



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Demografía de *Mammillaria parkinsonii* Ehrenberg 1980
(Cactaceae) en la localidad Agua del Ángel en el
municipio de Peñamiller, Querétaro, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

GRACIELA JIMÉNEZ GUZMÁN



DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO
SÁNCHEZ

2016

Ciudad Universitaria, CDMX



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno
Jiménez
Guzmán
Graciela
58 49 29 40
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
309198518
2. Datos del tutor
Dra.
María del Carmen
Mandujano
Sánchez
3. Datos del sinodal 1
Dra.
Mariana
Hernández
Apolinar
4. Datos del sinodal 2
M. en C.
Iván Israel
Castellanos
Vargas
5. Datos del sinodal 3
M. en C.
Juan Carlos
Flores
Vázquez
6. Datos del sinodal 4
M. en C.
Gabriel
Arroyo
Colsultchi
7. Datos del trabajo escrito
Demografía de *Mammillaria parkinsonii* Ehrenberg 1980 (Cactaceae) en la
localidad Agua del Ángel en el municipio de Peñamiller, Querétaro, México
107p
2016

Dedicatoria

A mi papá que, con su tenacidad y esfuerzo, ha sido mi mejor ejemplo de vida y mi mayor apoyo para cumplir mis sueños.

A mi mamá y mi hermana Aracely, por su confianza y amor.

A Ignacio por su cariño, paciencia y apoyo incondicional.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por la dirección de esta tesis. Al Laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), que prestó sus instalaciones para realizar este trabajo.

Este proyecto se realizó gracias al financiamiento del proyecto PAPIIT-UNAM IN207411-3, SEP-CONACyT 221362 y del presupuesto operativo del Instituto de Ecología, UNAM, otorgados a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

Esta tesis se llevó a cabo dentro del Taller: «Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos», de la Facultad de Ciencias, UNAM, bajo la asesoría de los profesores que allí participan.

Agradezco la disposición y tiempo que brindaron el Biól. Oscar Sandino Guerrero Eloiza, el M. en C. Gabriel Arroyo Cosultchi y el Dr. Jordan K. Golubov Figueroa miembros del Laboratorio de Taxonomía y Sistemática de Vegetales del Departamento del Hombre y su Ambiente de la Universidad Autónoma Metropolitana- Unidad Xochimilco; así como al M. en C. Iván Israel Castellanos Vargas, el M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez y la M. en C. María Rosa Mancilla Ramírez, quienes me ayudaron en el trabajo de campo y en la elaboración de análisis.

A la Biól. Ruth Chávez Martínez y al Biól. Armando Bayona Celis, por su ayuda en la determinación taxonómica y mapeo con GPS de individuos.

Al Ejido de Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro y su propietario José Genaro Reséndiz Chávez, por el apoyo y las facilidades otorgadas.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga y la Lic. Anabel Domínguez Reyes, por el apoyo en la logística de las salidas de campo y trabajo de laboratorio.

A los miembros del jurado asignado para la revisión de este trabajo.

«Es nuestra biología la que nos hace libres».

R. C. Lewontin

Índice

a. Resumen	1
I. Introducción	2
1.1. Las cactáceas	2
1.1.1. El género <i>Mammillaria</i>	3
1.2. Sistema nodriza-protégido en cactáceas	3
1.3. Patrones de distribución espacial	5
1.4. Banco de semillas en cactáceas	6
1.4.1. Banco de semillas de <i>Mammillaria</i>	7
1.5. Poblaciones y demografía.....	8
1.5.1. Modelos matriciales.....	9
1.5.2. Análisis de sensibilidad y elasticidad.....	10
1.5.3. Estudios demográficos en el género <i>Mammillaria</i>	11
1.6. Problemas asociados en la conservación de las poblaciones de cactáceas.....	13
II. Objetivos e hipótesis.....	15
III. Materiales y métodos.....	16
3.1. Especie de estudio	16
3.2. Sitio de estudio	17
3.3. Trabajo de campo y gabinete	18
3.3.1. Censo poblacional	18
3.3.2. Asociación nodriza-protégido.....	19
3.3.3. Patrón de distribución espacial y densidad poblacional.....	21
3.3.4. Banco de semillas.....	22
3.3.4.1. Categorización de las semillas.....	22
3.3.4.2. Germinación en laboratorio	23
3.3.4.3. Germinación en campo	24
3.3.5. Establecimiento de plántulas	24
3.3.6. Análisis demográfico.....	25

IV. Resultados	29
4.1. Asociación nodriza-protegido	29
4.1.1. Cobertura de la vegetación.....	29
4.1.2. Determinación de asociación.....	30
4.2. Patrón de distribución espacial y densidad poblacional	30
4.3. Banco de semillas	33
4.3.1. Categorización de semillas	33
4.3.2. Germinación en laboratorio.....	33
4.3.3. Germinación en campo.....	35
4.4. Establecimiento de plántulas.....	35
4.5. Análisis demográfico	35
4.5.1. Estructura de la población	37
4.5.2. Análisis matricial	37
4.5.3. Modificaciones en la matriz de transiciones A en escenarios distintos de la dinámica poblacional.....	41
V. Discusión	46
5.1. Asociación nodriza-protegido	46
5.2. Patrón de distribución espacial y densidad poblacional	47
5.3. Germinación y banco de semillas de <i>Mammillaria parkinsonii</i>	50
5.4. Análisis demográfico	53
5.4.1. Tasas de crecimiento poblacional.....	55
5.4.2. Estructura estable de tamaño	56
5.4.3. Valor reproductivo.....	56
5.4.4. Análisis de sensibilidad.....	57
5.4.5. Análisis de elasticidad.....	57
VI. Conclusiones	59
Literatura citada	60
Apéndice 1	78
Apéndice 2.....	84

Jiménez-Guzmán, G. 2016. Demografía de *Mammillaria parkinsonii* Ehrenberg 1980 (Cactaceae) en la localidad el Agua del Ángel en el municipio de Peñamiller, Querétaro, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 107 pp.

Resumen

Mammillaria parkinsonii es una especie enlistada con protección especial (Pr) en la NOM-059-SEMARNAT-2010, por lo que conocer su demografía es relevante para evaluar el estado actual de su población y su estado de conservación. El objetivo del trabajo fue estudiar la demografía de la especie en Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro, México. En esta población se hizo un censo demográfico y se determinó el patrón de distribución espacial y su asociación con plantas nodriza. Además se realizaron experimentos *in situ* y *ex situ* para evaluar la viabilidad de las semillas, así como, la tasa de germinación y establecimiento de la especie. Mediante modelos matriciales se determinó la tasa de crecimiento poblacional (λ) y se usaron modelos prospectivos y simulaciones para conocer la sensibilidad de λ a diferentes procesos demográficos y tasas vitales. Para la población se reconoció una densidad poblacional baja de 0.012 ind/m² y una distribución espacial agregada. *M. parkinsonii* estuvo asociada con nodrizas (81.5%), principalmente con *Acacia farnesiana* y *Bursera* sp. Las semillas son pequeñas (1.058 × 0.657 mm), fotoblásticas positivas y presentan una longevidad ecológica de corto plazo que disminuyó con el tiempo. No obstante, los experimentos de laboratorio indicaron el potencial de formar un banco de semillas persistente a corto plazo, al germinar 11 y 44% de las diásporas enterradas por un año en el sitio de estudio. Además, los experimentos de reclutamiento indicaron que el 1% de las semillas germinadas se establece y se registró un 0.3% de reclutamiento natural. La población fue estructurada en siete categorías de tamaño (diámetro en cm) y una del estadio de semillas. El mayor número de individuos para 2014 a 2015 se encontraron en la categoría A1 (10-14.9 cm). Los modelos matriciales generados a partir de los censos se retroalimentaron con los resultados experimentales en las casillas de banco de semillas, reclutamiento y fecundidad, se obtuvieron 18 posibles escenarios de la dinámica de esta especie. Los valores de λ producidos con las simulaciones fluctuaron entre 0.9692 ± 0.01 y 1.0913 ± 0.089 . El valor reproductivo (v) aumentó conforme la categoría de tamaño, la estructura estable (w) fue significativamente diferente a la estructura observada. La sensibilidad mostró valores elevados en la transición de semillas a plántulas, así como en la permanencia de los adultos. El proceso demográfico con mayor valor de elasticidad fue en la permanencia, un patrón común en las especies perennes. La evidencia sugiere que la especie tiene una λ estable y que el reclutamiento tiene una sensibilidad alta.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Las cactáceas

Las cactáceas son un grupo de angiospermas nativas del continente americano donde poseen una extensa distribución en especial en regiones áridas y semiáridas; aunque también se encuentran en zonas subtropicales y tropicales húmedas (Bravo-Hollis, 1978). Por las características de México (clima, topografía y latitud), posiblemente presenta la mayor cantidad de especies pertenecientes a esta familia (Bravo-Hollis, 1978). En nuestro país se estima la presencia de 669 especies que forman parte de 63 géneros. El Estado de San Luis Potosí es aquel con mayor diversidad, con un total de 151 especies, le siguen de manera consecutiva los estados de Coahuila, Nuevo León y Oaxaca (Guzmán-Cruz *et al.*, 2003). Asimismo, cabe destacar que México también es poseedor de un alto índice de endemismos de cactáceas, siendo a nivel de género de un 73% y a nivel de especies de un 78% (Hernández *et al.*, 1994).

