



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Establecimiento de plántulas de *Echinocereus
enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera de Mapimí,
Durango, México.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
BIÓLOGO**

P R E S E N T A:

José Antonio Aranda Pineda



DIRECTOR DE TESIS:

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

2015

Ciudad Universitaria, D. F.



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.

1. Datos del alumno

Aranda

Pineda

José Antonio

13150776

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

307046925

2. Datos del tutor

Dra.

María del Carmen

Mandujano

Sánchez

3. Datos del sinodal 1

M. en C.

Irene

Pisanty

Baruch

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Ángel Salvador

Arias

Montes

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Alicia

Callejas

Chavero

6. Datos del sinodal 4

Dra.

Mariana

Hernández

Apolinar

7. Datos del trabajo escrito

Establecimiento de plántulas de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la
Biosfera de Mapimí, Durango, México.

57 p

2015

Índice

Agradecimientos	4
Resumen	6
1. Introducción	7
1.1. La Familia Cactaceae	7
1.2. Aspectos Ecológicos de las Cactáceas	8
1.3. Estudios Demográficos en Cactáceas	12
1.4. Justificación	14
2. Objetivo	15
3. Hipótesis	15
4. Material y Métodos	16
4.1. Especie de estudio	16
4.2. Sitio de Estudio	16
4.3. Evaluación de la viabilidad de las semillas.....	20
4.4. Efecto de la luz sobre la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas.....	21
4.5. Dinámica de la población de <i>Echinocereus enneacanthus</i>	22
5. Resultados	26
5.1. Evaluación de la viabilidad de las semillas.....	26
5.2. Evaluación de la viabilidad de las semillas.....	27
5.3. Dinámica poblacional de <i>Echinocereus enneacanthus</i>	30
6. Discusión	40
6.1. Evaluación de la viabilidad de las semillas.....	40
6.2. Efecto de la luz sobre la germinación y establecimiento de las plántulas.....	41
6.3. Dinámica Poblacional de <i>Echinocereus enneacanthus</i>	43
7. Conclusiones	48
8. Consideraciones finales	48
9. Literatura Citada	50

Agradecimientos

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez (Meli), por dirigir esta tesis y quien me introdujo en este maravilloso e *Interesante mundo de las cactáceas*. Gracias por tus consejos, tu paciencia, comentarios y correcciones al trabajo .

A los profesores que conforman el Taller de Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos: Dr. Zenón Cano Santana, M. en C. Irene Pisanty Baruch, M. en C. Iván Israel Castellanos Vargas, Dr. Víctor López Gómez, Biol. Mónica Elisa Queijeiro Bolaños, Dr. Israel Gustavo Carrillo Ángeles, Dra. Concepción Martínez Peralta, M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez y Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa. Gracias por sus comentarios y correcciones desde el comienzo de este trabajo, tanto en la versión escrita como en la presentación.

A mi jurado de tesis, Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, M. en C. Irene Pisanty Baruch, Dra. Alicia Callejas Chavero, Dra. Mariana Hernández Apolinar y el Dr. Ángel Salvador Arias Montes, quienes contribuyeron a mejorar en gran medida este trabajo.

A mis compañeros de carrera, en especial los que estuvieron conmigo en el taller de ecología terrestre y manejo de recursos bióticos, a mis amigos: Gabo, Luis Enrique y Mariana gracias por su amistad desde primer semestre y por los buenos momentos en las prácticas de campo y a Quetzalli por su ayuda los experimentos y por ser compañeros de tesis. Y finalmente a Angélica y Daniel por su amistad desde el CCH.

A mi familia, en especial a mis papás Josefina y Rogelio por su apoyo y consejos siempre y gracias a los cuales puedo alcanzar esta meta y a mi hermana Brenda por siempre estar ahí para escucharme.

Por último a las técnicas del laboratorio: Anabel y la M. en C. Mariana Rojas Aréchiga, por el apoyo en la realización de los experimentos en la cámara ambiental.

Al personal del Laboratorio del Desierto (INECOL) de la Reserva de la Biósfera de Mapimí por su apoyo en la toma de datos de campo y la colecta de semillas.

A los que conforman el Laboratorio de Ecología, Sistemática y Taxonomía Vegetal de la Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, por las facilidades brindadas para la realización del experimento de germinación y establecimiento en su invernadero, especialmente al Dr. Jordan Golubov y al Biól. Oscar Sandino Guerrero.

Este trabajo se realizó en el Laboratorio de Genética y Ecología del departamento de Ecología de la Diversidad del Instituto de Ecología de la UNAM.

El apoyo económico para el trabajo fue obtenido de los proyectos SEMARNAT/CONACyT 0350 y UNAM-PAPIIT IN 207411 cuya responsable fue la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

Resumen

Las cactáceas son un grupo de angiospermas que presentan en general ciclos de vida muy largos, bajas tasas de crecimiento y supervivencia, principalmente en las primeras etapas del ciclo de vida. En ambientes extremos, la disponibilidad de recursos es limitada y se ha observado que los procesos de germinación y establecimiento de nuevos individuos ocurren en grandes cohortes y en temporadas cortas en donde las condiciones ambientales son más favorables. *Echinocereus enneacanthus* es una cactácea cespitosa, de tallo cilíndrico que forma agregaciones de hasta 350 tallos y que produce una baya globosa con múltiples semillas. Se estudió la población de esta especie que se encuentra en la Reserva de la Biósfera de Mapimí, en el estado de Durango. En esta población se ha observado una estructura poblacional completamente sesgada hacia los adultos, lo que sugiere que no hay reclutamiento de nuevos individuos. En este estudio se evaluó la viabilidad de las semillas en el tiempo, el efecto de la luz sobre la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, y por último se estudió la dinámica poblacional de la especie. En un experimento de germinación realizado en una cámara ambiental se determinó que las semillas de esta especie son fotoblásticas positivas. Además se observó que semillas de cuatro y cinco años de edad tienen altos porcentajes de germinación (0.92 ± 0.40 e.e. y 0.86 ± 0.60 e.e., respectivamente), lo cual indica que la especie tiene el potencial de formar bancos de semillas en el suelo. Por otro lado se condujo un experimento de germinación en un invernadero en donde se evaluaron dos niveles de luz: luz solar directa y sombra al 70%, para inferir si la especie necesita de plantas nodriza para germinar y establecerse en campo. Se determinó que muy probablemente esta especie requiere de nodrizas para la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas en campo. Lo anterior se debe a que la tasa de germinación y supervivencia de las plántulas fueron más altas en el tratamiento de sombra (0.56 ± 0.01 e.e. de germinación, 0.80 ± 0.01 e.e. de establecimiento) que en luz (0.04 ± 0.008 e.e. de germinación, 0.14 ± 0.02 e.e. de establecimiento). Por último se hizo un análisis demográfico evaluando los datos de censos hechos entre los años 2008 y 2010. Para esto se construyeron matrices de transición de tipo Lefkovitch, y se obtuvieron las tasas de crecimiento poblacional con Matlab, las cuales tuvieron valores muy similares entre años: $\lambda=0.98$ para la transición 2008-2009 y $\lambda=0.97$ para 2009-2010. Los resultados de este trabajo indican que las semillas son viables por varios años, germinan en más de 80% y que las semillas germinan y se establecen con mayor frecuencia en sitios sombreados, sugiriendo el requerimiento de una nodriza. Por lo tanto, no existen impedimentos para la germinación y la supervivencia de plántulas en condiciones controladas. El proceso que tiene una mayor aportación a la tasa de crecimiento λ , es la permanencia de los individuos adultos en las diferentes categorías. Sin embargo dadas las condiciones en las que se llevó a cabo los censos de la población, los valores de la tasa de crecimiento entre años indican que la población está decreciendo a una tasa baja. Se sugiere hacer nuevos estudios para actualizar los datos de demografía, así como una evaluación en condiciones naturales de establecimiento y de las distintas interacciones (p. ej. depredación) que esta planta tiene en campo para comprender mejor las causas de la falta de reclutamiento observada y su dinámica en el sitio de estudio.

1. Introducción

1.1. La Familia Cactaceae

Los cactáceas constituyen un grupo muy diverso y complejo de plantas de más de 2000 especies (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1978; Anderson, 2001). Estas plantas son nativas del continente americano, y se extienden desde la Columbia Británica y Alberta en Canadá, hasta la Patagonia en América del Sur, incluyendo las islas Galápagos y las Antillas (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Arias, 1997; Anderson, 2001; Boyle y Anderson, 2002).

Los cactus son plantas angiospermas que pertenecen a la familia Cactaceae y que se caracterizan por tener tallos suculentos, aréolas (centros meristemáticos homólogos a yemas axilares) y la reducción y modificación de las hojas en espinas, a excepción de las especies de los géneros *Pereskia* y *Peresklopsis* que aún conservan las hojas laminares (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Arreola, 1997). Dependiendo de la especie, pueden vivir desde algunos años hasta algunas décadas e incluso cientos de años. (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Arreola, 1997; Anderson, 2001).

A pesar de que existen muy pocos ejemplares fósiles de cactus, se considera que forman un grupo natural que evolucionó en los últimos 80 a 60 millones de años (Arias, 1997). Específicamente se supone que los cactus evolucionaron a partir de formas primitivas en el Caribe, muy parecidas a los representantes actuales del género *Pereskia* (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1978; Arias, 1997). Cuando las primeras cactáceas se extendieron hacia el norte y sur del continente, se diversificaron en un número considerable de especies que habitan una gran variedad de ecosistemas, siendo más diversas en ambientes áridos y semiáridos (Bravo Hollis y Sánchez Mejorada, 1978; Arias, 1997; Anderson, 2001).

México es el centro de diversificación de la familia Cactaceae (Bravo Hollis y Sánchez Mejorada, 1978; Hernández y Godínez Álvarez, 1994; Arias, 1997) y se estima que en el país hay 689 especies distribuidas en 68 géneros (Guzmán *et al.*, 2007). Las tribus Cacteeae, Opuntieae y Echinocereae tienen mayor representatividad en las regiones áridas y semiáridas del norte y centro del país

(Arias, 1997). Cerca del 44% de las cactáceas mexicanas son nativas de los desiertos Chihuahuense, Sonorense y los valles intermontanos de Hidalgo y Querétaro (Hernández y Godínez-Álvarez, 1994; Arias, 1997).

Los cactus cuentan con adaptaciones morfológicas, fisiológicas y reproductivas que les permiten ser más abundantes en los ambientes áridos (Arias, 1997). Al mismo tiempo estas adaptaciones les hacen más vulnerables a la perturbación al conferirles características ecológicas como bajas tasas de crecimiento y reclutamiento, ciclos de vida muy largos, distribución limitada y poblaciones de tamaño pequeño (Hernández y Godínez-Álvarez, 1994; Arias, 1997; Mandujano *et al.*, 2001).

1.2. Aspectos Ecológicos de las Cactáceas

La densidad de individuos que conforman una población, es el resultado de las tasas de natalidad y mortalidad (Franco, 1990; Begon *et al.*, 2006), las cuales están influidas por factores bióticos y abióticos, a escalas locales y regionales (Franco, 1990; Valiente-Banuet y Godínez-Álvarez, 2002). Para que una especie pueda mantenerse en el tiempo es necesario que sus poblaciones recluten nuevos individuos y se considera que al menos cada individuo adulto debe dejar un reemplazo de si mismo durante toda su vida (Drezner y Lazarus, 2008).

Durante todo su ciclo de vida, las cactáceas, como todas las especies vegetales, están expuestas a múltiples factores tanto bióticos como abióticos que influyen directamente en su supervivencia (Gibson y Nobel, 1986; Valiente-Banuet y Godínez-Álvarez, 2002). En los ambientes áridos y semiáridos, donde los cactus llegan a ser elementos dominantes del paisaje, las etapas más críticas para este grupo de plantas corresponden a la producción y dispersión de semillas, así como la germinación y la sobrevivencia de las plantas durante los primeros años de vida (Valiente-Banuet y Godínez-Álvarez, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

La germinación de las semillas y el establecimiento de nuevos individuos en las poblaciones de cactus, está determinado por la disponibilidad de agua, la

temperatura y la depredación por herbívoros (Rojas-Aréchiga y Vásquez-Yanes, 2000; Pimienta-Barrios y Del Castillo, 2002; Valiente-Banuet y Godínez-Álvarez, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2009). Así por ejemplo, la germinación de las semillas de *Mammillaria mazatlensis*, *Stenocereus alamoensis* y *S. thurberi*, sólo ocurre cuando se presentan ciclos de hidratación/deshidratación y temperatura fluctuante, a causa del paso de neblina en algunos momentos del día (Sánchez-Soto *et al.*, 2005; 2010). Asimismo, Ríos-Rodríguez (2009) reportó que en una población de *Neobuxbaumia macrocephala* la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas están limitados principalmente por la competencia entre esta especie y *N. mezcalaensis*. Por su parte Méndez *et al.* (2006) encontraron que en la población de *Pterocereus gaumeri* las bajas tasas de reclutamiento de individuos se deben principalmente a la depredación de los frutos y plántulas, además del gran número de flores y frutos abortados.

Por otro lado, las cactáceas tienen una gran capacidad reproductiva que consiste en dos vías: un esfuerzo clonal para la producción de hijuelos y un esfuerzo sexual para la producción de semillas (Mandujano *et al.*, 1996; 2001). A pesar de que se desconoce la dinámica y permanencia de las semillas en los suelos de los desiertos, se sabe que aunque los cactus pueden producir un gran número de semillas, muy pocas de ellas llegan a la etapa de plántulas y muchas menos al estado de adulto reproductivo (Mandujano *et al.*, 1996; Rojas Aréchiga y Vásquez Yanes, 2000).

Un banco de semillas se conforma por todas las semillas de una especie presentes en el suelo que están en latencia (Harper, 1977). Estas semillas escapan de la depredación por parte de los herbívoros y patógenos. La luz es un factor determinante para la formación de un banco de semillas y en regiones áridas se estima que muchas especies forman parte de éste, con semillas que pueden persistir en el suelo por al menos 13 meses (Bowers, 2000). Estos bancos de semillas son de gran importancia en ambientes tan cambiantes como los desiertos, ya que cuando las especies tienen bajas tasas de reclutamiento las semillas del banco pueden, ante condiciones favorables, tener temporadas cortas en las que pueden germinar en masa (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Este

fenómeno se puede observar como pulsos de germinación, y se ha reportado que sucede con *Ferocactus wislizenii* (Bowers, 2000), *Mammillaria gaumeri* (Ferrer, 2011) y *Opuntia rastrera* (Mandujano *et al.*, 1996), entre otras, lo que junto con la longevidad de las plantas pueden amortiguar los efectos de bajas tasas de supervivencia en etapas posteriores.

