un polinizador específico?	
a) No	<b>0</b>
b) Sí	<b>1</b>
4) ¿El taxón tiene un dispersor específico?	
a) No	<b>0</b>
b) Sí	<b>1</b>
5) ¿El taxón presenta mirmecofilia obligada?	
a) No	<b>0</b>
b) Sí	<b>1</b>
6) ¿El taxón presenta dependencia estricta de la micorriza?	
a) No	<b>0</b>
b) Sí	<b>1</b>
7) ¿El taxón sufre una afectación importante por depredadores, patógenos (incluyendo competencia muy intensa con especies alóctonas o invasoras)?	
a) No	<b>0</b>
b) Sí	<b>1</b>
Subtotal del Criterio C = Suma del puntaje obtenido / 23	<b>0.26</b>
<b>II. ÍNDICE DE IMPACTO ATROPOGÉNICO</b>	
<b>Criterio D: Impacto de la actividad humana.</b>	
1) ¿Cómo afecta al taxón la alteración antrópica del hábitat?	
a) Es beneficiado por el disturbio	<b>-1</b>
b) No le afecta o no se sabe	<b>0</b>
c) Es perjudicado por el disturbio	<b>1</b>
2) ¿Cuál es el nivel de impacto de las actividades humanas sobre el hábitat del taxón (impacto = fragmentación, modificación, destrucción, urbanización, pastoreo o contaminación del hábitat y se refiere tanto a la intensidad como a la extensión)?	
a) El hábitat remanente no permite la viabilidad de las poblaciones existentes	<b>4</b>
b) El impacto es fuerte y afecta a todas las poblaciones	<b>3</b>
c) El impacto es fuerte en algunas o moderado en todas las poblaciones	<b>2</b>
d) El impacto es moderado y sólo afecta algunas poblaciones	<b>1</b>
e) No hay impacto significativo en ninguna población = 0	<b>0</b>
3) ¿Existe evidencia (mediciones, modelos o predicciones) que indique un deterioro en la calidad o extensión del hábitat como efecto de cambios globales (e.g., sensibilidad a cambio climático) o se prevé un cambio drástico en el uso del suelo?	
a) No	<b>0</b>
b) Sí	<b>1</b>
4) ¿Cuál es el impacto del uso sobre el taxón?	
a) El impacto de uso implica la remoción de las poblaciones	<b>4</b>
b) El impacto de uso es fuerte y afecta a todas las poblaciones	<b>3</b>
c) El impacto de uso es fuerte en algunas o moderado en todas las poblaciones	<b>2</b>
d) El impacto de uso es moderado y sólo afecta algunas poblaciones	<b>1</b>
e) No hay impacto de uso significativo en ninguna población	<b>0</b>
5) ¿El es cultivado o propagado ex situ?	
a) Sí	<b>-1</b>
b) No	<b>0</b>
Subtotal del Criterio D = Suma del puntaje obtenido / 10	<b>0.6</b>
<b>Total</b>	<b>2.05</b>