Las cactáceas poseen características anatómicas y fisiológicas únicas producto de la evolución y su adaptación para colonizar áreas de clima árido. Algunas de estas características son sus tallos suculentos y fotosintéticos, adaptados para la acumulación de agua; hojas reducidas, como en el género *Opuntia*, o incluso ausentes, para evitar la pérdida de agua por evapotranspiración (Bravo-Hollis, 1978, Gibson y Nobel 1981). Las yemas de crecimiento conforman las areolas, éste órgano es el carácter distintivo de la familia de las cactáceas y se les considera como yemas homólogas a las yemas axiales de las dicotiledóneas, pues forman hojas reducidas, flores, tallos, espinas, gloquidias, pelos y raíces adventicias (Bravo-Hollis, 1978, Gibson y Nobel 1981). Las cactáceas llevan a cabo su fotosíntesis a través de la ruta denominada como «Metabolismo Ácido Crasuláceo» o CAM, por sus siglas en inglés, a través del cual la planta puede reservar el agua de manera eficiente, debido a que el intercambio de gases lo lleva a cabo por las noches cuando la temperatura ambiental, en general, es más baja (Gibson y Nobel 1981, Guzmán *et al.*, 2007).

La familia con más especies amenazadas a nivel internacional es Cactaceae (Goettsch *et al.* 2015), tan sólo en México el 35% de las especies que

comprende están en riesgo y el género más protegido es *Mammillaria* (Arias *et al.*, 2005, Pérez-Nicolás, 2007).

1.1.1. *El género Mammillaria*. El género *Mammillaria* agrupa alrededor de 171 especies (Anderson, 2001). Fue descrito por Adrian Haworth en 1812 en él se agrupan a especies de cactus que en general tienen tallos globosos y en algunas ocasiones crecen formando montículos, pueden tener látex; generalmente su crecimiento es lento (Anderson *et al.*, 2001). Su reproducción se da por flores perfectas y sus frutos son alargados (semejantes a biberones o mamilas), de colores que van del blanco hasta un rojo brillante (Bravo-Hollis, 1978; Anderson *et al.*, 2001).

1.2. Sistema nodriza-protégido en cactáceas

En los ecosistemas desérticos los procesos de establecimiento y crecimiento de plántulas suceden en condiciones impredecibles de precipitación, altas temperaturas y suelos con bajo contenido de agua (Nobel, 1984), por esta razón es que diversas cactáceas crecen en los microhábitats protegidos por el dosel de otra planta, las cuales reciben el nombre de planta nodriza (Jordan y Nobel, 1979, Turner *et al.*, 1984, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Nolasco *et al.*, 1997, Landero y Valiente-Banuet 2010).

El nodricismo se define como el reclutamiento y establecimiento no azaroso de los organismos de una especie bajo el dosel de otras especies de la comunidad vegetal (Cody, 1993), este fenómeno es común en las zonas áridas y semiáridas donde existen bloques de vegetación separados de bloques sin cobertura vegetal (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000).

La distribución no azarosa de las cactáceas en la naturaleza, está asociada a que, generalmente, se aglomeran debajo de nodrizas (bióticas= plantas perennes o anuales y abióticas= rocas o lajas) y su dispersión puede atribuirse a la actividad forrajera de algunos animales (Yeanton, 1978; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998); así como al viento o el agua (Valiente-Banuet, 1991). Posterior a la germinación, las plántulas sin asociación con nodriza están más

expuestas a ser depredadas (Turner *et al.*, 1969; McAuliffe, 1984a). Por otra parte, se facilita el establecimiento bajo nodriza ya que la sombra producida reduce la temperatura y radiación solar (Nobel *et al.*, 1986; Franco y Nobel, 1988); aumenta la fertilidad del suelo al aumentar las concentraciones de nutrientes, como el nitrógeno, alrededor de los árboles y arbustos (Franco y Nobel, 1989); se protegen del daño por heladas o congelamiento (McAuliffe, 1984b, Nobel, 1980); además de que se disminuye la compactación del suelo, éste incrementa su macroporosidad generando mayor transmisión de agua y nutrientes desde capas más profundas a través del sistema de raíces (Flores, 2001).

Esta asociación presenta efectos positivos y negativos (Franco y Nobel, 1989; Nobel, 2002; Flores-Martínez *et al.*, 1994). El crecimiento y probabilidad de sobrevivencia se modifican positivamente y de esta manera las plantas franquean estas etapas críticas (Godínez-Álvarez y Valiente-Baunet, 1998; Mandujano *et al.*, 1998). En ocasiones, la protección de la radicación solar puede ser excesiva, por lo que es posible encontrar ubicaciones preferentes bajo el dosel (Valiente-Baunet y Ezcurra, 1991; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000), además puede haber competencia por agua, ya que los sistemas radiculares de ambas plantas están cerca y pueden sobreponerse; además de que a través del tiempo, se puede generar un reemplazamiento de la nodriza por la especie protegida (Yeaton, 1978). Por otro lado, la sombra reduce la cantidad de radiación fotosintéticamente activa, generando un factor limitante en suculentas ya que éstas poseen una baja relación superficie/volumen (Nobel, 1998). Dicha relación es relevante para cactus pequeños, los cuales a diferencia de las especies con crecimiento columnar, no pueden crecer y evitar la sombra de los arbustos (Nobel *et al.*, 1992).

El fenómeno nodriza-protegido se ha descrito para diversas zonas áridas con plantas perennes y anuales que se reclutan bajo el dosel de otras especies (Turner *et al.*, 1966; Yeanton, 1978; McAuliffe 1984a y 1984b; Jordan y Nobel, 1982). Este sistema se puede observar en *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus* donde se encontró que las nodrizas disminuyen alrededor de un 97% la ocurrencia de la radiación solar, aumentando la sobrevivencia de las plántulas que no se asocian de ambas especies (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998). Se demostró que *Mammillaria gaumeri* necesita de nodrizas para poder establecerse

(Leirana y Parra, 1999). *Trichocereus atacamensis* tiene una asociación positiva con arbustos y árboles (De Viana *et al.*, 2001); así como en *M. kraehenbuehlii* que presenta una asociación con arbustos aunque, según los autores, aparentemente las rocas del sitio podrían ofrecer condiciones más proclives para ello (Peters *et al.*, 2007). Además otros trabajos hacen mención de que *Mammillaria carnea* (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000), *M. casoi* (Valiente-Baunet *et al.*, 1991a), *M. colia* (Valiente-Baunet *et al.*, 1991a), *M. microcarpa* (McAuliffe, 1984b), *M. thornberi* (Suzán *et al.*, 1996), *M. oteroi* (Martínez *et al.*, 2001) y *M. mathildae* (Hernández-Oria *et al.*, 2003) prefieren crecer bajo el dosel de una nodriza.

Por otro lado, existen registros sobre cactáceas globosas que se establecen sin la necesidad de una planta nodriza como *Ariocarpus fissuratus*, *Epithelantha bokei*, *Mammillaria magnimamma*, *M. lasiacantha*, *M. pectinifera*, *M. supertexta*, *M. dixanthocentron*, *M. crinita*, *M. collina*, *M. polythele*, *M. lasiacantha* y *Trubinocarpus pseudopectinatus* (Nobel, 1986; Arriaga *et al.*, 1993; Martínez-Ávalos *et al.*, 1994; Leirana-Alcazar y Parra-Tabla, 1998; Valverde y Silvertown, 1999; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000; Peters *et al.*, 2007; Larios-Ulloa *et al.*, 2015). Para estas plantas, se ha propuesto que las rocas pueden ser las facilitadoras o nodrizas abióticas de la germinación y establecimiento (Martínez-Ávalos *et al.*, 1994; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Peters *et al.*, 2007; Flores-Martínez *et al.*, 2010) ya que las rocas producen una menor obstrucción a la radiación solar propiciando un ambiente fresco y húmedo, tal como la que existe debajo de arbustos y esto podría ser de gran ventaja para cactáceas pequeñas que compiten por la radiación fotosintéticamente activa (Nobel *et al.*, 1992).

1.3. Patrones de distribución espacial

Los patrones de distribución espacial se determinan por las variables bióticas; por ejemplo, la estructura social, demográfica y reproductiva de las especies (Ramírez, 1999), simultáneamente se ve afectada por las interacciones, como la competencia por espacio y recursos, (Ramírez, 1999; Krebs, 1985) y de otros factores, como la herbívora y dispersión de semillas (Krebs, 1985). Por otra parte, las variables abióticas que pueden afectar la distribución son la temperatura, la humedad, la luz (Krebs, 1985), la topografía, dirección de los vientos, así como la

magnitud y los gradientes de todas las variables (Ramírez, 1999). En este sentido, el estudio de la distribución espacial permite comprender los factores o variables que son determinantes en la presencia o ausencia de las especies en un área determinada y/o en ecosistemas particulares (Piñero, 1976).

En los organismos sésiles, se han descrito tres tipos de distribución espacial: 1) aleatoria, cuando es siempre igual la probabilidad de que individuo de una población ocupe cualquier punto del espacio (Kershaw, 1973); 2) uniforme, cuando es similar la distancia entre los individuos y, 3) agregada, donde se presenta cúmulos de individuos cercanos (Krebs, 1985). Las poblaciones agregadas se presentan cuando los organismos sobreviven mejor en áreas específicas de una localidad (Krebs, 1985), por lo que constituyen el patrón de distribución más recurrente en la naturaleza; como consecuencia de los rasgos de mejor adaptación de las especies (Ramírez, 1999).