En los desiertos, la germinación y el establecimiento de plántulas ocurren bajo condiciones impredecibles de lluvia, temperatura, luz y disponibilidad de nutrientes (Valiente-Banuet y Godínez Álvarez, 2002). Debido a esto, a menudo a las cactáceas se encuentran establecidas bajo la copa de plantas perennes, que fungen como nodrizas (Valiente-Banuet y Godínez Álvarez, 2002; Godínez Álvarez *et al.*, 2003). Estas plantas nodriza modifican el microambiente que existe bajo su copa, propiciando condiciones que les son favorables para la germinación y el establecimiento (Mandujano *et al.*, 1998; Rojas-Aréchiga y Vázquez Yanes, 2000; Valiente-Banuet y Godínez Álvarez, 2002; Godínez Álvarez *et al.*, 2003). Este tipo de interacción se ha documentado para varias especies de cactáceas, entre las que destaca el saguaro (*Carnegiea gigantea*), pues se le encuentra frecuentemente asociado a las plantas nodriza, las cuales disminuyen la temperatura del suelo en más de 20 °C (Franco y Nobel, 1989) y *Opuntia rastrera*, que produce un gran número de semillas, de las cuales sólo sobreviven las que al dispersarse llegan a las nodrizas, bajo las cuales germinan y se establecen (Mandujano 1996; 1998). Otros ejemplos de especies de cactus asociados a plantas nodrizas son *Neobuxbaumia macrocephala* (Ríos-Rodríguez, 2009), *N. tetetzo* (Valiente-Banuet *et al.*, 1991), y las poblaciones de *Lophocereus schottii*, *Peniocereus greggii* y *P. striatus* de las cuales es nodriza el palo fierro (*Olneya tesota*) pues aumenta su supervivencia en las primeras etapas de vida (Suzán *et al.*, 1996).

En este mismo sentido se ha encontrado que no todas las especies de plantas arbustivas presentes en una determinada zona pueden funcionar como nodriza, pues las condiciones ambientales encontradas bajo su copa difieren debido a la morfología y arquitectura de la planta, así como a su fenología (Mandujano *et al.* 1998; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Méndez *et al.*, 2006; Castillo

y Valiente-Banuet, 2010). Mandujano *et al.* (1998; 2002), por ejemplo, observaron que para el crecimiento de *Opuntia rastrera* son más adecuadas los arbustos caducifolios que los arbustos perennes. Por su parte, Zúñiga *et al.* (2005) indican que sólo dos plantas, *Larrea tridentata* y *Acacia sororia*, son nodrizas para *Lophophora difussa*, aún cuando hay otras especies potencialmente nodrizas.

Es importante mencionar que aunque en las primeras etapas del ciclo de vida las nodrizas son esenciales para la supervivencia de las cactáceas, cuando éstas crecen pueden competir con su nodriza por recursos como el agua, los nutrientes y la luz (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Godínez Álvarez, 2002) como se ha observado que sucede con *Opuntia streptacantha* y sus nodrizas, el mezquite (*Prosopis glandulosa*) y la gobernadora (*Larrea tridentata*). En este caso, las nodrizas son fundamentales para la supervivencia del nopal en las primeras etapas de vida, sin embargo cuando éste crece compite por recursos y daña el dosel de la nodriza, la cual en muchos casos muere (Flores y Yeaton, 2000).

También se ha reportado que las rocas o las grietas en el suelo y de las mismas rocas, pueden funcionar como nodriza (Rojas-Aréchiga y Vázquez Yanes, 2000). Estas tipo de nodrizas también protegen a las plantas de la alta radiación solar, proporcionando un ambiente fresco y húmedo, y en las cuales no existe competencias entre plántulas y la nodriza (Rojas-Aréchiga y Vázquez Yanes, 2000; Peters *et al.*, 2008). Los estudios hechos con *Mammillaria pectinifera* en el Valle de Tehuacán (Peters *et al.*, 2008) y *Strombocactus disciformis* y *Turbinicarpus pseudomacrochele* en Querétaro (Álvarez *et al.*, 2004) demuestran que las plántulas de estas especies se establecen también debajo de la sombra de algunas rocas y en las grietas de las mismas.

1.3. Estudios Demográficos en Cactáceas

Las cactáceas son muy apreciadas por los muchos usos que éstas tienen desde tiempos prehispánicos (Bravo-Hollis y Sheinvar, 1995). Algunas especies pueden usarse como alimento, como forraje, con propósitos medicinales, religiosos y recreativos, y en gran medida por su gran valor ornamental (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Anderson, 2001; Boyle y Anderson, 2002). Desafortunadamente el saqueo de individuos de poblaciones silvestres de cactáceas por coleccionistas, actividades agropecuarias, la expansión de los centros urbanos y la degradación del hábitat son factores que tienen un gran impacto sobre sus poblaciones (Hernández y Godínez-Álvarez, 1994; Boyle y Anderson, 2002; Ortega-Baes *et al.*, 2010). Por ello, la familia Cactaceae está incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Tráfico de Especies de Flora y Fauna Amenazadas (CITES) y muchas de sus especies están incluidas en el Apéndice I, en el Listado Internacional Para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (UICN), o bajo alguna norma de protección especial como lo es la NOM-059-ECOL-2010 en México (Hernández y Godínez-Álvarez, 1994; Arias *et al.*, 2005; SEMARNAT, 2010).

Debido a la gran proporción de especies de cactáceas amenazadas, y a la dificultad que existe para definir el estado de conservación que tienen, es necesario contar con la mayor cantidad de información sobre diversos aspectos ecológicos que nos permita tener un panorama general de su estado actual (Hernández y Godínez-Álvarez, 1994). Sin embargo para poblaciones naturales de muchas especies, hay un desconocimiento de aspectos como la demografía, la genética y su comportamiento reproductivo (Hernández y Godínez-Álvarez, 1994; Álvarez *et al.*, 2004).

La demografía, entendida como el estudio de los cambios en el tamaño de una población a través del tiempo (Barbour *et al.*, 1999), cobra importancia al ser una herramienta necesaria para evaluar y conocer el estado actual y dinámica de las poblaciones silvestres (Franco, 1990). El estudio de la importancia de cada uno de los factores que afectan las primeras etapas del ciclo de vida de las plantas, nos da información de las principales causas que afectan la dinámica poblacional

de las cactáceas (Valiente-Banuet y Godínez-Álvarez, 2002; Méndez *et al.*, 2006). Además este tipo de trabajos son de especial importancia para la realización de planes de manejo de la especie o la toma de medidas para su conservación en especies que se identifiquen como en riesgo o amenazadas (Méndez *et al.*, 2006; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Ferrer *et al.*, 2011).

Entre los trabajos en los que se estudia la dinámica poblacional de cactáceas y los factores que afectan las primeras etapas de vida de la especie, se encuentran los hechos con algunas plantas útiles del Valle de Tehuacán. Ejemplo de ello son los de *Stenocereus stellatus*, una cactácea columnar de la cual se concluyó que el uso de las estructuras reproductivas por los pobladores puede repercutir negativamente en el proceso de regeneración en las poblaciones (Godínez-Álvarez *et al.*, 2008). Asimismo en un estudio hecho con *Echinocactus platyacanthus* se concluyó que algunos problemas en la reproducción pueden repercutir a largo plazo en la población, a pesar de la capacidad que tiene de permanecer por un largo tiempo en las diferentes etapas del ciclo de vida (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

Algunos de los estudios demográficos con cactáceas amenazadas o en alguna categoría de riesgo son de Mandujano *et al.* (2007) quienes trabajaron con *Ariocarpus scaphirostris* y el de Zepeda-Martínez *et al.* (2013) quienes evaluaron una población de *Astrophytum ornatum*. En el primer caso se encontró que aunque la estructura de la población es estable, ha tenido una reducción del 80% de su tamaño original en 20 años, por lo que se le considera como amenazada. Por otro lado, en el caso de *A. ornatum* se reportó que la falta de reclutamiento está relacionado con una tasa alta de depredación de las semillas y que junto con la degradación de su hábitat se considera en peligro de extinción. Este último caso es similar al de *Mammillaria gaumeri* de la cual se ha observado que la degradación del hábitat contribuye a la pérdida de plantas nodrizas potenciales y que por lo tanto está relacionado directamente con un decremento en la tasa de reclutamiento (Ferrer *et al.*, 2011).

1.4. Justificación

Echinocereus enneacanthus Engelman es una especie perteneciente a la familia Cactaceae que habita en el Desierto Chihuahuense. Mandujano *et al.* (2008) estudiaron la población presente en la Reserva de la Biósfera de Mapimí, en el estado de Durango, México, y encontraron que la estructura de ésta población estaba sesgada totalmente a individuos adultos reproductivos. En esta población, la falta de individuos en etapas tempranas del ciclo de vida sugiere que no ha habido reclutamiento durante algún tiempo lo que a largo plazo puede tener consecuencias para la población. Si la especie tiene problemas en el reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones, habrá un decremento en la población y consecuentemente falta de diversidad genética a largo plazo.

Actualmente no hay mucha información de aspectos ecológicos de la especie de estudio, es por esto que este trabajo cobra importancia al aportar información nueva acerca de la dinámica poblacional, requerimientos en la germinación y el establecimiento de las plántulas, que en un momento dado puede ser útil para establecer programas de manejo o para actualizar las categorías de protección o de riesgo en las que puede estar sujeta la especie.

2. Objetivo

Determinar el efecto de la luz sobre la germinación y el reclutamiento de nuevos individuos, así como algunos aspectos de la dinámica poblacional de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango, México.

Objetivos particulares:

- 1) Evaluar el efecto de la luz sobre la germinación de las semillas.
- 2) Evaluar el efecto de la luz sobre el establecimiento de las plántulas.
- 3) Determinar si la especie tiene el potencial de formar bancos de semillas evaluando la viabilidad de las semillas en el tiempo.
- 4) Determinar la tasa de crecimiento poblacional de la especie usando modelos matriciales.

3. Hipótesis

Si *E. enneacanthus* tiene semillas fotoblásticas positivas, entonces se espera que las semillas sólo germinen en presencia de luz. Por otro lado si la especie necesita de nodrizas para que las semillas germinen y las plántulas se puedan establecer, entonces la tasa de germinación y de supervivencia de las plántulas será mayor en los tratamientos de sombra que a la luz solar directa.

Teniendo en cuenta que la especie de estudio habita en una zona desértica en donde las condiciones de lluvia son impredecibles y las temperaturas son extremas, se espera que las semillas tengan un periodo de latencia largo (longevidad ecológica). Por lo tanto si la especie forma naturalmente bancos de semillas en el suelo, entonces las semillas que se usarán en este trabajo (y que fueron colectadas en el año 2008) mantendrán su viabilidad y podrán germinar.

Por último, en estudios preliminares se observó una estructura poblacional de la especie sesgada totalmente a individuos adultos. Se espera que al analizar los datos de los censos hechos durante el periodo 2008-2010, la tasa de crecimiento poblacional anual indique un decremento en la población.

4. Material y Métodos

4.1. Especie de estudio

Echinocereus enneacanthus Engelman es una planta cespitosa, que forma agregaciones de tallos que miden entre 30 y 60 cm y que tienen entre 30 y 350 tallos (Benson, 1982; Taylor, 1985; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Los tallos son cilíndricos hasta de 70 cm de largo y de 5 a 10 cm de diámetro, de consistencia suave de color verde claro u oscuro; de 7 a 10 costillas bien marcadas, con areolas circulares de 3 mm de diámetro, con espinas rígidas, de 7 a 12 radiales de color blanco, con una espina central, de 3 a 5 cm (Benson, 1982; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Las flores con 5 a 7.5 cm de largo y de similar diámetro. Los segmentos externos del perianto son de 10 a 20 de color rosa o magenta con el centro castaño verdoso. Los segmentos internos del perianto son de 12 a 35, dispuestos en 3 hileras. Los estambres son más cortos que los segmentos del perianto, los filamentos de 10 mm de largo de color verdoso o rosa, con anteras amarillas oblongas de 1 mm de largo. El estilo es blanquecino de 3.1 cm de largo con 8 a 12 lóbulos, largos y delgados de color verde (Benson, 1982; Taylor, 1985; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). El fruto es una baya globosa u ovoide de 3.8 cm de largo y 2.5 cm de ancho, de color verdoso, castaño o purpúreo, con areolas que llevan espinas setosas, caducas al madurar; pulpa jugosa y de sabor agradable (Taylor, 1985; Bravo-Hollis y Sanchez Mejorada, 1991). Esta especie habita el Desierto Chihuahuense teniendo poblaciones en Texas y Nuevo México en Estados Unidos y en México en los estados de Chihuahua, Durango, Coahuila, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas (Guzmán *et al.*, 2003).

4.2. Sitio de Estudio

Entre los ambientes áridos y semiáridos de México el Desierto Chihuahuense es una región de gran importancia biológica. Tiene con una superficie estimada en 507 000 Km², por lo que se le considera el desierto más grande de Norteamérica, pero también del que menos se conoce sobre su biodiversidad y relaciones ecológicas (Hernández, 2006). En él se concentran aproximadamente 329

especies de cactáceas, que representa cerca 60% del total de especies presentes en México y casi el 20% del total continental, por lo que se considera a este desierto el mayor centro de diversidad en México para este grupo botánico (Hernández, *et al.*, 2007).