En los cactus, el patrón de distribución más común es el agregado, donde los individuos generalmente están asociados a núcleos de vegetación. Esta distribución es frecuentemente resultado del nodricismo (Leirana-Alcocer y Parra-Tabla, 1999); tal como en el caso de *Capiapoa cinerea*, *Ferocactus hystrix*, *Ariocarpus trigonus*, *Mammillaria gaumeri*, *M. magnimamma*, *M. oteroi*, *Turbincarpus pseudopectiantus*, *Trichocereus pasacana*, *Neubuxbaumia macrocephala* y *Astrophytum ornatum*, (De Viana *et al.*, 1990; Valverde y Silvertown, 1999; Martínez *et al.*, 2001; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Zepeda-Martínez, 2010). Generalmente en las zonas áridas se exhiben dos patrones de distribución espacial: 1) en áreas o parches discretos inmersos en el tipo de vegetación principal y 2) en áreas difusas en espacios abiertos y discontinuos. En cada caso, la presencia de las especies está directamente relacionada con la capacidad de colonizar y sobrevivir a ambos (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000).

1.4. Banco de semillas en cactáceas

El banco de semillas es un reservorio de semillas viables con potencial para germinar cuando se presenten las condiciones adecuadas (Henderson *et al.*, 1988). Según Roberts (1981) se denominan bancos de semillas aéreas cuando las

semillas permanecen en la planta y bancos de semillas del suelo cuando éstas permanecen enterradas en el suelo o entre residuos vegetales.

Los bancos de semillas se clasifican en: transitorios (< 1 año), persistente a corto plazo (> 1 < 5 años) y persistentes a largo plazo (>5 años; Thompson, 1993). De acuerdo con Thompson (1987), las semillas que tienen potencial para formar bancos deben poseer alta longevidad, mecanismos de latencia, tamaño pequeño y requerimientos de luz para germinar. En cuanto a las semillas de cactáceas que pueden formar un banco, se menciona que deben tener un tamaño pequeño, forma redondeada, fotoblastismo positivo, requerimiento de un periodo de postmaduración y longevidad ecológica (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2000, Rojas 2014).

Los bancos de semillas son una vía de reclutamiento de individuos nuevos para las poblaciones y las comunidades vegetales, sin embargo se conoce poco de su dinámica en ambientes áridos (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001). Hay pocos estudios sobre la existencia de bancos de semillas en el suelo de cactáceas, a pesar de que se ha demostrado que algunas semillas poseen las características que hacen posible que puedan formar un banco (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001, Alvarez-Espino *et al.*, 2014). Los trabajos que hacen referencia a estos reservorios de semillas son el caso de *Opuntia rastrera* cuyos autores demostraron que la mayoría de las semillas son depredadas en el primer mes de su dispersión y cerca del 10% persiste en el tiempo (Mandujano *et al.*, 2001; Montiel y Montaña, 2003). De Viana (1999) demostró que las semillas de *Trichocereus pasacana* pueden formar un banco al hallar semillas en muestras de suelo; asimismo, Bowers (2000) encontró que el 99% de las semillas de *Ferocactus wislizeni* son depredadas después de su dispersión.

1.4.1. *Bancos de semillas de Mammillaria*. Las especies de este género mantienen sus frutos incluidos dentro de sus tallos, «serotinia», evitando su dispersión, este fenómeno podría conducir a que sus poblaciones presentaran tasas de crecimiento en decremento afectando su adecuación; sin embargo, esta característica podría dar ventajas adaptativas en ambientes donde pueda ser desventajosa la liberación total de las semillas producidas (Rodríguez y Franco,

2001). En un trabajo publicado por Rodríguez y Franco (2001) se encontró que de 184 especies, sólo 10 especies: *Mammillaria theresae*, *M. hernandezii*, *M. napina*, *M. saboae*, *M. longiflora*, *M. luethyi*, *M. dehertina*, *M. solisioides*, *M. pectinifera* y *M. sanchez-mejoradae* mantienen retenidos los frutos dentro del tallo debido a las características de su desarrollo; mientras que otras como *M. herrerae* puede retener los frutos por otras estructuras como la lana y/o espinas. Esto demuestra que en otras especies del género se pueden liberar de manera parcial o total las semillas generando la posibilidad de formar bancos en el suelo. En este sentido, algunos autores han evaluado la capacidad de germinación de las semillas de diferentes especies de *Mammillaria*, con la finalidad de demostrar la capacidad fisiológica de las semillas para la formación de un banco en el suelo, como Flores-Martínez *et al.* (2008) que demostraron que la germinación de las semillas de *M. oteroi* disminuyó con el tiempo, indicando que no tiene la capacidad de formar un banco a largo plazo. Por su parte, Sánchez y Manzanero (2012) determinaron que *M. huitzilopochtli*, *M. oteroi* y *M. kraehenbuehlii* mantienen viables sus semillas durante 2 años, teniendo la capacidad de formar bancos persistentes a corto plazo. Peters *et al.* (2011) encontraron que *M. pectinifera* posee dos mecanismos de dispersión de semillas: (1) la dispersión pasiva donde las semillas se pueden conservar en un banco aéreo y (2) la expulsión activa de frutos, la cual reacciona a una señal ambiental, los autores explican que la combinación de estas estrategias podrían generar impactos positivos en la población pero que no se ve reflejado en el sitio de estudio debido a la gran depredación de semillas por escarabajos.

1.5. Poblaciones y demografía

Una población es un conjunto de individuos de la misma especie que comparten un lugar y un mismo tiempo. La ecología de poblaciones estudia la dinámica de estos conjuntos de individuos a través de cambios numéricos en escalas espacio-temporales (Krebs, 1985). La demografía, por su parte, es una de las herramientas sobresalientes para el estudio de las poblaciones, la cual describe los eventos importantes que impactan el tamaño (número de individuos) de una población, tales como el nacimiento, reproducción y muerte de los organismos (Margalef, 1989; Franco, 1990; Caswell 2001; Esparza-Olguín, 1998).

En los estudios ecológicos se utilizan modelos para describir distintos aspectos de las poblaciones; sin embargo, éstos son sólo una representación simplificada de la realidad. Estos modelos difícilmente se representan con estricto apego a los sistemas reales, pero sí contienen los rasgos más importantes y características principales del problema a resolver (Jorgensen, 2011). Por ejemplo, la dinámica poblacional se resume en la siguiente ecuación matemática (Margalef, 1989):

$$N_{t+1} = N_0 + B - D + I - E$$

donde N_0 es el tamaño inicial de la población, B es el número de nacimientos, D es el número de las muertes, I denota al número de inmigrantes y finalmente E a los emigrantes. Estas características de las poblaciones (B , D , I y E) no son estáticas, están en constante cambio a través del tiempo y varían según la especie (Margalef, 1989). Ante esta dinámica es preciso conocer el comportamiento numérico de las fases para identificar las etapas principales del ciclo de vida de las especies en estudio (Harper, 1977). Desde el punto de vista demográfico, los organismos nacen y mueren como unidades (Margalef, 1989), por lo que la contribución de los individuos a la población se calcula obteniendo los diversos parámetros demográficos dados cierta estructura poblacional, la cual puede dividirse de acuerdo a las categorías de tamaño, edad o estadio de desarrollo (Harper, 1977).

1.5.1. *Modelos matriciales.* Una forma de analizar a las poblaciones es por medio de modelos matriciales, lo cual permite realizar proyecciones poblaciones de organismos con ciclo de vida complejos y resumir el cambio de una estructura poblacional a otra (Stearns, 1992; Caswell, 2001). Existen dos arreglos matriciales principales para estudiar a las poblaciones, el primero de ellos que es el modelo de Leslie, usado para organismos estructurados por clases de edad; y el segundo es el modelo de Lefkovitch que es utilizado para organismos cuya estructura poblacional está dada en tamaños o categorías de estado (Silvertown, 1987).

En las plantas, de manera general, el tamaño está muy relacionado con su fecundidad, sobrevivencia y crecimiento, por lo que las matrices de Lefkovich son

los modelos apropiados para el estudio poblacional de este tipo de organismos (Menges, 1990; Franco, 1990; Silvertown *et al.*, 1993; Caswell 2001). Dichos modelos matriciales poseen características matemáticas que corresponden a la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), estructura estable (\mathbf{w}) y valor reproductivo (\mathbf{v}) (Caswell, 1989, 2001). Con la tasa de crecimiento poblacional (eigen valor dominante), conocida como lambda (λ), podemos determinar si la población está creciendo (si λ es >1), si se mantiene constante ($\lambda=1$), o si está disminuyendo (cuando $\lambda<1$), y así poder establecer el estado de conservación de cada población (Caswell, 2001). Por otra parte, si se presentan condiciones constantes en un ambiente determinado, se espera que la proporción de individuos que conforman las diferentes categorías de las población tiendan a tener una estructura estable (\mathbf{w}), la cual se define como el eigenvector derecho; y finalmente, el valor reproductivo (\mathbf{v}) o eigenvector izquierdo, estima la contribución reproductiva esperada en cada una de las categorías (Caswell, 2001).

1.5.2. *Análisis de sensibilidad y elasticidad.* Los análisis de perturbación de sensibilidad y elasticidad se encargan de medir el efecto que tendrían sobre λ los cambios en las entradas de la matriz o en los procesos demográficos (Benton y Grant, 1999). La *sensibilidad*, calcula el impacto sobre λ con cambios absolutos de la misma magnitud en cada entrada de la matriz (De Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 1989; Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Valverde, 1995; Benton y Grant, 1999), a partir de ésta podemos determinar la categoría de la población que tenga una mayor o menor sensibilidad al crecimiento de la población en estudio y de esta manera destinar los esfuerzos de conservación o de aprovechamiento sustentable hacia estas categorías (Benton y Grant, 1999). Mientras que la *elasticidad* corresponde a cambios proporcionales en los procesos vitales de la población sobre λ (De Kroon, 1986). El modelo de elasticidad nos permite catalogar a la especies según la sensibilidad relativa de su λ a los procesos demográficos (fecundidad (F), sobrevivencia (S), crecimiento (C) y retrogresiones (R), a partir de éstos se pueden diferenciar las historias de vida ya que se supone que estas variables presentan *trade-offs* (disyuntivas) entre ellas, por lo que tenemos

disyuntivas entre *C* y *F*, *S* y *F*, y entre *C* y *S* (Silvertown *et al.*, 1992, Rosas-Barrera y Mandujano, 2002). Un análisis de elasticidades de cactáceas demostró que éstas, de acuerdo a la propuesta de MacArthur y Wilson (1997), se comportan como especies *K*, que supone que las poblaciones tienen tasas lentas de crecimiento y se desarrollan en hábitats con recursos escasos o limitantes que provoca tasas bajas de aprovechamiento de recursos y de rendimiento reproductivo. Según el modelo de Grime (1997), que considera el estrés y perturbación, los cactus son «especies tolerantes» al estrés generado por el ambiente cuyas características son: bajas tasas de crecimiento y un vigor reproductivo limitado (Rosas-Barrera y Mandujano, 2002)

1.5.3. *Estudios demográficos en el género Mammillaria*. Existen diversos trabajos que abarcan temas demográficos y características poblacionales de diversas especies de cactáceas (Apéndice 1); sin embargo, hay pocos trabajos que hagan un estudio demográfico con especies del género *Mammillaria*, estos estudios realizados han sido con *M. magnimamma* (Valverde *et al.*, 2004), *M. supertexta* (Avendaño, 2007), *M. dixanthocentron* (Ramos, 2007), *M. huitzilopochtli* (Flores-Martínez *et al.*, 2010), *M. gaumeri* (Ferrer *et al.*, 2011), *M. pectinifera* (Peters *et al.*, 2011) y *M. mystax* (Saldívar-Sánchez y Navarro-Carbajal, 2012).

M. magnimamma fue estudiada a través de dos poblaciones en la Ciudad de México: una conservada (P) y una perturbada (D), durante el período de 1996 a 1998. La población P tuvo tasas de crecimiento poblacional de 0.956 y 1.33, el valor más alto de la estructura estable (w) se presentó en la categoría 1, y el valor reproductivo (v) más alto estuvo en las categorías 2 y 7; mientras que en la población D, λ fue de 0.967 y 0.945, el valor más alto de w estuvo en la categoría 1 y los más altos de v en las categorías 3 y 5; en ambas poblaciones, el proceso demográfico con mayor impacto en λ fue la permanencia (Valverde *et al.*, 2004).

Por otra parte, Avendaño (2007) realizó un estudio con una población de *M. supertexta* en Santiago Quiotepec, Cuicatlán, Oaxaca en el período de 2006 a 2007, obtuvo una $\lambda=1.080888$, una w mayor en la categoría 3, y un v alto en la categoría 5 lo que indica que la fecundidad aumenta conforme a la altura de los individuos y que los individuos adultos son los que contribuyen al mantenimiento

de la población; la permanencia fue el proceso demográfico más importante, obtuvo una densidad poblacional de 0.63264299 ind/m², no encontró asociación con plantas nodrizas y la distribución espacial de la población fue de tipo agregada.

En una población de *M. dixanthocentron* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán en el período de 2006-2007, se obtuvo una $\lambda=1.676732$, una w mayor en la categoría 1 y 2, v mayor en la categoría 5 (adultos) por lo que los adultos son los que contribuyen más al mantenimiento de la población. La permanencia fue el proceso demográfico más importante. Las semillas de la especie no germinan en oscuridad, son fotoblásticas positivas. No se encontró asociación con plantas nodrizas y la distribución espacial de la población fue de tipo agregada (Ramos, 2007).

Flores Martínez *et al.*, (2010) realizó un estudio demográfico para dos poblaciones de *M. huitzilopochtli*, en el Valle de Tehuacán Cuicatlán (1999 a 2004). La primera población se encontraba en un sitio perturbado y se obtuvo una λ para los periodos anuales de 0.8096, 0.6973, 0.6556, 0.7338 y 0.8742, respectivamente; mientras que, la segunda población estaba en un sitio conservado y allí las tasas de crecimiento poblacional para los periodos anuales fueron 0.7356, 0.8832, 0.8366, 0.8729 y 0.7809, respectivamente. En ambas poblaciones la permanencia fue el proceso demográfico con mayor valor de elasticidad. Los autores concluyen que la población expuesta al disturbio constante podría desaparecer con el paso del tiempo, además de que los enfoques de conservación deben ir encaminados a incrementar el reclutamiento en la población y al cuidado de los individuos adultos.

Ferrer y colaboradores *et al.* (2011) analizaron la dinámica poblacional de genets y ramets de *M. gaumeri*, en la costa norte de la Península de Yucatán en los años de 2004 al 2007. Los resultados obtenidos mostraron una densidad de 0.03 a 0.373737 ind/m², un bajo porcentaje de germinación en campo y establecimiento de plántulas y una tasa de crecimiento poblacional fluctuante entre 0.6255 y 1.2629. La elasticidad indicó que λ está influida principalmente por la permanencia de los adultos, por lo que su protección y la conservación del hábitat deben ser medidas prioritarias.

Por su parte Saldívar-Sánchez y Navarro-Carbajal (2012), en el período del 2009 al 2010, en la población de *M. mystax* en Cañada Morelos, Puebla en el período del 2009 al 2010, se observaron una densidad de 0.046 ind/m², en la cual los individuos adultos fueron los más abundantes; asimismo, para dicha población estimaron una $\lambda = 1.15$.

Un estudio sobre la evaluación del status actual de conservación de *M. crucigera*, arrojó que la población de estudio (San José Tilapa, Puebla en el período de 1997-99) tuvo tasas de crecimiento poblacional de 0.977 y 0.896 y que el proceso demográfico al que λ fue más sensible es la permanencia. Los autores explican que la baja tasa de crecimiento de la población junto con otros estudios son la base para asignar a esta especie un categoría específica de conservación (Contreras y Valverde, 2002).

1.6. Problemas asociados en la conservación de las poblaciones de cactáceas

Los cactus de manera intrínseca tienen tasas de crecimiento anual muy lentas, tanto de forma individual y poblacional; frecuente poseen ciclos de vida complejos y largos, los períodos de germinación de semillas, establecimiento y supervivencia de plántulas son particularmente vulnerables a variables ambientales (Steenberg y Lowe, 1969; Turner *et al.*, 1969; Steenbergh y Lowe, 1976, 1977; Jordan y Nobel, 1982; Valiente-Baunet y Ezcurra 1991; Mandujano *et al.*, 1998; Suzán *et al.*, 1998); por lo que sus poblaciones son más sensibles a disturbios tanto naturales como antrópicos (Ezcurra *et al.*, 2002). Entre las principales amenazas de origen antropogénico para estas plantas destacan por su severidad: 1) el cambio de uso de suelo para apertura de bancos de extracción de materiales, 2) apertura de caminos (Dirzo y Raven, 2003; Chávez *et al.*, 2007) y 3) la agricultura (Martínez-Ávalos *et al.*, 1993; Suzán, 1997; Chávez *et al.*, 2007). Estas actividades transforman por completo las características del ambiente (Jiménez-Sierra, 2011). La agricultura, por ejemplo, afecta por la remoción de la cubierta vegetal y también porque al regar las zonas áridas se favorece la salinización de los suelos debido a las tasas elevadas de evaporación (Martínez-Ávalos *et al.*, 1993; Suzán, 1997;

Jiménez-Sierra, 2011). Otra amenaza es el saqueo por parte de extranjeros y de la población local con diversos intereses, como consumo, forraje y construcción, e incluso son buscadas por coleccionistas debido a su rareza (del Castillo, 1982; Huerta y Escobar, 1998; Jiménez-Sierra *et al.*, 1998; Mandujano *et al.*, 1998; López y García, 2004; Chávez *et al.*, 2007; Martínez-Peralta y Mandujano, 2009; Jiménez-Sierra, 2011). Otras problemáticas que destacan son el uso de las cactáceas como alimento del ganado, el pisoteo de estos animales que no permite el establecimiento de plántulas generando la muerte y deterioro de algunos individuos al propiciarles daño físico; extracción de leña proveniente de plantas nodrizas las cuales pueden generar zonas de protección de la alta incidencia de rayos solares (del Castillo, 1982; Jordan y Nobel, 1982; Suzán, 1997; Huerta y Escobar, 1998; Jiménez-Sierra *et al.*, 1998; Chávez *et al.*, 2007; Jiménez-Sierra, 2011), la introducción de especies exóticas invasoras así como la explotación directa genera problemas en las poblaciones de cactáceas (Dirzo y Raven, 2003).