El Bolsón de Mapimí es una de las numerosas cuencas cerradas que se encuentran entre las Sierras Madre Oriental y Occidental, en las cuales fluyen algunos ríos o arroyos que se forman durante y después de la época de lluvias (CONABIO, 1995; Gallina y Sandri, 1979). La Reserva de la Biósfera de Mapimí (RBM) es un área representativa de este bolsón, el cual de acuerdo a sus características de vegetación y aridez forma parte del Desierto Chihuahuense (Gallina y Sandri, 1979). La RBM se compone de dos zonas núcleo (Dunas de la Soledad y Sierra la Campana) con 28,533 ha y una zona de amortiguamiento con 313,855 ha, sumando un total de 342,388 ha (Fig.1) (SEMARNAP, 2000). La RBM tiene en promedio una elevación de 1150 m snm, sin mucha variación, con excepción de algunos pequeños macizos montañosos de origen volcánico y sierras calcáreas como el Cerro de San Ignacio con una altura de 1480 m y el Cerro de La Campana con una altura de 1800 m (CONABIO, 1995; CONANP-SEMARNAT, 2006).

La Reserva tiene un clima que corresponde al tipo BWhw(e): muy árido, semicálido, con lluvias en verano y de amplitud térmica extremosa (CONANP-SEMARNAT, 2006). La temperatura media anual es de 20.8 °C con una máxima en el mes de junio de 37.41 °C y una mínima en el mes de enero de 3.9 °C (CONANP-SEMARNAT, 2006). El clima se caracteriza por una gran variabilidad en la temperatura tanto diurna como anual y la presencia de heladas nocturnas entre los meses de noviembre a abril, son frecuentes (CONANP-SEMARNAT, 2006). El mayor porcentaje de lluvias ocurre en el verano, entre los meses de junio a septiembre, con una precipitación media anual de 264 mm, sin embargo pueden ocurrir lluvias en invierno durante los meses de diciembre a febrero en menor proporción y presentan gran variabilidad interanual (CONANP-SEMARNAT, 2006).

La vegetación dentro de la reserva varía en composición, obedeciendo a características edafológicas: Entre los tipos de vegetación que se encuentran en la reserva están distintos tipos de matorral: rosetófilo, micrófilo, submontano, subinermes y espinoso, en donde dominan especies como la gobernadora (*Larrea tridentata*) y el mezquite (*Prosopis glandulosa*). Además existen pastizales, en donde las especies dominantes son *Hilaria mutica* y *Sporobolus airoides*; vegetación halófila y gipsófila donde dominan especies como *Suaeda nigrescens* y *Prosopis glandulosa* y, en una menor proporción vegetación acuática (CONANP-SEMARNAT, 2006).

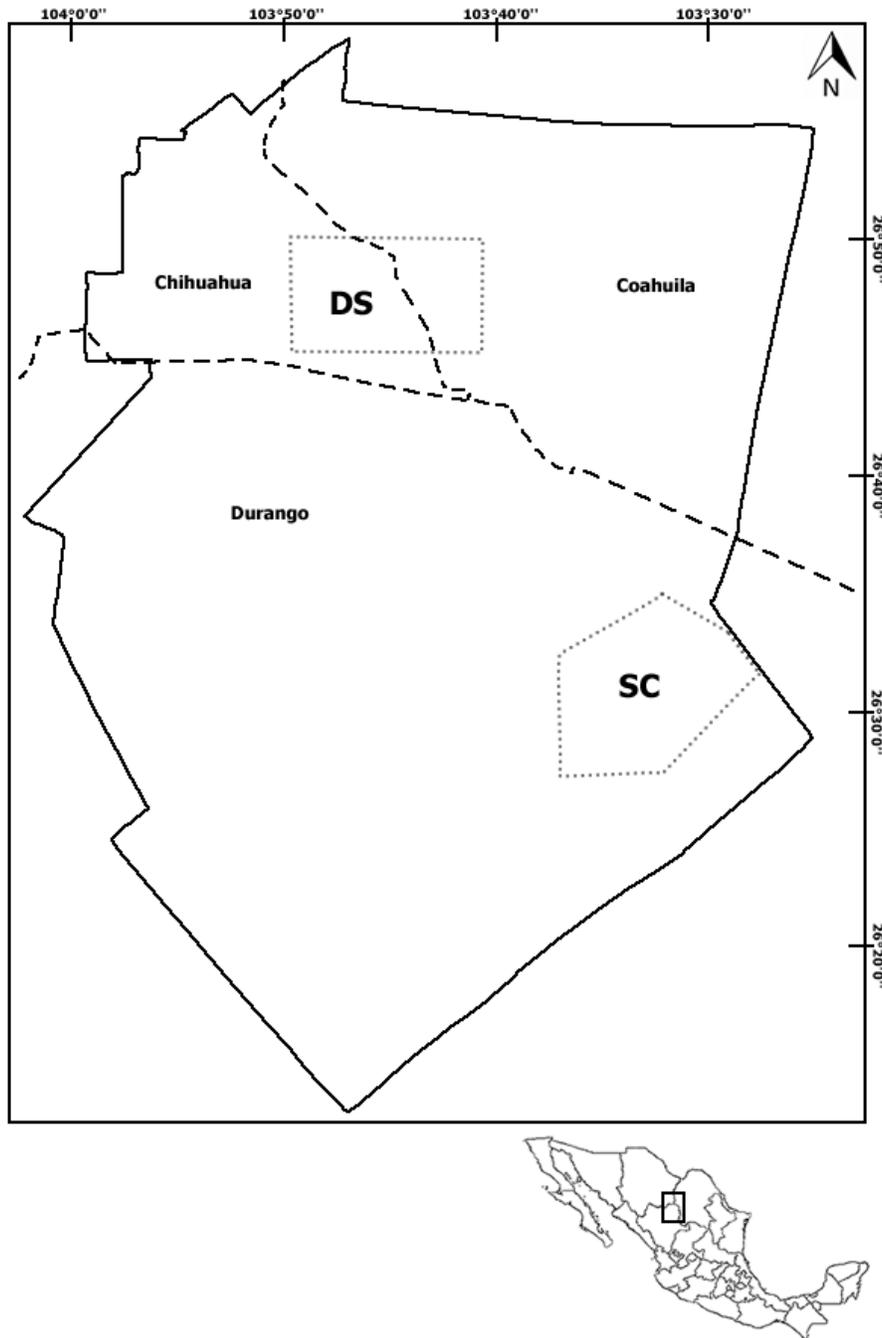


Figura 1. Ubicación de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, México.

— Límite de la RBM. ---- Límite estatal:..... Límite de las zonas núcleo: **DS**= Dunas de la Soledad **SC**= Sierra de la Campana.

4.3. Evaluación de la viabilidad de las semillas

Las semillas usadas en todos los experimentos del presente trabajo fueron obtenidas de frutos colectados en el año 2008. Los frutos se disectaron, se lavaron las semillas para remover la pulpa y se almacenaron en bolsas de papel estraza a temperatura ambiente.

Para evaluar el fotoblastismo y la viabilidad de las semillas, se hizo un experimento factorial de una vía con dos niveles y 5 réplicas por nivel. El factor a probar fue la luz con dos niveles: luz y oscuridad. De acuerdo con Rojas-Aréchiga, *et al.* (2013) cada réplica consistió en una caja de Petri con agar bacteriológico al 1% y 10 semillas. Las cajas de Petri se colocaron en una cámara ambiental con un fotoperiodo de 12h a temperatura constante de 26°C. Cinco réplicas se envolvieron en papel aluminio para excluirlas de la luz y así lograr el tratamiento de oscuridad, mientras que otras cinco réplicas sólo se colocaron en una bolsa de plástico transparente para que las semillas estuvieran expuestas a la luz y se evitara la pérdida de humedad. Este experimento se realizó dos veces, durante el mes de septiembre del año 2012 y 2013. En cada ocasión se revisó la proporción de semillas que germinaron, sólo de las cajas de Petri expuestas a la luz. Se consideró como una semilla germinada a aquella en la que se podía observar la radícula. Cuando la proporción de semillas germinadas en el tratamiento de luz no cambio, durante un período de 7 días, se procedió a revisar las cajas que se encontraban en la oscuridad para registrar el número de semillas germinadas. Si no hubo germinación, las cajas se colocaron fuera del papel aluminio para que las semillas estuvieran expuestas a la luz y de igual manera se revisó todos los días la proporción de semillas que germinaron hasta que esta proporción no cambió en más de 7 días, es decir la germinación se estabilizó.

Las proporciones finales de semillas que germinaron se analizaron por medio de Modelos Lineales Generalizados (GLMs), en un análisis de devianza, con error de distribución tipo binomial, y que utilizan el estadístico χ^2 (Crawley, 1993). Se compararon las proporciones finales de semillas germinadas de ambos tratamientos para conocer si había diferencias y las proporciones finales de semillas germinadas al estar expuestas a la luz para conocer si había diferencias

entre los dos años en los que se llevó a cabo el experimento. Para cada caso se realizó una prueba con los modelos mencionados con el programa estadístico JMP.

4.4. Efecto de la luz sobre la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas

Para conocer el efecto de la luz sobre la germinación de las semillas y el establecimiento de plántulas de *E. enneacanthus* se realizó un experimento factorial de una vía con dos niveles, dentro de un invernadero ubicado en las instalaciones de la Universidad Autónoma Metropolitana, D.F., México. Este experimento pretende simular la sombra que proveen los arbustos nodrizas o estar en los espacios abiertos. El factor a probar fue la luz con dos niveles: luz solar directa y sombra al 70%. Cada tratamiento contó con 60 réplicas, las cuales correspondieron a un plato de plástico de 24 cm de diámetro y 2 cm de profundidad. En cada réplica se colocaron dos macetas con 100 g de una mezcla de suelo del sitio de estudio y tepojal en proporción 1:1, así como 30 semillas de la especie de estudio. Las réplicas correspondientes al tratamiento de luz solar se expusieron a la luz solar directa, mientras que a las réplicas correspondientes a la sombra al 70% se les colocó una malla de sombra individual que intercepta el 70% de luz solar.

Las macetas durante todo el experimento se mantuvieron a capacidad de campo. La capacidad de campo se consideró como la cantidad máxima de agua que retiene el suelo debido a sus características intrínsecas. Para conocer la capacidad de campo del suelo de las macetas se realizó una prueba previa al experimento. Se colocaron 100 g de suelo en 4 macetas y se pesaron en una balanza electrónica. Posteriormente se colocó agua en las macetas y se volvieron a pesar cuando el exceso de agua salió de las macetas. El resultado obtenido es la capacidad de campo. Por último para conocer la frecuencia con que se debían regar las macetas, se colocaron dos de las macetas expuestas a la luz solar y las otras dos macetas bajo una malla de sombra. Diariamente se revisó el peso de las macetas hasta que toda el agua se hubiera evaporado del suelo.

Siguiendo la prueba realizada, las macetas del experimento se regaron tres veces a la semana con 60 ml para las macetas expuestas a la luz solar directa y 40 ml para las macetas bajo las mallas de sombra. Las macetas siempre se revisaron dos veces por semana. La proporción de semillas que habían germinado en cada maceta se registró durante un mes, a partir de la primera observación de semillas germinadas. Cuando éste mes concluyó, se revisó la proporción de plántulas sobrevivientes durante los siguientes tres meses. Los resultados se analizaron por medio de un Modelo Lineal Generalizado que utiliza el estadístico χ^2 (GLM; Crawley, 1993). El modelo usado fue log-lineal y se consideró una distribución binomial.

Por otro lado para conocer si los tratamientos probados modificaban algunas de las variables ambientales presentes en el invernadero, se colocó un registrador de datos HOBO en cada tratamiento. Las variables ambientales registradas fueron la temperatura, la humedad relativa y la radiación fotosintéticamente activa (RFA). Cada HOBO registró cada variable ambiental cada hora durante el tiempo que duró el experimento. Los datos obtenidos de estos registradores, se analizaron por medio de un Análisis de Varianza de una vía, considerando el promedio de diario de cada variable ambiental.

Por último para conocer si había diferencias en el tamaño entre las plántulas sobrevivientes de ambos tratamientos, se extrajo una plántula sobreviviente de cada maceta de cada tratamiento. Se midió el tallo de cada plántula y posteriormente se colocaron en una estufa a 60 °C para secar las plántulas y determinar su peso seco, en una balanza analítica. Los datos se compararon por medio de un análisis de varianza de una vía para cada variable (longitud (mm) y peso seco (mg)).

4.5. Dinámica de la población de *Echinocereus enneacanthus*

Para conocer la estructura poblacional de la especie se usaron los datos de tres censos realizados en los años 2008, 2009 y 2010. En dichos censos se muestrearon 11 parcelas de 50×20 m en promedio (siendo la más chica de 40×20

m, y la más grande de 70×120 m), en las cuales se registró el número de individuos presentes y el número de tallos presentes para cada individuo (Mandujano *et al.*, 2008). Cabe señalar que cada uno de los individuos muestreados correspondió a individuos adultos, todos reproductivos. No se encontraron plántulas ni individuos juveniles (no reproductivos).

Con los datos de estos censos, los individuos se clasificaron en siete categorías según el número de tallos presentes por planta: 1) de 1 a 5 tallos, 2) de 6 a 10 tallos, 3) de 11 a 15 tallos, 4) de 16 a 20 tallos, 5) de 21 a 25 tallos, 6) de 26 a 30 tallos y 7) >30 tallos. Se hizo una prueba de χ^2 para conocer si había diferencias entre los años de estudio.

Para conocer la tasa finita de crecimiento poblacional se usó un modelo matricial (Caswell, 2001), el cual se expresa con la ecuación: $n_{t+1} = \mathbf{A}n_t$ en donde \mathbf{A} es una matriz cuadrada de x dimensiones y n es un vector de densidad poblacional en el tiempo t y $t + 1$.

Con base en la estructura de la población, se construyeron dos matrices de transición anuales (2008-2009 y 2009-2010) de tipo Lefkovich (Caswell, 2001) considerando la talla en número de tallos por planta al tiempo t y la talla al tiempo $t + 1$ con las categorías antes mencionadas. Además de las categorías obtenidas con la estructura poblacional, se agregó una octava categoría en donde se expresaron las fecundidades de cada categoría (número promedio de semillas por individuo). Es por lo anterior que para cada transición anual se obtuvo una matriz cuadrada de 8×8 elementos. Esta matrices esta denotadas como $\mathbf{A} = \{a_{ij}\}$ (donde los elementos a con subíndices que indican a la i en los renglones y j las columnas) y contienen las probabilidades de transición y contribuciones de un promedio individual de las diferentes etapas del ciclo de vida durante una unidad de tiempo, en este caso un año para cada matriz (Caswell, 2001).