En la Norma Oficial Mexicana, NOM-059-SEMARNAT-2010, que identifica, enlista y cataloga a las especies silvestres que poseen algún tipo de riesgo, hay 278 especies de cactáceas con algún tipo de riesgo, de las cuales 109 pertenecen al género *Mammillaria* (NOM-059-SEMARNAT-2010).

En el contexto anterior y dado que el género *Mammillaria* es uno de los más grandes e importantes de la familia Cactaceae (Anderson, 2001), posee un alto número de especies con protección legal en nuestro país (NOM-059-SEMARNAT-2010) es importante contribuir en la evaluación de su estado de conservación a través de estudios demográficos. Con este enfoque, el presente estudio se centra en *Mammillaria parkinsonii*, una especie endémica de un área muy restringida en el país, al distribirse únicamente en el semidesierto Queretano-Hidalgense; misma que se encuentra dentro del apéndice II de CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres), está sujeta a protección especial (Pr) por la NOM-059-SEMARNAT-2010 y se considera que tiene un potencial uso ornamental (Pérez-Nicolás, 2007). Conocer sus aspectos demográficos es de vital importancia evaluar el estado actual de conservación de la población (Caswell, 2001) y para establecer estrategias que permitan preservar la especie.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general

Estudiar la demografía de una población de *Mammillaria parkinsonii* Ehrenberg, localizada en Agua del Ángel, municipio de Peñamiller en el Estado de Querétaro.

Los objetivos particulares son:

1. Determinar si la especie tiene asociación con plantas nodrizas.
2. Conocer su distribución espacial y densidad poblacional en el sitio de estudio.
3. Determinar si la especie forma banco de semillas en el suelo y el impacto de éste en la dinámica de la población.
4. Determinar la estructura poblacional de la población de *M. parkinsonii*.
5. Generar el diagrama de ciclo de vida de la especie.
6. Determinar la tasa de crecimiento poblacional, estructura estable, valor reproductivo, así como establecer el proceso demográfico y las categorías de ciclo de vida con mayor impacto en λ a través del uso de modelos matriciales.

Hipótesis

Se espera que la población presente una asociación nodriza-protégido, además de que tenga el potencial para formar un banco de semillas en el suelo a corto plazo y que tenga un impacto positivo en la tasa de crecimiento poblacional. Además de que la población presente una distribución espacial agregada, baja densidad poblacional y una mayor abundancia de individuos adultos.

En cuanto a las características demográficas es posible que la población tenga una tasa de crecimiento cercana a la unidad y que el proceso demográfico con mayor impacto en λ sea la permanencia. Además de que la categoría de ciclo de vida con mayor impacto en la tasa de crecimiento sean los individuos adultos.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Especie de estudio

A *Mammillaria parkinsonii* Ehrenberg 1980 (Cactaceae) (Figura 1) se le conoce comúnmente como biznaga de chilitos y biznaga blanca (Sánchez, 2005) y se le conocen nueve sinonímias: *M. neocrucigera* Backeberg 1961 (Anderson, 2001); *Mammillaria auriareolis* Tiegel, 1933; *Mammillaria rosensis* R.T. Craig, 1945 (Anderson, 2001; Guzmán, 2007); *Mammillaria avila-camacho* Shurly ex Backeb., 1961; *Mammillaria dietrichiae* Tiegel, 1933; *Mammillaria morganiana* Tiegel, 1933; *Mammillaria parkinsonii* (Tiegel) Backeb., 1961; *Cactus parkinsonii* (C. Ehrenb.) Kuntze, 1891; y *Mammillaria tiegeliana* Backeb., 1961 (Guzmán-Cruz *et al.*, 2003, 2007).



Figura 1. Ejemplares de *Mammillaria parkinsonii* en la localidad Agua del Ángel, Mpio. Peñamiller, Querétaro, México. Fotos: G. Jiménez-Guzmán.

Es una planta con crecimiento simple, que posteriormente se ramifica a través de brotes o dicotomías y en ocasiones conforma grupos. Su tallo es globoso, a veces con apariencia columnar, y su altura es variable (Bravo-Hollis *et al.*, 1991; Anderson, 2001). Las aréolas son redondeadas, poseen lana blanca en un principio y posteriormente son desnudas, se sitúan en la parte ventral de los ápices de los tubérculos (Bravo-Hollis *et al.*, 1991). Las espinas son radiales, aciculares, lisas, blancas, con mayor abundancia en las partes horizontales

(Bravo-Hollis *et al.*, 1991). *M. parkinsonii* posee flores infundibuliformes con borde color rosa pálido y la franja media de color castaño rosado; los filamentos son blancos hacia la base y rosa pálido hacia arriba; anteras de color crema muy pálido; estilo rosado pálido; 5 lóbulos del estigma y sobrepasan a las anteras (Bravo-Hollis *et al.*, 1991). El fruto es claviforme, de 10 mm de longitud, de color rojo, y conserva adherido restos secos del perianto. Las semillas son piriformes, con testa lisa y color castaño claro (Bravo-Hollis *et al.*, 1991).

La especie crece en altitudes de 1400 m s.n.m., cerca de rocas calcáreas en los estados de Hidalgo (Gómez, 2001) y Querétaro (Anderson, 2001; Gómez, 2001; Scheinvar, 2004; Sánchez, *et al.*, 2006). En el Estado de Querétaro se ha localizado esta especie en las localidades de El Yeso, El Cuervo, El Agua Salada, Cerro Prieto y Bella Vista del Río del municipio de Cadereyta de Montes; además de las localidades Agua del Ángel, Solidaridad, San Francisco Gatos y Don Lucas en los municipios de Peñamiller, San Joaquín y Tolimán, respectivamente (Sánchez, *et al.*, 2006).

Según la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT), *M. parkinsonii*, se encuentra en la categoría protección especial (Pr), que corresponde a aquellas especies cuyas poblaciones podrían estar amenazadas por factores que transgreden de manera negativa en su viabilidad, por lo que es necesario favorecer su recuperación y conservación o bien la recuperación y conservación de poblaciones de especies asociadas. La especie de estudio, también se enlista en el Apéndice II de CITES; en la que se incluyen, según su Artículo II, a las especies que aún no encuentran en peligro de extinción pero podrían llegar a estarlo si no se reglamenta el comercio de sus especímenes o bien, permitir un control del comercio en las especies.

3.2 Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en Agua del Ángel, perteneciente al municipio de Peñamiller, Querétaro. Ésta se ubica entre las coordenadas 20°57'09.57" N, 99° 42' 57.19" O y 1422 m s.n.m. (Figura 2), se encuentra cerca del límite con el Municipio de Cadereyta de Montes, en el Estado de Querétaro de Arteaga,

México. Predomina el tipo de vegetación de matorral xerófilo (Rzedowski, 2006). La estación meteorológica más cercana, la estación Peñamiller, indica un tipo de clima seco cálido BS₁hw'(w)(e)g, según la clasificación de Köppen modificado por García (1988), con temperatura media anual de 21.9°C (mínima de 17.6°C en enero y máxima de 25.2°C en mayo), y una precipitación anual es de 509.5 mm (mínima de 4 mm en diciembre y máxima de 92.6 mm en junio) (García, 1988).

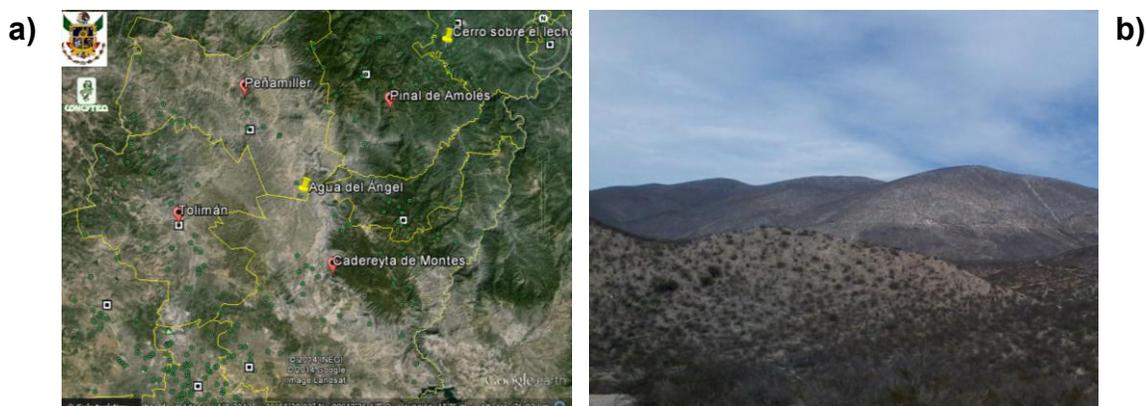


Figura 2. a) Ubicación geográfica de la localidad el Agua del Ángel en el Estado de Querétaro, México. b) Vista panorámica de la localidad Agua del Ángel, Querétaro, México. Foto: G. Jiménez-Guzmán.