Una vez que se obtuvo esta matriz, se procedió a estimar la tasa de crecimiento poblacional (denotada con λ), la tasa de crecimiento se puede obtener por el método de potencia que consiste en multiplicar la matriz \mathbf{A} por el vector n_t , el resultado de esto es una proyección de la población al tiempo $t + 1$. Posteriormente se continúa multiplicando la matriz \mathbf{A} por el vector n_t resultante

hasta que se alcanza la estructura estable de la población, es decir cuando las abundancias de las distintas categorías permanecen constantes (denotado con \mathbf{w}) y la población crece a la tasa constante (denotada con λ). Se considera que una población crece si $\lambda > 1$, decrece si $\lambda < 1$ y se mantiene estable si $\lambda = 1$ (Caswell, 2001).

Por último se realizó un análisis de sensibilidad y elasticidad (De Kroon, *et al.*, 1986; Caswell, 2001). El análisis de sensibilidad es una medida absoluta de los cambios producidos en λ por una modificación en cada uno de los elementos de la matriz. Esta medida es expresada en una nueva matriz de sensibilidad $S = \{S_{ij}\}$. Los elementos de esta matriz se pueden calcular de los valores propios de λ (el valor reproductivo denotado con v y la estructura estable, \mathbf{w}) con la siguiente ecuación:

$$S_{ij} = \frac{v_i w_j}{\mathbf{w} \cdot \mathbf{v}},$$

en donde v_i y w_j corresponden al i -ésimo y al j -ésimo elemento de los vectores propios, \mathbf{v} y \mathbf{w} . El $\mathbf{w} \cdot \mathbf{v}$ es la multiplicación de los dos vectores, que resulta en un escalar.

El análisis de elasticidad cuantifica los cambios proporcionales en λ originados por cambios en cada uno de los elementos de la matriz, y se expresa en una nueva matriz de elasticidades, donde cada elemento se calcula como:

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

La suma de todas las entradas en la matriz de elasticidades es igual a la unidad, es por esto que cada uno de los valores de elasticidad (e_{ij}) corresponde directamente a cada valor (a_{ij}) de la matriz original y por consiguiente es la contribución proporcional que hacen al valor de λ (De Kroon *et al.*, 1986).

La tasa de crecimiento poblacional (λ), el valor reproductivo (v) y la estructura estable de la población (\mathbf{w}) se obtuvieron por medio de métodos numéricos, con el programa Matlab (Caswell, 2001; Morris y Doak, 2002).

El valor de lambda obtenido a partir de las matrices de transición anuales fue calculado sin considerar un banco de semillas (es decir con un valor de cero

en la entrada a_{11}) debido a que se desconoce su valor en campo. Considerando lo anterior se hicieron simulaciones numéricas con el programa Simulacambio que utiliza la plataforma Matlab (Mandujano y Mandujano, 2005). En cada simulación se cambió el valor de la entrada a_{11} , la cual tomó valores de entre cero y uno, para obtener un nuevo valor de lambda con los cuales se obtuvo una gráfica que expresa el comportamiento de λ , ante los cambios en los valores de la entrada de banco de semillas (a_{11}). El mismo procedimiento se siguió para simular cuál es el efecto en λ del reclutamiento de plántulas (a_{21}) sobre la tasa de crecimiento λ .

5. Resultados

5.1. Evaluación de la viabilidad de las semillas

En los dos años que se llevó a cabo el experimento (2012 y 2013), se observó que las semillas de *E. enneacanthus* sólo germinan en presencia de luz. Esto muestra que las semillas pueden mantener su viabilidad por al menos cinco años, aún en condiciones de almacenamiento subóptimo, desde el año 2008 en el que fueron colectadas, hasta el año 2013 en el que se realizó el último experimento.

En ambos años no se encontraron semillas que hubieran germinado en las réplicas que se encontraban excluidas de la luz. Sin embargo, para descartar que este resultado fuera a causa de que las semillas no fueran viables, las semillas que se encontraban en la oscuridad fueron expuestas a la luz y se observó que sólo después de esto comenzaron a germinar. Esto permite clasificar a las semillas como fotoblásticas positivas, es decir solo pueden germinar si están en presencia de luz.

Para cada año se compararon las proporciones finales de germinación entre las semillas siempre expuestas a la luz y las semillas que se encontraban en oscuridad y que después fueron pasadas a la luz. El análisis mostró que para el año 2012 hubo diferencias significativas entre los dos grupos de semillas ($\chi^2=3.97$, $P = 0.0462$, 1 *g.l.*). Para el año 2013 el análisis no mostró diferencias entre los grupos de semillas a comparar ($\chi^2=0.64$, $P=0.4235$, 1 *g.l.*) (Cuadro 1).

Para conocer si hubo diferencias en las proporciones finales de germinación entre años se realizó una prueba de χ^2 . Primero se compararon las proporciones de germinación de las semillas siempre expuestas a la luz. Los resultados de la prueba de χ^2 no mostraron que hubiera diferencias significativas ($\chi^2=0.056$, $P=0.999$, 4 *g.l.*). En el caso de las semillas excluidas de la luz y que después fueron expuestas a ésta, tampoco hubo diferencias en la proporción de semillas que germinaron entre años ($\chi^2=0.091$, $P=0.999$, 4 *g.l.*).

Cuadro 1. Proporción de semillas (\pm e.e.) de *Echinocereus enneacanthus* que germinaron en dos años y dos condiciones de luz. En la columna "Luz/oscuridad" 1=semillas siempre expuestas a la luz 2=semillas expuestas a la luz después de haber estado en la oscuridad. Las semillas no germinan en la oscuridad. $n=5$ réplicas para cada tratamiento, 10 semillas por réplica.

Año	Luz/oscuridad	Proporción de semillas que germinaron \pm e.e.
2012	1	0.92 \pm 0.40
	2	0.78 \pm 0.40
2013	1	0.86 \pm 0.60
	2	0.80 \pm 0.32

5.2. Evaluación de la viabilidad de las semillas

En este experimento se observaron diferencias significativas entre los tratamientos. En primer lugar las semillas que se encontraban en el tratamiento de sombra comenzaron a germinar después de ocho días de haber sido montado el experimento, mientras que las semillas expuestas a la luz solar comenzaron a germinar después de 13 días.

En el tratamiento de sombra se encontró una mayor proporción de semillas que germinaron ($\bar{x}= 0.56 \pm 0.01$ e.e.), lo cual contrastó con la proporción de semillas germinadas que se observó en el tratamiento de luz solar ($\bar{x}=0.04 \pm 0.008$ e.e.). Debido a lo anterior cuando se realizó el modelo lineal generalizado con los datos de germinación obtenidos, se obtuvo un resultado de $\chi^2=2606.59$, $P<0.001$, 1 *g.l.*, lo cual confirma que hay diferencias significativas en las proporciones de semillas que germinaron entre los tratamientos.

Para asegurar que los resultados de la germinación no se vieron afectados por tener más de una maceta por réplica se realizó un análisis con un modelo lineal generalizado donde se evaluaba el efecto de los tratamientos, de las macetas y si acaso las macetas tenían una interacción con los tratamientos. Sin embargo, como se suponía, las macetas no tienen un efecto sobre la germinación

de las semillas, ni tienen una interacción con los tratamientos probados (Cuadro 2).

Cuando se evaluó la supervivencia de las plántulas resultantes de la germinación, se observó que el tratamiento de sombra fue el que contó con la proporción de plántulas sobrevivientes más alta ($\bar{x}=0.80 \pm 0.01$ e.e.), comparado con el tratamiento de luz solar ($\bar{x}=0.14 \pm 0.02$ e.e.). Cuando se analizaron los datos con el modelo lineal generalizado se confirmó que estas diferencias son significativas con una $\chi^2=25.03$, $P<0.001$, 1 *g.l.* En el caso de la supervivencia de las plántulas también se hizo el análisis para conocer si el contar con dos macetas por tratamiento tuvo algún efecto en los resultados obtenidos. Sin embargo tampoco para la supervivencia se observó tal efecto, y los resultados obtenidos son a causa de los tratamientos probados de luz solar y sombra al 70% (Cuadro 2).

Cuadro 2. Resultados del Modelo Lineal Generalizado aplicado para la germinación de las semillas y supervivencia de plántulas de *Echinocereus enneacanthus* en el invernadero. En la segunda columna: Tratamientos (luz y sombra 70%), Macetas (dos por réplica) e Interacción= interacción de los tratamientos y las macetas. $n=120$ macetas para el tratamiento de luz y $n=118$ para el tratamiento de sombra. En negritas se resaltan los valores y fuentes de variación significativos.

	Posibles Fuentes de Variación	χ^2	<i>P</i>
Germinación	Tratamiento	2606.59	<0.0001
	Maceta	1.98	0.16
	Interacción	2.37	0.12
Supervivencia	Tratamiento	26.02	<0.0001
	Maceta	1.88	0.17
	Interacción	2.50	0.11

El experimento tuvo una duración total de cuatro meses, desde su montaje hasta la última toma de datos de supervivencia. Al final de éste se observó que sólo en 23 macetas de las que estaban expuestas a la luz solar, había plántulas sobrevivientes. A diferencia de éstas, en el tratamiento de sombra al 70% en 111

macetas se encontraron plántulas sobrevivientes. Para tener el mismo número de muestra y poder comparar el peso seco y longitud de las plántulas, se cosechó una plántula por maceta del tratamiento de luz solar (sin importar que hayan provenido de la misma réplica), y de 23 macetas del tratamiento de sombra se extrajo una plántula al azar.

Los datos mostraron que en promedio el peso seco de las plántulas era mayor en el tratamiento de luz solar ($\bar{x}=3.28 \pm 0.5$ mg) que en el tratamiento de sombra 70% ($\bar{x}=1.99 \pm 0.16$ mg). El análisis de varianza indicó que estas diferencias entre los tratamientos fueron significativas ($F_{1,44}=5.95$, $P=0.01$).

Por otro lado se observó que la longitud promedio de las plántulas, era mayor en el tratamiento de sombra al 70% ($\bar{x}=10.01 \pm 0.57$ mm) que en el tratamiento de luz solar ($\bar{x}=3.89 \pm 0.22$ mm). El análisis aplicado a los datos de longitud de las plántulas mostró que las diferencias observadas entre tratamientos eran significativas ($F_{1,44}=99.12$, $P<0.001$).

Por último se analizaron los valores de las variables ambientales (temperatura, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa) medidas con los registradores HOBO, durante todo el experimento. Se observaron diferencias significativas entre los tratamientos para todas las variables medidas (Cuadro 3). Para realizar cada análisis de varianza, se usó el valor promedio diario de cada variable.

En el caso de la temperatura, los valores promedio finales de ambos tratamientos fueron muy similares, sin embargo en el tratamiento de luz solar directa, este promedio final fue mayor y con una mayor variación diaria ($\bar{x}=22.51 \pm 0.28$ °C) que en el tratamiento de sombra ($\bar{x}=21 \pm 0.21$ °C). Por su parte, el valor promedio de humedad relativa fue más alto en el tratamiento de sombra ($\bar{x}=43.43 \pm 0.77$ %) que en el tratamiento de luz solar directa ($\bar{x}=39.55 \pm 0.80$ %). La última variable medida fue la radiación fotosintéticamente activa (RFA), la cual, como ya se infería, fue más alta en el tratamiento de luz solar directa ($\bar{x}=141.016 \pm 4.047$ $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) que en el tratamiento de sombra ($\bar{x}=19.045 \pm 1.252$ $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$).

Cuadro 3. Resultados de los análisis de varianza de los datos de temperatura, humedad relativa e intensidad lumínica en invernadero.

	<i>F</i>	<i>P</i>
Temperatura (°C)	18.46	<0.001
Humedad Relativa (%)	12.14	<0.001
RFA (μmol/m ² /s)	686.48	<0.001

5.3. Dinámica poblacional de *Echinocereus enneacanthus*

El área total muestreada en los tres años en el que se llevaron a cabo los censos, fue de 2.355 ha. La densidad de individuos varió entre años: en el año 2008 se registraron 300 individuos en total por lo que la densidad de individuos fue 128 ind/ha (Mandujano *et al.*, 2008), para el año 2009 se encontraron 290 individuos totales, por lo que su densidad fue 123 ind/ha y por último para el año 2010 se registraron un total de 274 individuos por lo que la densidad poblacional fue 116 ind/ha. Esta variación fue muy poca, por lo que no se detectaron diferencias significativas en las estructuras poblacionales entre años ($\chi^2=3.18$, $P=0.99$, 12 *g.l.*). No obstante se observó una disminución de la población en todos los años.

La estructura poblacional observada de 2008 a 2010, muestra que la mayor proporción de los individuos en la población se encuentran distribuidos en las primeras categorías de tamaño (Fig. 2A). Sin embargo esto cambia con el tiempo, como lo muestra la estructura poblacional proyectada. En esta proyección la mayor parte de la población se encuentra distribuida en categorías intermedias de tamaño (Fig. 2B). Lo anterior puede deberse a que para este estudio se considera que la transición de semillas a la primera categoría es muy baja, puesto que no se ha observado en campo. Al no haber nuevos individuos ocupando las primeras categorías, la mayor parte de los individuos se concentra en categorías intermedias (de 11 a 15, de 16 a 20 y de 25 a 30 tallos).

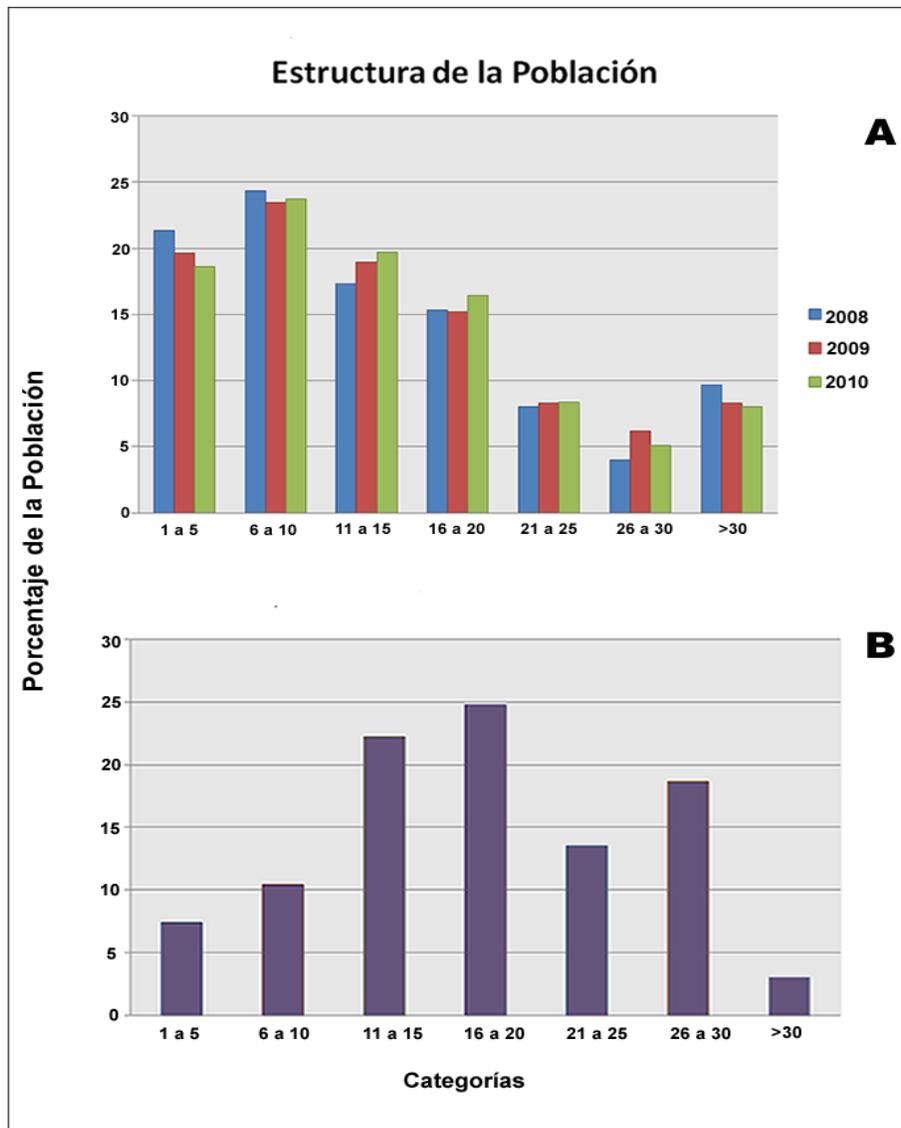


Figura 2. Estructura de la población de *Echinocereus enneacanthus* de la RBM. **A)** Estructura observada en tres años diferentes: 2008, 2009 y 2010. **B)** Estructura poblacional proyectada a partir del modelo matricial. Para las dos transiciones (2008-2009 y 2009-2010) fue la misma.

El ciclo de vida obtenido (Fig. 3) muestra que los individuos de la población de *E. enneacanthus*, al ser una especie modular, pueden tener transiciones a categorías de tamaño no continuas (“saltos” a categorías superiores o “regresiones” a categorías más pequeñas). Lo anterior también contribuye a la estructura poblacional proyectada, pues la mayoría de estas transiciones no continuas son regresiones de individuos de talla grande a categorías inferiores de tamaño.

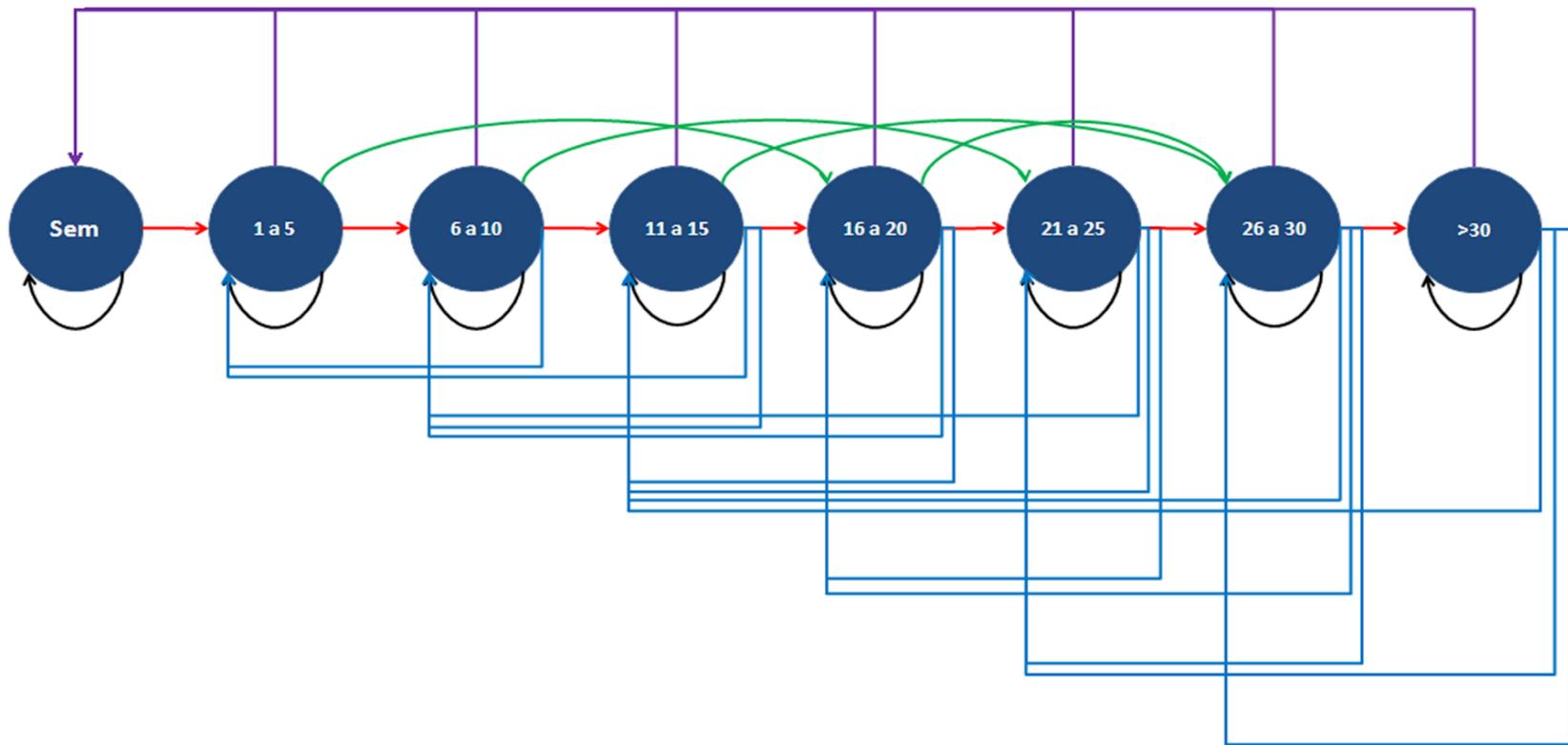


Figura 3. Diagrama del ciclo de vida de la población de *Echinocereus enneacanthus* de la RBM. Cada nodo representa una categoría del ciclo de vida (Sem=semillas), el número al centro del nodo representa la categoría de tamaño en número de tallos. Con flechas rojas se representa el crecimiento de los individuos a la categoría siguiente. Con flechas negras se representa la permanencia de los individuos en cada categoría. Con flechas verdes se marca la transición de individuos a categorías posteriores pero no continuas (saltos). Con flechas moradas se indican las fecundidades y por último con flechas azules se indican las transiciones de individuos de una categoría a otras anteriores (regresiones). Los valores de las transiciones indicadas pueden observarse en las matrices de transición **A**, en el Cuadro 4

Cuadro 4. Matrices de transición de Lefkovitch 2008-2009 y 2009-2010 de la población de *Echinocereus enneacanthus* de la RBM. La diagonal en negritas representa las permanencias en las diferentes categorías ($a_{i=i}$), la diagonal por debajo de ésta con subrayado representa el crecimiento hacia la categoría siguiente ($a_{i>j}$), la fila superior son las fecundidades (semillas /individuo) (a_{1j}) y el resto de las entradas representan transiciones a diferentes categorías superiores (crecimientos, $a_{i>j}$) e inferiores (decrecimiento o regresión, $a_{i<j}$). S= semillas, 1= 1 a 5 tallos, 2= 6 a 10 tallos, 3= 11 a 15 tallos, 4= 16 a 20 tallos, 5= 21 a 25 tallos, 6= 26 a 30 tallos y 7= >30 tallos. En las últimas dos columnas w = estructura estable de la población sin considerar el banco de semillas y v = vector del valor reproductivo.

2008-2009

	S	1	2	3	4	5	6	7	w	v
S	0	407.232	1832.544	4594.086	5586.714	4352.292	7648.326	18821.754		1
1	<u>1E-6</u>	0.857	0.028	0	0	0	0	0.035	0.074	982571.16
2	0	<u>0.079</u>	0.833	0.039	0	0	0	0.035	0.104	1556650.26
3	0	0	<u>0.097</u>	0.865	0.065	0	0	0	0.223	1780274.31
4	0	0	0	<u>0.058</u>	0.804	0.125	0.077	0	0.248	1762190.38
5	0	0	0.014	0.019	<u>0.065</u>	0.708	0.077	0.035	0.135	2199917.42
6	0	0	0	0	0.022	<u>0.125</u>	0.846	0.103	0.186	2289873.07
7	0	0	0	0	0	0.042	<u>1E-6</u>	0.793	0.030	2218420.44

2009-2010

	S	1	2	3	4	5	6	7	w	v
S	0	1781.64	4772.25	14278.572	20005.272	23886.702	17892.756	34016.598		1
1	<u>1E-6</u>	0.754	0.088	0	0	0	0	0	0.074	969617.48
2	0	<u>0.140</u>	0.750	0.091	0.023	0.083	0	0	0.104	1290021.50
3	0	0	<u>0.147</u>	0.691	0.068	0.042	0.056	0.042	0.223	1314372.03
4	0	0.018	0	<u>0.127</u>	0.773	0.125	0.056	0	0.248	1482324.06
5	0	0	0	0	<u>0.114</u>	0.542	0.111	0.083	0.135	1336822.48
6	0	0	0	0.018	0	<u>0.125</u>	0.611	0.042	0.186	1601568.38
7	0	0	0	0	0	0	<u>0.167</u>	0.792	0.030	1505720.91

Con las matrices de transición anuales (Cuadro 4), en ambos casos se observó que la tasa finita de crecimiento poblacional es inferior a la unidad por lo que se considera que la población está decreciendo. Para la primera transición de los años 2008-2009 esta tasa fue $\lambda=0.98$ y para la transición de los años 2009-2010 la tasa de crecimiento fue $\lambda=0.97$. En ambas matrices se observó que los valores más altos en las probabilidades de transición ($a_{i=j}$, todos >0.50) correspondieron a la permanencia de los individuos en las distintas categorías de tamaño, con excepción de la categoría de semillas, pues para este análisis se consideró que no hay permanencia de semillas (a_{11}).

La estructura estable de la población (w) fue la misma para ambas transiciones. Se observó que a medida que el tiempo pasa, la categoría que tendría la mayor proporción de individuos es la categoría de semilla, con el 99% del total de individuos. El 1% restante sería ocupado por las demás categorías de tamaño. Esto es a causa de la baja probabilidad de transición de semillas a la primera categoría de tamaño. Debido a lo anterior para el cálculo de la estructura estable se excluyó la categoría de semillas y de esta manera se pudo observar con mayor claridad la distribución de los individuos en las demás categorías.

En ambas transiciones anuales, el valor reproductivo (r), expresado en número de semillas por individuo, tendió a aumentar conforme la talla de las plantas era mayor, por lo que se puede inferir que entre mayor número de tallos tiene una planta, mayor será el valor reproductivo (Fig. 4).

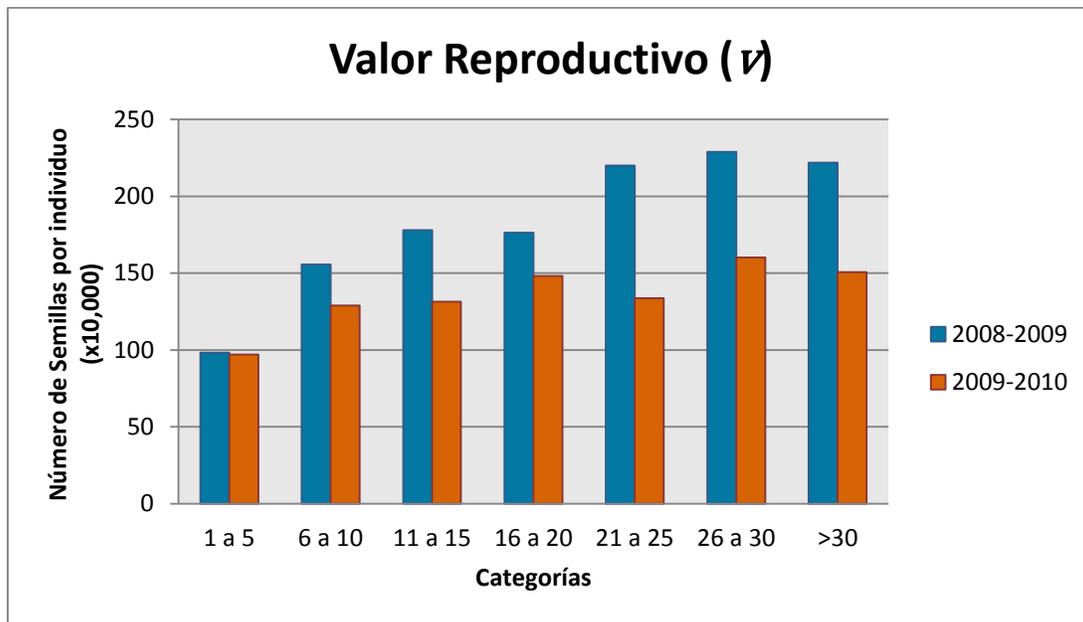


Figura 4. Valor reproductivo (v) de *Echinocereus enneacanthus* en la RBM en las dos transiciones anuales observadas

Por otra parte se obtuvieron dos gráficas en las que se observa el efecto que tiene la permanencia de las semillas sobre la tasa de crecimiento. Lo anterior debido a que la tasa de crecimiento antes obtenida, se calculó considerando que no hay permanencia de la categoría de las semillas, es decir no existe un banco de semillas en el suelo. En ambas gráficas (Fig. 5A,B) se observa que conforme la probabilidad de la permanencia de las semillas aumenta, la tasa de crecimiento también adquiere un valor mayor. Para el caso de la transición de los años 2008-2009 la tasa de crecimiento tenía un valor inicial de $\lambda=0.98$, cuando el valor del banco de semillas es cero. Sin embargo el valor de la tasa de crecimiento cambia hasta $\lambda=1.03$ cuando el valor del banco de semillas es igual a la unidad. La tasa de crecimiento es igual a uno cuando el valor del banco de semillas es cercano a 0.9 (Fig. 5A). En el caso de la transición de los años 2009-2010 el valor inicial de la tasa de crecimiento es $\lambda=0.97$ cuando no hay banco de semillas, y el valor final de la tasa de crecimiento es $\lambda=1.06$ cuando todas las semillas producidas forman

un banco de semillas. Cuando el banco de semillas tiene un valor igual a 0.8, la tasa de crecimiento es $\lambda=1$ (Fig. 5B).