3.3. Trabajo de campo y gabinete

3.3.1. *Censo poblacional.* Se realizó un primer censo demográfico de *M. parkinsonii* en marzo de 2014 en la población del sitio de estudio, donde se marcaron 324 plantas en una superficie de terreno de 2.7 ha. El censo se realizó de manera dirigida porque los individuos forman grupos dispersos entre sí, se obtuvieron de cada una de las plantas muestreadas las medidas de dos diámetros perpendiculares y altura (cm), número de cabezas-tallos y estructuras reproductivas (número de flores y número de frutos). Las plantas fueron enumeradas con un código de colores con chaquiras (donde el color ámbar=0, azul=1, amarillo=2, verde=3, blanco=4, anaranjado=5, negro=6, gris=7, rojo=8 y verde claro= 9) colocadas en un alambre de cobre y clavadas en el suelo a unos centímetros de cada planta. Con un GPS se tomaron las coordenadas geográficas

de los grupos de plantas lejanas entre sí y las plantas cercanas entre sí fueron localizadas usando un sistema de mapeo de coordenadas polares, que fueron transformadas a coordenadas cartesianas (ver sección 3.3.3). Con los datos se construyó un plano de la distribución espacial de las plantas en la localidad para calcular el patrón de distribución espacial.

Con la finalidad de establecer la medida tomada en el censo 1 que mejor representara la estructura de la población, se realizaron correlaciones entre las medidas obtenidas, y entre éstas y la fecundidad de las planta. Las medidas (diámetro 1, diámetro 2, altura, número de tallos-cabezas, volumen y área) tuvieron una correlación estadísticamente significativa entre ellas; sin embargo, ninguna de éstas tuvo una correlación significativa con la fecundidad, por lo que se procedió a realizar gráficas para observar la tendencia de la fecundidad y se determinó, por el criterio biológico, que la el diámetro es medida que mejor describe a la población. Debido a esto, en el segundo censo que se realizó en mayo del 2015, se utilizó el plano de la distribución espacial para localizar a los individuos, se tomaron las medidas del diámetro 1 (cm), así como el número de estructuras reproductivas.

3.3.2. *Asociación nodriza-protégido*. Con el fin de poder establecer si existe una asociación de nodriza-protégido entre *M. parkinsonii* y las especies arbustivas de la comunidad, se registró de una muestra de 283 plantas censadas, si crecían asociadas a una planta nodriza o si crecían en espacios abiertos; es decir, sin cobertura vegetal. Debido a que la asociación entre plantas depende de la frecuencia de la presencia de las especies dentro de la comunidad, se utilizó el método de intercepción de línea (Canfield, 1941) para la obtención del porcentaje de cobertura vegetal (Figura 3). Este método se utiliza en zonas semiáridas para conocer la composición de la comunidad, el porcentaje de cobertura se obtiene con la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de cobertura de } X = \left(\frac{\text{distancia total de la especie } X}{\text{distancia total de la línea}} \right) \times 100$$

donde la cobertura de X es el porcentaje de cobertura de una especie vegetal o del espacio abierto. Se realizaron 19 líneas de 20 m a lo largo de todo el sitio de estudio.

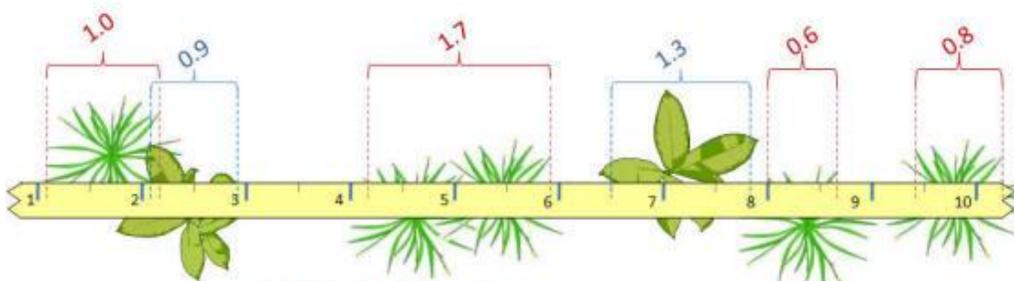


Figura 3. Ejemplificación del método de intercepción de líneas. Modificado de University of Idaho (2009).

Una vez obtenidos los porcentajes de cobertura, se determinó si la especie de estudio presentaba una asociación con especies perennes acompañantes o no. Para establecer si existe un mayor número de individuos asociados a otras plantas con respecto a los individuos que crecen en espacios abiertos se realizó una prueba de Ji-cuadrada (Everitt, 1977).

Posteriormente, para determinar si *M. parkinsonii* presenta una asociación con una planta nodriza en específico, se registró el número de individuos encontrados bajo otra planta perenne y se comparó con el número de individuos esperados asociado a cada una de las especies de manera proporcional a la cobertura de que éstos tienen (Mandujano *et al.*, 1998; Tewsburry *et al.*, 1999; García Naranjo y Mandujano, 2010). El número de individuos esperados se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$E_j = \left(\frac{C_j}{C_{tot}} \right) \times (O_{tot})$$

donde C_j = Cobertura de la especie j , C_{tot} = Cobertura total de todas las especies nodriza y O_{tot} = Número total de individuos observados.

Finalmente, el número de individuos esperados se comparó con el número de individuos observados bajo la planta acompañante, utilizando una prueba de Ji-cuadrada (Everitt, 1977). Posteriormente se realizó una prueba de significancia de

la diferencia entre frecuencias esperadas y observadas para cada especie acompañante por medio de un análisis de residuos estandarizados de Haberman (Everitt, 1997).

3.3.3. *Patrón de distribución y densidad poblacional.* Para la elaboración del plano de distribución de los individuos censados, se le asignó de referencia a la planta con el número 1, las coordenadas 0,0 en el plano, y en los individuos restantes se convirtieron los datos de ángulos y distancias en coordenadas cartesianas, usando las fórmulas siguientes (Sullivan, 1997):

$$X_{n-1} = X_n + \text{sen} \left(\frac{\text{ángulo} \times \pi}{180} \right) \times \text{distancia}$$

$$Y_{n+1} = Y_n + \text{cos} \left(\frac{\text{ángulo} \times \pi}{180} \right) \times \text{distancia}$$

donde: X_n = coordenadas en X del individuo de referencia, X_{n-1} =coordenadas en X desde el individuo n hasta la planta más cercana, Y_n = coordenadas en Y del individuo de referencia, y Y_{n-1} = coordenadas en Y desde el individuo n hasta la planta más cercana.

El patrón de distribución se obtuvo usando las coordenadas (X, Y) y con la prueba de Hopkins, que se establece con base en medidas de distancia. El índice de Hopkins (I_H) se obtuvo con la siguiente fórmula (Krebs, 1989):

$$I_H = \frac{h}{1 + h} = \frac{\sum(x_i^2)}{\sum(x_i^2) + \sum(r_i^2)}$$

donde: h = estadístico para aleatoriedad de Hopkins, x_i = distancia desde un punto al azar i al individuo más cercano y r_i = distancia desde un individuo al azar hasta su vecino más cercano.

La distribución del estadístico h corresponde a una F de dos colas con $2n$ grados de libertad en el numerador y denominador, donde n corresponde al número de individuos censados. Si la población presenta una distribución agrupada, las distancias entre puntos de un individuo serán mayores en relación a

las distancias de un organismo con otro. Por lo tanto, si el índice de Hopkins se acerca a 1, es mayor el agrupamiento. Si la distribución tiene un patrón uniforme, el índice se acercará a 0; y si hay aleatoriedad, el índice debería ser 0.5.

Con los planos de localización de individuos se obtuvo la densidad poblacional con un método de área. Se calculó el área muestreada y a partir del plano se contaron el número de plantas de *M. parkinsonii* presentes. Con base en esta información se realizó una división entre el número total de individuos y el área estimada, como se muestra en la siguiente fórmula:

$$D = \frac{N}{A}$$

donde D = densidad poblacional, N = número de individuos es un área determinada y A = área determinada.

3.3.4. *Banco de semillas*. Con la finalidad de determinar la posibilidad de que las semillas de la especie puedan formar un banco en el suelo y así establecer su impacto en la dinámica poblacional como una vía de reclutamiento de individuos nuevos, se realizaron varios métodos: (1) categorización de las semillas según su tamaño y peso, (2) germinación en condiciones de laboratorio para evaluar longevidad ecológica a corto plazo y fotoblastismo y (3) germinación de semillas en campo para obtener los valores de germinación *in situ*. Las semillas se obtuvieron de frutos colectados en 2014.

3.3.4.1. *Categorización de las semillas*. Se extrajeron las semillas de 46 frutos de aproximadamente 30 plantas reproductivas y se obtuvo el número de semillas por fruto. Se seleccionaron al azar 50 semillas para obtener longitud (mm), altura (mm) y peso (mg); las primeras medidas se obtuvieron a través de cinco fotografías digitales, tomadas en el microscopio estereoscópico Marca Olympus SZH. Con esta finalidad, se colocaron 10 semillas en cada imagen (5 imágenes) y se trabajaron el programa Vision Works LS. Se obtuvo el promedio, el error estándar y los valores mínimos y máximos de cada medición en hojas de cálculo. Los tamaños obtenidos se compararon con la categoría de tamaño de semillas de

cactáceas propuesta por Barthlott y Hunt (2000), así como la categoría de peso propuesta por Rojas-Aréchiga *et al.* (2013).