Las dos gráficas que se obtuvieron en las que se observa el efecto del reclutamiento de plántulas sobre la tasa de crecimiento, muestra un crecimiento insólito de la población. Valores de reclutamiento de 0.001 (1 plántula cada 1000 semillas), resultan en una $\lambda=1$, los escenarios extremos muestran tasas de crecimiento muy elevadas, por ejemplo, el 50% de reclutamiento resulta en $\lambda=15$ para la transición de 2008-2009 (Fig. 5C) y $\lambda=30$ para la transición de 2009-2010 (Fig.5D).

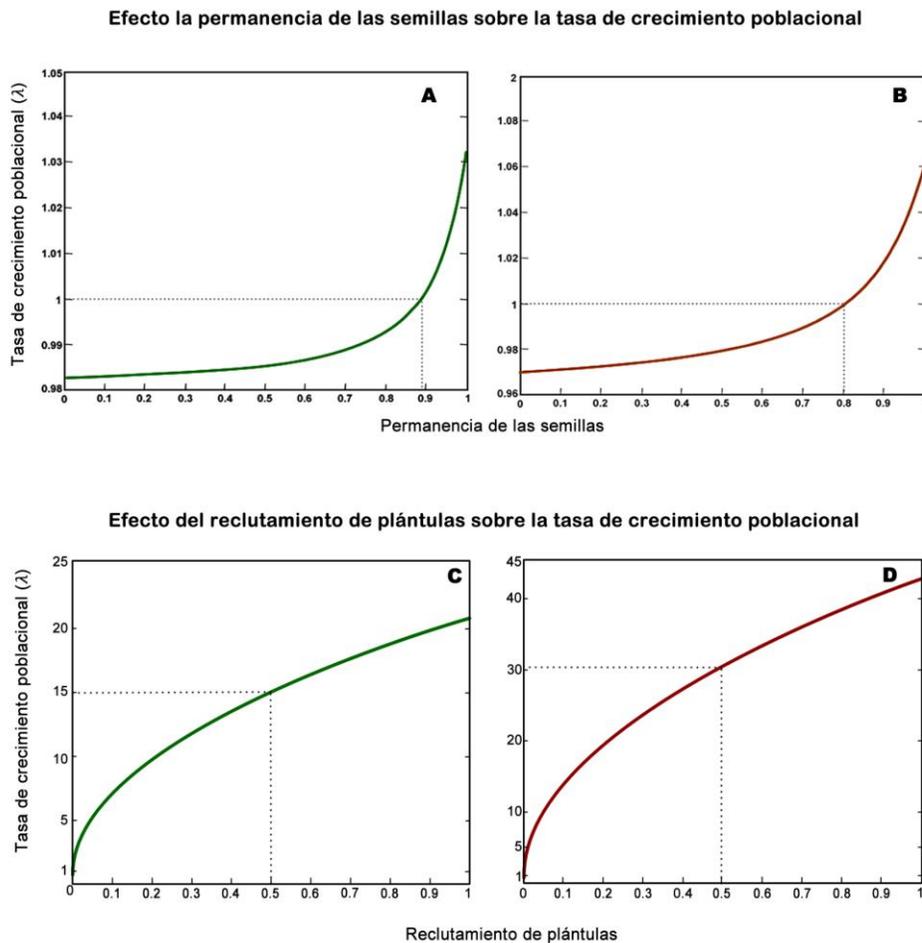


Figura 5. Efecto de la permanencia de las semillas (banco de semillas) en la tasa de crecimiento de la población de *Echinocereus ennecanthus* de la RBM. **A)** Gráfica para la transición de los años 2008-2009 **B)** Gráfica para la transición de los años 2009-2010. En ambas gráficas se marca con una línea punteada el punto de la curva en donde la tasa de crecimiento es igual a la unidad. **C)** Efecto del paso de semilla a plántulas (reclutamiento) para la transición de los años 2008-2009 y **D)** para la transición de los años 2009-2010.

Las matrices de sensibilidad obtenidas (Cuadro 5) con cada matriz de Lefkovitch construida, mostraron que el valor más alto fue el de la entrada s_{21} . Esta entrada es la correspondiente a la transición de las semillas a la primera categoría de tamaño de las matrices de transición originales. Esto significa que los cambios que se produzcan en esta entrada tendrán un efecto mayor sobre la tasa de crecimiento que los cambios producidos en otras entradas. Es decir la tasa de crecimiento es más sensible a estos cambios.

En cambio con las matrices de elasticidad (Cuadro 6) construidas se observó que para las dos transiciones anuales estudiadas, el proceso demográfico que contribuye en mayor proporción es la permanencia de los individuos en la misma categoría. En la matriz de elasticidad correspondiente a la transición de los años 2008-2009 los valores más altos fueron los de las entradas e_{44} , e_{55} , e_{66} y e_{77} . Estos valores correspondieron a las permanencias de los individuos en las categorías 3 (11 a 15 tallos), 4 (16 a 20 tallos), 5 (21 a 25 tallos) y 6 (26 a 30 tallos). Por otro lado en la matriz de elasticidad de la transición 2009-2010 los valores más altos fueron los de las entradas e_{22} , e_{33} , e_{44} y e_{55} . Estas entradas corresponden a la permanencia de los individuos en las categoría 1 (1 a 5 tallos), 2 (6 a 10 tallos), 3 (11 a 15 tallos) y 4 (16 a 20 tallos).

Cuadro 5. Matrices de Sensibilidad de la población de *Echinocereus enneacanthus* de la RBM, correspondientes a las transiciones anuales 2008-2009 y 2009-2010. Los valores en cada entrada de la matriz representan la sensibilidad de λ a los cambios producidos en cada una de las entradas de la matriz (a_{ij}) original (**A**). En negritas se resaltan los valores de sensibilidad calculados con los valores de las matrices de transición diferentes de cero. En negritas y subrayado se muestra el valor más alto. S= semillas, 1= 1 a 5 tallos, 2= 6 a 10 tallos, 3= 11 a 15 tallos, 4= 16 a 20 tallos, 5= 21 a 25 tallos, 6= 26 a 30 tallos y 7= >30 tallos.

2008-2009

	S	1	2	3	4	5	6	7
S	0.00	3.69E-08	5.58E-08	1.19E-07	1.33E-07	2.27E-08	1E-07	1.61E-08
1	<u>2793.63</u>	0.04	0.05	0.12	0.13	0.07	0.10	0.02
2	4425.64	0.06	0.09	0.19	0.21	0.11	0.16	0.03
3	5061.64	0.07	0.10	0.21	0.24	0.13	0.18	0.03
4	5010.23	0.07	0.10	0.21	0.23	0.13	0.18	0.03
5	6254.77	0.09	0.12	0.26	0.29	0.16	0.22	0.04
6	6510.53	0.09	0.13	0.27	0.30	0.17	0.23	0.04
7	6307.37	0.09	0.12	0.27	0.29	0.16	0.22	0.04

2009-2010

	S	1	2	3	4	5	6	7
S	0.01	1.36E-07	1.90E-07	1.58E-07	1.59E-07	5.61E-08	3.09E-08	2.91E-08
1	<u>9480.80</u>	0.13	0.18	0.15	0.15	0.05	0.03	0.03
2	12613.66	0.18	0.25	0.20	0.21	0.07	0.04	0.04
3	12851.76	0.18	0.25	0.21	0.21	0.07	0.04	0.04
4	14493.97	0.20	0.28	0.23	0.24	0.08	0.05	0.04
5	13071.28	0.18	0.25	0.21	0.21	0.08	0.04	0.04
6	15659.93	0.22	0.30	0.25	0.26	0.09	0.05	0.05
7	14722.75	0.21	0.29	0.24	0.24	0.08	0.05	0.04

Cuadro 6. Matrices de Elasticidad de la población de *Echinocereus enneacanthus* de la RBM, correspondientes a las transiciones anuales 2008-2009 y 2009-2010. El valor de cada una de las entradas de las matrices, corresponden a la contribución de éstas a la tasa de crecimiento poblacional. En negritas se resaltan los valores más altos (>0.10). S= semillas, 1= 1 a 5 tallos, 2= 6 a 10 tallos, 3= 11 a 15 tallos, 4= 16 a 20 tallos, 5= 21 a 25 tallos, 6= 26 a 30 tallos y 7= >30 tallos.

2008-2009

	S	1	2	3	4	5	6	7
S	0	1.64E-05	1.04E-04	5.59E-04	7.55E-04	3.22E-04	7.79E-04	3.08E-04
1	0.028	0.034	0.002	0	0	0	0	5.63E-04
2	0	0.005	0.074	0.007	0	0	0	8.92E-04
3	0	0	0.010	0.187	0.016	0	0	0
4	0	0	0	0.012	0.191	0.016	0.014	0
5	0	0	0.002	0.005	0.019	0.115	0.017	0.001
6	0	0	0	0	0.007	0.021	0.197	0.004
7	0	0	0	0	0	0.007	0	0.029

2009-2010

	S	1	2	3	4	5	6	7
S	0	2.5E-04	9.37E-04	2.33E-03	3.28E-03	1.38E-03	5.7E-04	1.01E-03
1	<u>0.010</u>	0.103	0.017	0.003	0	0	0	0
2	0	0.025	0.190	0.019	0.005	0.006	0	0
3	0	0	0.038	0.148	0.015	0.003	0.002	0.002
4	0	0.004	0	0.031	0.188	0.011	0.003	0
5	0	0	0	0	0.025	0.042	0.005	0.003
6	0	0	0	0.005	0	0.012	0.031	0.002
7	0	0	0	0	0	0	0.008	0.036

6. Discusión

6.1. Evaluación de la viabilidad de las semillas

Son pocos los trabajos que estudian la viabilidad de las semillas de cactáceas en el tiempo, sin embargo, ésta es muy variable en el tiempo y entre especies (Rojas-Aréchiga y Vázquez Yanes, 2000). En algunos casos la viabilidad tiende a aumentar con el tiempo, como sucede con *Ferocactus wislizeni* (Bowers, 2000) o para las especies del género *Opuntia* (Mandujano *et al.*, 1997; Rojas-Aréchiga y Vázquez Yanes, 2000). Por el contrario para otras especies como *Mammillaria oteori* (Flores-Martínez *et al.*, 2008) la viabilidad decrece con el tiempo. En el caso de *E. enneacanthus*, la viabilidad (germinación) de las semillas parece decrecer ligeramente con el tiempo. Las semillas de esta especie con menos de 30 días de haber sido colectadas tienen una germinación media del 98.5% (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2013), mientras que cuando las semillas tienen cuatro y cinco años de edad, la germinación media es del 92% y 86% respectivamente. Es decir, la tasa de germinación decrece 5.5% a los cuatro años y 12.5% a los cinco años de edad de las semillas. No obstante, estas tasas de germinación siguen siendo altas, si se compara con otras especies del mismo género. Por ejemplo para *E. pulchellus* se han reportado porcentajes de germinación máximos cercanos al 25% (Navarro-Carbajal y Flores-Martínez, 2002).

La mayoría de las semillas tienen un periodo de latencia innata, que previene que germinen cuando aún se encuentran en la planta madre y durante un tiempo después de haber sido dispersadas (Rojas-Aréchiga y Vázquez Yanes, 2000; Finch-Savage y Leubner-Metzge 2006). La latencia permite a las semillas permanecer en el ambiente hasta que se encuentren condiciones adecuadas que le permitan germinar (Finch-Savage y Leubner-Metzge 2006). A la proporción de semillas que se acumulan en el suelo se le denomina banco de semillas (Harper, 1977) y algunos factores determinantes para su formación son la luz (Bowers, 2000; Rojas-Aréchiga y Batis, 2001; Flores *et al.*, 2006), que la semilla tenga un tamaño pequeño, que las semillas requieran de un periodo de post-maduración y que sean longevas (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001; Flores *et al.*, 2006). De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, se corrobora que *E. enneacanthus* es

una especie fotoblástica positiva tal como lo ha reportado Flores *et al.* (2011). Estos autores también sugieren que la luz es un factor importante en la germinación de las semillas pues previene la germinación en lugares que no le son favorables. La luz entonces puede verse como un factor que puede regular la germinación: si las semillas son fotoblásticas positivas y están muy enterradas en el suelo, entonces tenderán a formar un banco, y si por el contrario están en la superficie y perciben condiciones lumínicas adecuadas, tenderán a germinar (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001). Este resultado junto con el hecho de tienen longevidad de varios años y que cuentan con un tamaño pequeño de aproximadamente 1mm (obs. pers., Rojas-Aréchiga et al., 2013), indican que *E. enneacanthus* puede potencialmente formar bancos de semillas en el suelo de al menos cinco años de edad.

Sin embargo aunque la especie tenga las características ecológicas y fisiológicas que le permiten formar un banco de semillas, se necesitan estudios que evalúen las interacciones bióticas que tiene esta planta, pues como lo revisaron Rojas-Aréchiga y Batis (2001) la depredación de las semillas por parte de los granívoros del desierto no permite a muchas especies de cactáceas formar bancos, o éstos son de corta duración.

6.2. Efecto de la luz en la germinación y establecimiento de las plántulas

La germinación de las semillas y el establecimiento de nuevos individuos en una población están determinados por múltiples factores bióticos y abióticos. En ambientes extremos como los desiertos, estos procesos también dependen de “sitios seguros” donde las semillas encuentran condiciones ambientales adecuadas para comenzar a germinar y las plántulas poder establecerse (Harper, 1977). Estos sitios seguros se han encontrado bajo la copa de plantas nodriza.

En ambientes áridos, la mayoría de las especies de las que se tiene registro que necesitan una planta nodriza son especies de la familia Cactaceae (Flores *et al.*, 2004) y no es exclusiva de un solo hábito de cactáceas. Así se tienen registros de cactus de tallos columnares como *Pterocereus gaumeri* (Méndez, *et al.*, 2006), *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999)

o *N. mezcalaensis* (Castillo-Landero y Valiente-Banuet, 2010), cactáceas de tallos aplanados como *Opuntia rastrera* (Mandujano *et al.*, 1998) y cactáceas de tallo globoso como *Lophophora diffusa* (Zúñiga *et al.*, 2005) o *L. williamsii* (García-Naranjo Ortíz de la Huerta y Mandujano, 2010).

En el experimento llevado a cabo en el invernadero se probó el efecto de dos condiciones de luz contrastantes: luz solar directa y sombra al 70%. El tratamiento de sombra en este trabajo simuló el ambiente que genera bajo su copa una planta potencialmente nodriza. Esto se consideró de esta manera debido a las diferencias significativas de las variables ambientales entre tratamientos. Se observó que efectivamente en el tratamiento de sombra las semillas comienzan a germinar antes y tienen una tasa de germinación y supervivencia mayor que las semillas expuestas a la luz solar.

Aunque este experimento indica que *E. enneacanthus* necesita de una planta nodriza para reclutar nuevos individuos a su población, se necesitan de estudios en campo que lo corroboren. Pues hay especies que en estudios de laboratorio indican que podrían necesitar una planta nodriza y que en campo no se le ha observado asociadas a otras plantas. Ejemplo de lo anterior es *Mammillaria supertexta*, especie de la cual no se le ha observado asociada a ninguna planta potencialmente nodriza ni a ninguna roca u oquedad que pudiera estar funcionando como tal y sin embargo, las condiciones ambientales probadas en laboratorio indicarían una asociación de nodricismo (Avedaño-Calvo, 2007). No obstante, algunas plantas germinaron y se establecieron sin la nodriza, por lo que se observa una diversidad en la respuesta, en donde la mayor frecuencia de fenotipos de *E. enneacanthus* germinan y se establecen bajo sombra y un porcentaje menor lo puede hacer en expuestos a la luz directa del sol. Además, las plantas que se establecen en el sol son más grandes que las que se establecen en la sombra. Este fenómeno también se ha observado en condiciones experimentales de campo con otras especies de cactáceas como *Opuntia rastrera* (Mandujano *et al.*, 1998).

Sin embargo un estudio que apoya la posibilidad de nodricismo para *E. enneacanthus* es el que realizaron Golubov *et al.* (2000), en el cual se evaluaron las especies asociadas a *Hillaria mutica* una especie de gramínea presente en la

Reserva de la Biósfera de Mapimí. Se encontraron diez especies asociadas a *H. mutica* de las cuales cuatro de ellas podrían presentar una relación de nodricismo: tres especies del género *Opuntia* y *Echinocereus merkeri* (actualmente considerada como sinónimo de *E. enneacanthus*). Además se considera que este tipo de distribución de las plantas asociadas a este pasto es causado por animales que consumen los frutos carnosos de estas especies.

En este sentido, la dispersión de las semillas tiene un papel importante para la supervivencia de las especies vegetales (Nathan y Müller-Landau, 2000). Hay una deposición diferencial de las semillas dependiendo del vector que transporta las semillas y en el caso de las especies que necesitan de una planta nodriza, este vector debe trasportar las semillas bajo la copa de esta planta (Nathan y Müller-Landau, 2000; Godínez-Álvarez *et al.*, 2002).

Por su parte Flores *et al.* (2011) encuentran que las semillas pequeñas, como las que presenta *E. enneacanthus*, tienden a ser fotoblásticas positivas y a tener como mecanismo de dispersión la endozoocoria, es decir que las semillas se dispersan en las heces de los animales que consumen los frutos. Los animales depositan las semillas en sus sitios de anidación o percha, en plantas que potencialmente podrían ser sus nodrizas como es el caso de *N. tetetzo* en el que sus dispersores son una especie de murciélago y tres especies de aves (Godínez-Álvarez *et al.*, 2002) y *O. rastrera* de la cual algunos de sus dispersores efectivos son las aves (Montiel y Montaña, 2000) y otros mamíferos como coyotes (Mandujano *et al.*, 1996). Se cree que el caso de *E. enneacanthus* sea muy similar a los antes mencionados ya que los frutos tienen pulpa jugosa con azúcares y son consumidos por varios animales (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1991), lo que los vuelve un recurso del cual dependen algunos animales del desierto. Sin embargo falta por estudiar en campo este tipo de interacciones, así como conocer la identidad de dichos frugívoros y dispersores de semillas.

6.3. Dinámica Poblacional de *Echinocereus enneacanthus*

En los estudios demográficos hechos para algunas de las especies de la familia Cactaceae, se ha reportado que en la mayoría de los casos las poblaciones están

en equilibrio numérico o cerca de él (Rosas-Barrera y Mandujano 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). En dichos estudios se pueden observar altas tasas de mortalidad durante las primeras etapas del ciclo de vida y que las permanencias o la estasis de los individuos en categorías posteriores amortiguan estas tasas de mortalidad, contribuyendo en >50% a la tasa de crecimiento (Rosas-Barrera y Mandujano, 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Zepeda-Martínez *et al.*, 2013).

El análisis demográfico realizado en este trabajo reveló que la población de *E. enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera de Mapimí está decreciendo, con una tasa de crecimiento poblacional $\lambda=0.98$ para los años 2008-2009 y $\lambda=0.97$ para la transición 2009-2010. Es importante recordar que en los dos análisis, el valor de sensibilidad más alto fue el de la entrada a la matriz correspondiente a la transición de semillas a plántulas. El nulo reclutamiento observado en campo se ve reflejado en un valor bajo de la tasa de crecimiento y pone en evidencia que el reclutamiento es un cuello de botella en la demografía de esta especie. Es por esto que el reclutamiento se considera un proceso clave para el mantenimiento de las poblaciones. Este comportamiento de la población es similar al de otras especies reportadas (Cuadro 8) que tienen poblaciones que están decreciendo se relaciona con problemas en el reclutamiento de nuevos individuos.

La tasa de germinación de las semillas y la tasa de supervivencia de plántulas de *E. enneacanthus* fueron altas en condiciones de laboratorio y en el tratamiento de sombra en el invernadero, sin embargo en campo es casi nula. Este caso lo presentan en algunas otras especies como *M. gaumeri* (Ferrer *et al.*, 2011), *M. crucigera* (Contreras *et al.*, 2002) o *N. macrocephala* (Esparza-Olguín *et al.*, 2002), y se puede deber a la especificidad de las condiciones ambientales que necesitan las semillas para germinar, la falta de plantas nodriza en el hábitat que no permite a las plántulas establecerse o a la depredación de plántulas y semillas por parte de los herbívoros.

Cuadro 8. Tasa de crecimiento poblacional, reportada para algunas especies de cactáceas. Todas las tasas de crecimiento están reportadas anualmente y se anotan los procesos que tienen mayor impacto en la tasa de crecimiento (columna de causas). * Para el caso de estas especies, los valores corresponden a transiciones anuales correspondientes a dos años distintos

Especie	Tasa de Crecimiento (λ)	Causas	Referencia
<i>Ariocarpus scaphirostris</i>	1.07	Alta permanencia de los individuos adultos	Mandujano <i>et al.</i> 2007
<i>Mammillaria magnimamma</i>	1.05	Alta supervivencia de plántulas	Valverde <i>et al.</i> 2004
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	0.988	Alta mortalidad de plántulas. Permanencia de individuos en categorías posteriores	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> 2007
* <i>Mammillaria crucigera</i>	0.977 0.897	Alta mortalidad de plántulas y baja fecundidad en la población	Contreras <i>et al.</i> 2002
<i>Astrophytum ornatum</i>	0.906	Cuello de botella provocado por la falta de reclutamiento.	Zepeda-Martínez <i>et al.</i> 2013
* <i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	0.87 0.86	Alta mortalidad de las plántulas y bajas tasas de germinación en campo	Esparza-Olguín <i>et al.</i> 2002

En el caso de *E. enneacanthus* muy probablemente la falta de reclutamiento también puede estar ligada con la alta depredación de las semillas y las plántulas por parte de algunos de los animales del desierto. Este no sería un caso único pues por ejemplo se ha observado que en la población de *N. tetetzo* estudiada por Godínez-Álvarez *et al.* (2002) las hormigas (*Pogonomyrmex barbatus*) y *Carpodacus mexicanus* (ave con el mayor número de visitas a los frutos) son especies que además de consumir los frutos, actúan como depredadores de las semillas y tienen un efecto negativo en la tasa de crecimiento.

Por otro lado, en las especies de climas áridos, donde las condiciones ambientales son muy heterogéneas, la germinación y el establecimiento de las plántulas puede presentarse como pulsos, ante la presencia de buenas condiciones ambientales (Mandujano *et al.*, 1996; Bowers, 1997; 2000; Ferrer *et al.*, 2011). Estos pulsos pueden deberse, por ejemplo, a la presencia ocasional de lluvia por varios días consecutivos (Castillo y Valiente-Banuet, 2010). Estos pulsos

de germinación también pueden ser vistos gracias a la permanencia de las semillas en el suelo cuando forman un banco de semillas y el resultado de esto son grandes cohortes de individuos (Bowers, 2000; Ferrer, *et al.*, 2011).

Estos pulsos de buenas condiciones ambientales pueden presentarse a causa de cambios en el clima a nivel global como es el caso de la Oscilación del Sur El Niño, el cual está asociado a anomalías atmosféricas y oceánicas que tienen diversos efectos en el continente (Holmgren *et al.*, 2001; Caso *et al.*, 2007). Específicamente en México este fenómeno se presenta como el decremento de las lluvias de verano en el sur del país, y el aumento de la precipitación en invierno en el norte del mismo (Magaña *et al.*, 2003; Caso *et al.*, 2007; Cerano-Paredes *et al.*, 2011). Este aumento en la precipitación en el norte, permite el reverdecimiento de los ecosistemas áridos, abriendo una ventana de oportunidad en las poblaciones vegetales para el reclutamiento de nuevos individuos (Holmgren *et al.*, 2001; Caso *et al.*, 2007). Ejemplos de lo anterior son los estudios realizados con *Opuntia rastrera* y *Ferocactus cylindraceus*, en los que solo se registraron eventos de reclutamiento en los años de mayor precipitación (Bowers, 1997; Mandujano *et al.*, 2001). Asimismo, Gutiérrez y Meserve (2003) observaron que durante el aumento de la precipitación relacionada con El Niño, en una zona árida de Chile, se presentaban especies que normalmente son escasas o que no están presentes durante los años secos, con lo que se reponen las poblaciones vegetales presentes o la vegetación efímera produce masivamente semillas que contribuyen a su banco de semillas.

Para el caso de la especie de estudio de este trabajo, también puede ocurrir que el reclutamiento que no se ha observado en campo se debe a que las observaciones fueron hechas en un periodo entre pulsos de reclutamiento. Esta idea también se apoya en el hecho de que la especie cuenta con semillas viables por un largo periodo de tiempo (al menos cinco años). Si cuenta con el potencial de formar naturalmente bancos de semillas en el suelo, entonces se podría deducir que cuando hay un evento anormal en las condiciones de precipitación (como El Niño), ocurre un reclutamiento masivo de la especie que amortigua la

falta de reclutamiento en los años próximos hasta el siguiente pulso de reclutamiento.

Lo observado en el análisis demográfico de este trabajo es un pequeño fragmento en el tiempo de lo que ocurre con esta especie en campo. No obstante, la estructura de tamaños encontrada corresponde a una etapa en donde no se han presentado estos pulsos de reclutamiento exitoso antes mencionados por una larga temporada. La permanencia de los individuos adultos son las entradas en la matriz que tienen una mayor aportación en la tasa de crecimiento poblacional, y son gracias a esto que la población se puede mantener durante mucho tiempo. Sin embargo, la continuidad de las especies depende de su reclutamiento y es importante iniciar con un análisis más profundo de cuáles pueden ser las causas del nulo reclutamiento para poder asegurar la continuidad de esta población.

7. Conclusiones

- Las semillas de *Echinocereus enneacanthus* se pueden clasificar como fotoblásticas positivas.
- La germinación de las semillas de *Echinocereus enneacanthus* decrece con el tiempo, en 5.5% en semillas de 4 años y en 12.5% en semillas de 5 años de edad de almacenaje en condiciones subóptimas.
- La especie tiene el potencial de formar banco de semillas en el suelo de al menos cinco años de edad.
- La germinación y el establecimiento de plántulas de *E. enneacanthus* tienen tasas más altas en sombra que a la luz del sol directo, por lo que muy posiblemente la especie necesite de plantas nodriza.
- La tasa de crecimiento (λ) indica que la población está decreciendo.
- La falta de reclutamiento crea un cuello de botella que no permite a la población crecer.
- La especie tiene un gran potencial reproductivo, sin embargo esto no tiene un efecto muy grande en la tasa de crecimiento poblacional.
- El proceso que tiene una mayor aportación a la tasa de crecimiento poblacional es la permanencia de los individuos en categorías intermedias y grandes del ciclo de vida.