3.3.4.2. *Germinación en laboratorio.* La germinación se estudió experimentalmente usando un diseño factorial de dos factores: niveles de luz × edad de la semilla. El factor luz tuvo dos tratamientos: expuestas a la luz o a la oscuridad, en tanto que el valor edad en meses varió de 1 a 10 a partir de la fecha colecta. Mensualmente se colocaron 25 semillas tomadas al azar. Las semillas se colocaron en lotes mensuales de 10 cajas Petri con agar bacteriológico al 1% y 25 semillas: cinco cajas en luz y cinco en oscuridad, esta última condición se logró al cubrir el conjunto de cajas en papel aluminio. Las unidades experimentales (una caja Petri con 25 semillas) se ubicaron en una cámara ambiental Lab-Line Instruments, Inc., modelo 844L, IL, USA en el Instituto de Ecología, UNAM, a una temperatura de 25°C y con fotoperiodos de 12 horas. El experimento se inició el 3 de octubre del 2014, y el número de semillas germinadas en luz se registró cada tercer día. El éxito de la germinación fue considerado como la protuberancia de la radícula, al finalizar el mes se trasplantaron las plántulas del lote de luz a tierra y el lote de oscuridad fue abierto. Al no haberse registrado germinación de las semillas en la oscuridad, las unidades experimentales fueron colocadas nuevamente en las cámaras ambientales, pero ahora expuestas a la luz durante un mes y se contaron las semillas germinadas. Las plántulas obtenidas se trasplantaron a tierra siguiendo el procedimiento referido (Figura 4). La respuesta germinativa en el tratamiento de exposición a la luz fue el indicador usado para determinar el tipo de fotoblastismo. La proporción de semillas germinadas fue calculada para cada unidad experimental y se comparó la germinación entre los tratamientos de luz y edad en meses con un modelo lineal generalizado (GLM) con una función de enlace *logit* y un error binomial en el programa JMP 10.

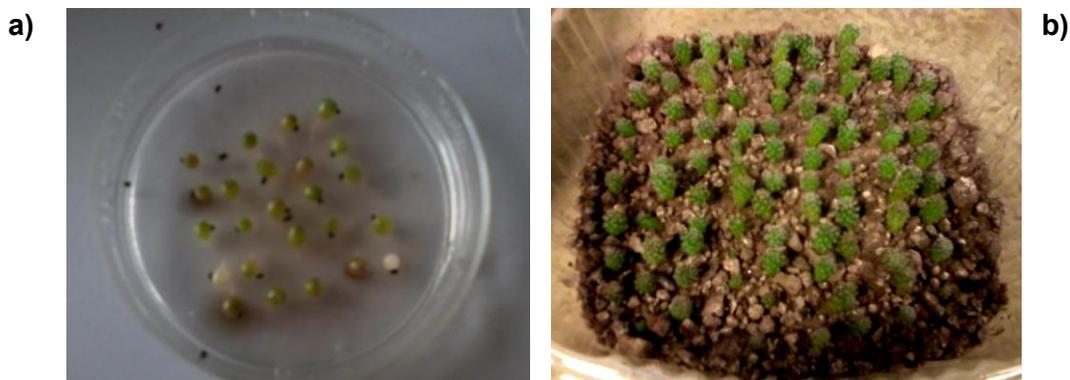


Figura 4. a) Semillas de *M. parkinsonii* con un mes de germinación. b) Plántulas trasplantadas en tierra negra-tepojal, 1:1, dos meses después de su trasplante. Fotos: G. Jiménez-Guzmán.

3.3.4.3. *Germinación en campo*. Para obtener el porcentaje de germinación en campo se realizaron dos experimentos en el sitio de estudio. En el primero (GC1) se utilizaron 99 semillas, cada semilla fue colocada en una bolsa cerrada de tela de organza. Las unidades experimentales se situaron cerca de una planta marcada incluida en el censo demográfico para relocalizar las bolsas con mayor eficiencia. El enterramiento de las semillas se llevó a cabo el 10 y 11 de septiembre de 2014. El seguimiento de las semillas se efectuó mensualmente hasta cumplir un año en septiembre de 2015 y se obtuvo el porcentaje de germinación total. El segundo experimento (GC2) consistió en colocar 10 bolsas de tela organza, con 10 semillas cada una, enterradas bajo una nodriza en el sitio de estudio durante 13 meses, se colocaron el 8 de marzo de 2014 y se desenterraron el 17 abril de 2015.

3.3.5. *Establecimiento de plántulas*. El porcentaje de supervivencia de plántulas en campo se evaluó con un diseño aleatorizado, en el que se colocaron 100 plántulas de un mes de edad que se plantaron en contenedores de plástico de 20 ml con aproximadamente 16 g de suelo húmedo (Figura 5a). Suponiendo que existieran las condiciones adecuadas para el establecimiento, las unidades experimentales se situaron cerca de una planta marcada y censada del estudio demográfico (Figura 5b) y se etiquetaron utilizando la misma clave que los experimentos de germinación en campo (GC1). Esto se llevó a cabo el 10 y 11 de septiembre de

2014. El seguimiento de las plántulas se realizó mensualmente hasta diciembre de 2015.



Figura 5. a) Traslante de plántulas de un mes de edad en contenedores de plástico para los experimentos de reintroducción. b) Experimento de germinación y supervivencia de plántulas de *M. parkinsonii* en campo. Fotos: G. Jiménez-Guzmán.

3.3.6. *Análisis demográfico*. Para la realización de la estructura de la población se utilizó el diámetro 1 (cm), con éste se generaron siete categorías de tamaño de los individuos muestreados.

Se registró la supervivencia y crecimiento de las plantas censadas. La supervivencia (S_{ij}) se obtuvo como el número de plantas que se mantuvieron vivas de un año a otro y se obtuvo la mortalidad (M_i). Para evaluar el crecimiento (C_{ij}), se volvió a medir el diámetro 1 de los individuos al año consecutivo. A partir del número de individuos que transitan de una categoría a otra en función de su crecimiento, retrogresión, permanencia y muerte, se construyó la matriz de frecuencias. A partir de esta matriz se generó la matriz de proporciones o probabilidades de transición.

El número de semillas fue cuantificado en un total de 122 frutos completos de *M. parkinsonii* y con base en esta muestra se obtuvo el número promedio de semillas producidas por fruto. En cada categoría, la fecundidad (F_{ij}) se obtuvo al multiplicar por el número de frutos y dividirlo entre el número de individuos por categoría. Debido a que se desconoce la proporción de flores que forman frutos en

la población, al estimar la fecundidad se supuso que el número de flores fue igual al número de frutos. Es decir, en este planteamiento se consideró que todas las semillas producidas germinan, de ahí que esta fecundidad se haya denominado como *fecundidad del 100%* o F100.

$$F_{ij} = \frac{\text{producidos en la clase } j \times \text{promedio de semillas por fruto}}{\text{número de individuos de la clase } j}$$

Al evaluar las tasas vitales por categoría, se elaboró el diagrama del ciclo de vida diagramático y se llevó a cabo el análisis demográfico a partir de un modelo matricial de proyección poblacional tipo Lefkovitch (1965).

La matriz se construyó a partir del diámetro de los individuos en el tiempo t_0 (2014) y su diámetro al tiempo t_{+1} (2015). La matriz de transiciones **A** (Figura 6), tiene el mismo número de columnas y filas, es cuadrada, cada elemento representa la probabilidad de transición o contribución de las categorías en una unidad de tiempo (Caswell, 2001). La fecundidad se coloca en la primera fila de la matriz. El número de individuos que sobreviven (S_{ij}) y permanecen en la misma categoría se colocan en la diagonal principal. El crecimiento (C_{ij}) se coloca en la subdiagonal de la matriz. Las retrogresiones de tamaño (R_{ij}) se colocan en la supradiagonal de matriz (Enright *et al.*, 1995; Gotelli, 1998).

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} S_{11} & F_{12} & F_{13} \\ C_{21} & S_{22} & R_{23} \\ C_{31} & C_{32} & S_{33} \end{pmatrix} \quad \mathbf{n} = \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{bmatrix}$$

Figura 6. Representación esquemática de la matriz **A** tipo Lefkovitch con 4 categorías, donde S_{ij} = supervivencia o permanencia, F_{ij} = fecundidad, R_{ij} = retrogresiones o achicamientos y C_{ij} = crecimiento; y del vector poblacional. Los subíndices indican las contribuciones de la j -ésima columna al tiempo t al i -ésimo renglón en el tiempo t_{+1} .

Una vez obtenidas las matrices de frecuencias, se generaron las matrices de proporciones o probabilidades de transición y la matriz de transiciones **A**, donde se acomodaron, según el modelo, los valores de crecimientos (C_{ij}), retrogresiones

(R_{ij}), permanencias (S_{ij}) y mortalidad (M_i), para proyectar el modelo matricial de crecimiento poblacional.

Para cada modelo matricial se obtuvieron los intervalos de confianza de λ . El intervalo de confianza para la matriz de transición se calculó utilizando el método propuesto en Caswell (2001), en el que la varianza de lambda es:

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} \left(\frac{\lambda}{a_{ij}} \right)^2 v(a_{ij})$$

como las probabilidades de transición tienen una distribución binomial, la varianza se calcula como $V(a_{ij}) = a_{ij} \frac{(1-a_{ij})}{n}$, el error estándar (SE) de λ es la raíz cuadrada de $V(\lambda)$, y los intervalos de confianza al 95% son $\lambda \pm 2 \text{ SE}(\lambda)$ (Caswell, 2001), donde la varianza de lambda es $V(\lambda)$ y corresponde a las estimaciones de las sensibilidades, la varianza de las entradas de la matriz de transiciones es $V(a_{ij})$ y n corresponde al número de individuos en la estructura poblacional observada en cada clase (Caswell, 2001).