8. Consideraciones Finales

En este trabajo se abordó la germinación y parte del establecimiento de las plántulas en condiciones controladas y de invernadero, sin embargo es de gran importancia que este tipo de experimentos se complementen con experimentos en campo e incluir estos datos en los modelos matriciales para tener una idea más completa sobre la dinámica de la población. También es importante que se estudien las interacciones bióticas que establece *E. enneacanthus* con otras del Desierto Chihuahuense. En primer lugar se podrían estudiar la asociación de la especie con las plantas nodrizas y si hay especificidad entre ellas, pues en este trabajo solo se concluye que son necesarias, pero falta la descripción detallada del

proceso. También es importante considerar el efecto de los frugívoros y granívoros, pues la especie parece no tener problemas en la reproducción, sin embargo el reclutamiento puede estar limitado por la alta depredación de las semillas o plántulas, o bien, que los animales al consumir los frutos no permiten o no depositan las semillas en los micrositios adecuados para su germinación y posterior establecimiento. Por último se debe realizar un censo de la población nuevamente, para conocer su estado actual, y comparar lo proyectado en el análisis demográfico con lo observado en campo, además de que sería útil compararlo con otras poblaciones para tener un panorama más completo de la dinámica poblacional de la especie, tal como se ha hecho para otras especies de cactáceas.

9. Literatura Citada

- Anderson, E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press. Óregon, Estados Unidos.
- Álvarez, R., Godínez Álvarez, H., Guzmán, U., Dávila, P., 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas amenazadas: implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana*. **75**: 7-16
- Arias, S. 1997. Distribución general. En Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca, Universidad Nacional Autónoma de México y Centro Universitario de Comunicación de la Ciencia. *Suculentas Mexicanas. Cactáceas*. CVS Publicaciones. México, Distrito Federal.
- Arias, S., Guzmán, U., Mandujano., M.C., Soto-Galván, M., Goluvob, J. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. Una comparación entre los listados NOM-059-ECOL-2001 (México), La Lista Roja (UICN) y CITES. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. Distrito Federal, México
- Arreola, H.J. 1997. Formas de Vida y Características Morfológicas. En Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca, Universidad Nacional Autónoma de México y Centro Universitario de Comunicación de la Ciencia. *Suculentas Mexicanas. Cactáceas*. CVS Publicaciones. México, Distrito Federal.
- Avedaño-Calvo, T. 2007. *Dinámica poblacional de Mammillaria supertexta Mart. ex Pfeiff. en el valle de Cuicatlán, Oaxaca, México*. Tesis profesional de maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional.
- Barbour, M.G., Burk, J.H., Pitts, W.D., Gilliam, F.S., Schwarts, M.W. 1999. *Terrestrial Plant Ecology*. 3a ed. Addison Wesley Longman Inc. California, Estados Unidos.
- Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L. 2006. *Ecology. From Individuals to Ecosystems*. 4a Ed. Blackwell Publishing. Reino Unido.
- Benson, L. 1982. *The cacti of the United States and Canada*. Stanford University Press. Estados Unidos.
- 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* have a between-year seed bank?. *Journal of Arid Environments*.**45**: 197-205

- Boyle, T.H., Anderson, E.F. 2002. Biodiversity and Conservation. en Nobel, P.S. *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press. California, Estados Unidos.
- Bravo-Hollis, H., Sánchez Mejorada, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. I, 2ª. ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H., Sánchez Mejorada, H. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol. II, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H., Scheinvar, L. 1995. *El Interesante Mundo de las Cactáceas*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Fondo de Cultura Económica. México, Distrito Federal.
- Caso, M., González-Abraham, C., Ezcurra, E. 2007. Divergent ecological effects of oceanographic anomalies on terrestrial ecosystems of the Mexican Pacific coast. *PNAS*. **104** (25)
- Castillo Landero, J.P., Valiente Banuet, A. 2010. Species-specificity of nurse-plant for the establishment, survivorship and growth of a columnar cactus. *American Journal of Botany*. **97**: 1289-1295
- Caswell, H., 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. 2ª Ed. Sinauer Associates. Estados Unidos
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications. Oxford
- De Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., Caswell, H. 1986. Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*. **67**: 1427-1431
- Drezner, T.D., Lazarus, B.L. 2008. The Population Dynamics of Columnar and Other Cacti: a Review. *Geography Compass*. **2**: 1-29
- Cerano-Paredes, J., Villanueva-Díaz, J., Valdez-Cepeda, R.D., Arreola-Ávila, J.G., Constante-García, V. 2011. El Niño Oscilación del Sur y sus efectos en la precipitación en la parte alta de la cuenca del río Nazas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. **Edición Especial**: 207-215
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1995. *Reservas de la Biosfera y otras áreas protegidas de México*. Edición Digital. Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. Disponible en:
- <http://www2.ine.gob.mx/publicaciones/consultaPublicacion.html?id_pub=2>

- Comisión de Áreas Naturales Protegidas-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2006. *Programa de Conservación y Manejo de la Reserva de la Biósfera de Mapimí*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México.
- Contreras, C., Valverde, T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments*. **51**: 89-102
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation*. **103**: 349-359
- Ferrer, M., Durán, R., Méndez, M., Dorantes, A., Dzib, G., 2011. Dinámica poblacional de genes y ramets de *Mammillaria gaumeri* cactácea endémica de Yucatán. Sociedad Botánica de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **89**: 83-105
- Finch-Savage, W.E. y Leubner-Metzge, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*. **171** (3): 501-523
- Flores, J.L., Yeaton, R.I. 2000. La importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el Altiplano, México. *Interciencia*. **25**: 365-371
- Flores, J., Jurado, E., Arredondo, A. 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Science Research*. **16** (2): 149-155
- Flores-Martínez, A., Manzanero, G.I., Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M.C., Golubov, J. 2008. Importancia de la latencia de las semillas para conservación de una cactácea endémica de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **53**: 115-122
- Flores-Martínez, A., Manzanero-Medina, G.I., Golubov, J., Montaña, C., Mandujano, M.C. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecology*. **210**: 53-66
- Flores, J., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., Ceroni-Stuva, A., Dávila-Aranda, P., Galíndez, G., Gurvich, D., León-Lobos, P., Ordoñez, C., Ortega-Baes, P., Ramírez-Bullón, N., Sandoval, A., Seal, C.E., Ullian, T., Pitchard, H.W., 2011. Seed photoblastism and its relationship with some plants traits in 136 cacti taxa. *Environmental and Experimental Botany*. **71**: 79-88

- Franco, A.C., Nobel, P.S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal Ecology*. **77**: 870-886
- Franco, M., 1990. Ecología de Poblaciones. *Ciencias*. Número especial **4**: 4-9
- Gallina T., Ma. P., Sangri N., L. 1979. *Las Bellezas Naturales de México*. Instituto de la Caza Fotográfica y Ciencias de la Naturaleza (INCAFO). Madrid, España.
- García-Naranjo Ortega de la Huerta, A., Mandujano M.C. 2010. Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatrociénegas, Coahuila. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **55** (2): 36-53
- Gibson, A.C., Nobel, P.S. 1989. *The Cactus Premier*. Harvard University Press. Estados Unidos
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A., Valiente-Banuet, L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany*. **77**:203-208
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*. **83** (9): 2617-2629
- Godínez-Álvarez H., T. Valverde, P. Ortega-Baes, 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. The New York Botanical Garden. *The Botanical Review* **69**: 173-203
- Godínez-Álvarez, H., Jiménez, M., Mendoza, M., Pérez, F., Roldán, P., Ríos-Casanova, L., Lira, R. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. **79**: 393-403
- Golubov, J., Mandujano, M.C., Montaña, C. 2000. Cactáceas asociadas a pastizales de *Hillaria mutica* (Buckl.) Benth. en la Reserva de la Biósfera de Mapimí, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **45** (4): 84-89
- Gutiérrez, J.R. y Meserve, P.L. 2003. El Niño effects on soil seed bank dynamics in north-central Chile. *Oecología*. **134**: 511-517
- Guzmán, U., Arias, S., Dávila, P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, Distrito Federal.

- Guzmán, U., Arias, S., Dávila, P. 2007. *Catálogo de autoridades taxonómicas de las cactáceas (Cactaceae: Magnoliopsida) de México*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyectos Q045 y AS021. Distrito Federal, México.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. Estados Unidos
- Hernández, H., Godínez-Álvarez, H. 1994. Contribución al Conocimiento de las Cactáceas Mexicana. *Acta Botánica Mexicana*. **26**: 33-52
- Hernández, H. M., 2006. *La vida en los Desiertos Mexicanos*. Fondo de Cultura Económica. México, DF.
- Hernández, J.G., Chávez, R.J., Sánchez, E. 2007. Diversidad y Estrategias para la Conservación de Cactáceas en el Semidesierto Queretano. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. *Biodiversitas* **70**: 6-9
- Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutierrez, J.R., Mohren, G.M.J. 2001. El Niño Effects on the Dynamics of Terrestrial Ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*. **16**(2): 89-94
- Jiménez-Sierra, C., Madujano, M.C., Eguiarte, L.E., 2007. Are population of the candy barrel cactus *Echinocactus platyacanthus* in the desert of Tehuacan Mexico at risk?. Population projection matrix and life table response. *Biological Conservation*. **135**: 278-292
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Eguiarte, L. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: why are sexually derived recruitments so rare?. *American Journal of Botany*. **83**: 63-70
- Mandujano, M. C., Golubov J., Montaña, C. 1997. Dormancy and Endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*. **36**:259-266
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Golubov, J. 1998. The relative contribution of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two microhabitats in the Chihuahuan Desert. British Ecological Society. *Journal of Arid Environments*. **86**: 911-921
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J., Flores Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*. **82**: 344-359

- Mandujano, M.C. y Mandujano, F. 2005. Programa Simulacambio. Rutina para simular el efecto en lambda de cambios en cualquiera de las entradas de la matriz de transiciones demográficas A. Plataforma Matlab. Disponible a solicitud de usuarios :mcmandu@gmail.com
- Mandujano, M. C., Verhulst, J. A.M., Carrillo-Angeles I. G., Golubov J. 2007. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences*. **168**(7):1035-1044
- Mandujano, M.C., Verhulst, J., Golubov, J., 2008. Ecología de poblaciones y nodricismo en *Echinocereus enneacanthus* (Cactaceae). Congreso Mexicano de Ecología, Mérida Yucatán. Noviembre 16-21
- Méndez, M., Dorantes, A., Dzib, G., Argáez, J., Durán, R. 2006. Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán, México. Sociedad Botánica de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **79**: 31-41
- Miller, T.E.X., Louda, S.M., Rose, K.A., Eckberg, J.O. 2009. Impacts of herbivory on cactus populations dynamics: experimental demography across an environmental gradient. Ecological Society of America. *Ecological Monographs*. **79**: 155-172
- Montiel, S., Montaña, C. 2000. Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant Ecology*. **146**: 221-229
- Morris, W. F., Doak, D. F. 2002. *Quantitative conservation biology. Theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associated, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Nathan, R., Müller, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*. **15** (7): 278-285
- Navarro-Carbajal, M.C., Flores-Martínez, A. 2002. Aspectos de *Echinocereus pulchellus* var. *pulchellus* en el Municipio de Chignahuapan, Puebla. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **47**(2): 24-32
- Ortega-Baes, P., Sühring, S., Sajama, J., Sotola, E., Alonso-Pedano, M., Bravo, S., Godínez-Álvarez, H. 2010. Diversity and Conservation in the Cactus Family. en Ramawat, K.G., (Ed) *Desert Plants. Biology and Biotechnology*. Springer. Berlin, Alemania.

- Peters, E.M., Martorell, C., Ezcurra, E., 2008. Nurse rock are more important than nurse plant in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*. **72**: 593-601
- Pimienta Barrios, E., Del Castillo, R. F., 2002, "Reproductive Biology" en Nobel Park, S., *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press. Estados Unidos.
- Ríos-Rodríguez, M. M., 2009. *Limitaciones en el reclutamiento de Neobuxbaumia macrocephala: un análisis de las interacciones a través de su ciclo reproductivo*. Tesis profesional de maestría. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rojas-Aréchiga, M., Vázquez Yanes, C., 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*. **44**: 85-104
- Rojas-Aréchiga, M., Batis, A.I., 2001. Las Semillas de Cactáceas... ¿Forman Bancos de Semillas en el Suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **44**: 76-82
- Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M.C., Golubov, J.K. 2013. Size side and ph photoblastism in species belonging to tribe Cactaeae (Cactaceae). *Journal of plant research*. **126** (3): 373-386
- Rosas-Barrera, M.D., Mandujano, M.C. 2002. La diversidad de historia de vida en Cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **47** (2): 33-41
- Sánchez-Soto, B.H., García Moaya, E., Terrazas T., Reyes Olivas, A., 2005 "Efecto de la hidratación discontinua sobre la germinación de tres cactáceas del desierto costero de Topolobampo, Ahome, Sinaloa. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **50**: 4-14
- Sánchez-Soto, B., Reyes-Olivas, A., García Montoya, E., Terrazas, T., 2010. Germinación de tres cactáceas que habitan la región costera del noroeste de México.. *Interciencia*. **35**: 299-305
- Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. 2000. Decreto, por el cual se declara área natural protegida, con el carácter de reserva de la biósfera, la región denominada Mapimí, ubicada en los municipios de Mapimí y Tlahualillo, en el Estado de Durango; Jiménez, en el Estado de Chihuahua, y Francisco I. Madero y Sierra Mojada, en el Estado de Coahuila. *Diario Oficial de la Federación (DOF)*.

- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-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 (DOF)*.
- Suzán, H., Nabhan, G.P., Patten, D.T. 1996. The importance of *Olneya tesota* as nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*. **7**: 635-644
- Taylor, Nigel P. 1985. *The genus Echinocereus*. Timber Press. Estados Unidos
- Vaiante-Banuet, A., Vite, F., Zavala-Huertado, A. 1991. Interactions between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*. **2**: 11-14
- Vaiante-Banuet, A., Godínez Alvarez, H., 2002. "Population and community ecology" en Nobel, P.S., *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press. California, Estados Unidos.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., Castillo, S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology*. **170**: 167-184
- Zepeda, V. N., Mandujano, M. C., Mandujano, F., Golubov, J. 2013. What can the demography of *Astrophytum ornatum* tell us of its endangered status? *Journal of Arid Environments*. **88**: 244-249
- Zúñiga, B., Malda, G., Suzán, H. 2005 Interacciones planta-nodrizo en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un Desierto Subtropical de México. *Biothopica*. **37**: 351-356