Con la matriz, se obtuvo el valor propio o eigenvector dominante λ (tasa finita de crecimiento poblacional), su intervalo de confianza (IC) y sus eigenvectores relacionados derecho (\mathbf{w}) o estructura estable, e izquierdo (\mathbf{v}) o valor reproductivo (Caswell, 2001); a través del software MATLAB 6.5 (Caswell, 2001; Picó, 2003). El valor de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) permite determinar si la población está creciendo cuando es $\lambda > 1$, decreciendo cuando $\lambda < 1$ y si es estable $\lambda = 1$ (Leslie, 1945; Lefkovitch, 1965). Para establecer la posible existencia de diferencias estadísticamente significativas entre la estructura poblacional observada y las estructuras estables calculadas, se realizaron pruebas de χ^2 y de residuos estandarizados (Caswell, 2001).

La sensibilidad y la elasticidad, análisis prospectivos, de λ a las tasas vitales y procesos demográficos fueron calculadas. La sensibilidad es una medida absoluta de los cambios producidos en λ al modificarse cada uno de los elementos matriciales, se expresa en una matriz de sensibilidad $\mathbf{S} = \{s_{ij}\}$, se estiman mediante los vectores propios asociados a λ de la siguiente forma (van Groenendael *et al.*, 1988):

$$s_{ij} = \frac{\lambda}{a_{ij}} = v_i \times \left(\frac{w_j}{\mathbf{wv}} \right)$$

donde λ = tasa finita de crecimiento poblacional, a_{ij} = entrada de la matriz **A**; v_i = i -ésimo valor del vector de valor reproductivo, w_j = j -ésimo valor del vector de estructura estable y \mathbf{wv} = es el producto de los vectores **w** y **v**, un escalares.

Por otro lado, el análisis de elasticidad cuantifica los cambios proporcionales de λ ocasionados por modificaciones en cada elemento matricial, se expresa con una matriz de elasticidad **E** = { e_{ij} }, que se obtiene de la siguiente manera (De Kroon *et al.*, 1986):

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

donde λ = tasa finita de crecimiento poblacional, a_{ij} = entrada de la matriz **A**, y s_{ij} = entrada de la matriz **S**. De esta manera, la elasticidad se obtiene del cociente de cada una de las entradas de la matriz original (a_{ij}) entre λ , el resultado se multiplica por la entrada correspondiente de la matriz de sensibilidad (s_{ij}). La suma de las elasticidades es igual a la unidad ($\sum \sum e_{ij} = 1$) y cada uno de los valores de elasticidad (e_{ij}) corresponde a cada entrada (a_{ij}) de la matriz **A** y por lo tanto es la contribución al valor de λ (De Kroon *et al.*, 1986).

IV. RESULTADOS

4.1. Asociación nodriza-protégido

4.1.1. *Cobertura de la vegetación.* Se obtuvieron los porcentajes de coberturas de las plantas que habitan en el sitio, se diferenciaron 28 morfotipos de los cuales se determinaron taxonómicamente 18 especies, 9 a género y un morfotipo no fue determinado. La mayor cobertura la presentan los sitios clasificados como abiertos (18.55%), seguido de los ocupados por *Fouquieria splendens* (16.32%), *Larrea tridentata* (15.55%), *Acacia farnesiana* (13.53%), *Mimosa* sp. (12.38%); mientras que, *M. parkinsonii* tuvo uno de los más bajos porcentajes de cobertura (0.64%, Figura 7).

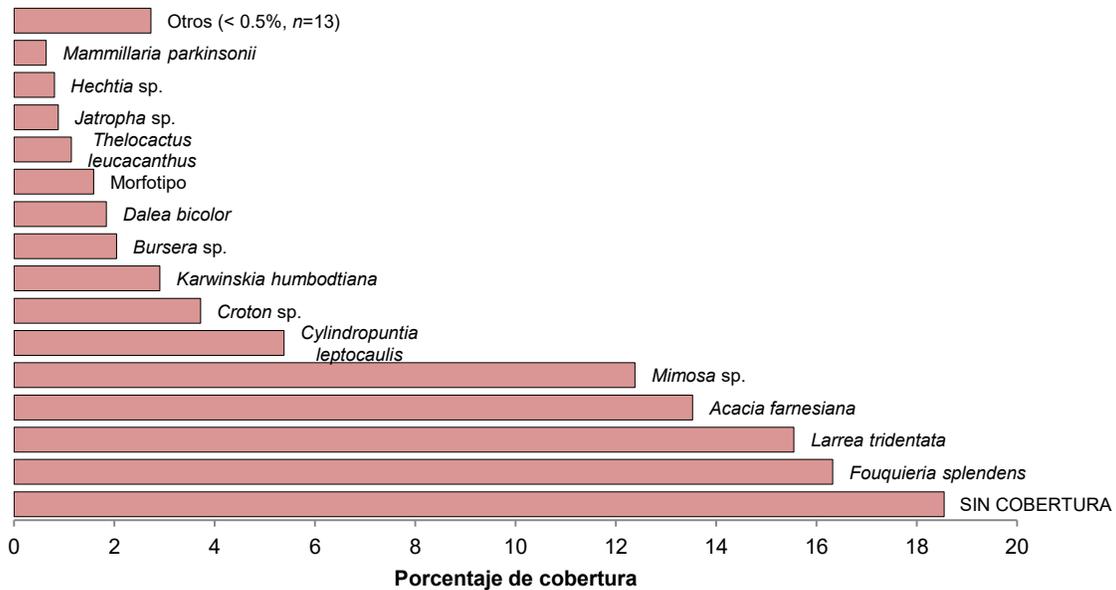


Figura 7. Porcentaje de cobertura de las especies en la localidad Agua del Ángel.

La categoría Otros agrupa 13 especies con cobertura < 0.5%: *Lophophora diffusa* (0.46%), *Origanum* sp. (0.39%), *Agave* sp. (0.37%), *Mammillaria elongata* (0.32%), *Coryphantha* sp. (0.21%), *Astrophytum ornatum* (0.19%), *Parthenium* sp (0.17%), *Echinocactus platyacanthus* (0.15%), *Echinocereus pentalophus* (0.11%), *Myrtillocactus geometrizans* (0.05%), *Strombocactus disciformis* (0.2%), *Selaginella* sp. (0.02%) y *Opuntia microdasys* (0.01%).

4.1.2. *Determinación de asociación.* Para su establecimiento, *M. parkinsonii* mostró preferencia por plantas nodrizas. De una muestra de 283 plantas censadas, 18.55% se ubicaron en espacios sin cobertura vegetal y el 81.45% se encontraron bajo el dosel de una nodriza ($\chi^2 = 254.5$, *g.l.*= 1, $P < 0.0001$, $n = 283$ plantas). La prueba de residuos estandarizados indicó que para sitios abiertos hubo menos individuos ($d_{ij} = -4.89$, $P < 0.05^*$) y más plantas cubiertas de las que se esperaban por azar ($d_{ij} = 2.34$, $P < 0.05^*$). La prueba de residuos estandarizados indica que *M. parkinsonii* tiene preferencia por ciertas plantas nodrizas de la comunidad vegetal ($\chi^2_c = 285.745$, *g.l.*= 26, $P < 0.0001$).

De las 27 especies diferentes en el sitio, *M. parkinsonii* tiene preferencia por nueve: *Acacia farnesiana*, *Bursera* sp., *Cylindropuntia leptocaulis*, *Echinocactus platyacanthus*, *Hechtia* sp., *Myrtillocactus geometrizans* y *Opuntia microdasys*. Si bien *Larrea tridentata* y *Mimosa* sp. son especies donde la prueba estadística fue significativa, es importante hacer notar que ésta fue tuvo una relación negativa; es decir, en estas especies hubo menos individuos observados de los que se esperaban por azar (Tabla 1).

4.2. Patrón de distribución espacial y densidad poblacional

El índice de Hopkins para *M. parkinsonii* tuvo un valor de agregación 0.99, con un estadístico de aleatoriedad (h) de 192.379 ($F_{300, 300, 0.01} = 1.31$ y $F_{300, 300, 0.99} = 0.535$); por lo que se rechaza la hipótesis nula de aleatoriedad; es decir, se afirma que la población tiene una distribución espacial de tipo agregada (Figura 8). Se estimó una densidad promedio de 0.012 ind/m² para un área total de muestro de 27,000 m². Cabe señalar que en los 12 cuadros muestreados de 50 × 50, la densidad varío desde tener 0 plantas hasta tener 1 planta cada 0.84 m² (Tabla 2).

Tabla 1. Asociación de *M. parkinsonii* con plantas nodrizas y espacio sin cobertura en Agua del Ángel. Nodrizas con porcentaje de cobertura, número de observados, estimación de individuos esperados y d_{ij} : residuales ajustados.

Nodrizas	% cobertura	Obs.	Esp.	d_{ij}	
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	13.53	90	38.54	8.29	*
<i>Agave</i> sp. L.	0.37	0	1.05	-1.03	ns
<i>Astrophytum ornatum</i> Britton & Rose	0.19	0	0.54	-0.74	ns
<i>Bursera</i> sp.	2.04	12	5.81	2.57	*
<i>Coryphantha</i> sp. (Engelm.) Lem.	0.21	0	0.60	-0.77	ns
<i>Croton</i> sp. L.	3.72	10	10.60	-0.18	ns
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i> (DC.) F.M.Knuth	5.38	24	15.32	2.22	*
<i>Dalea bicolor</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	1.84	5	5.24	-0.11	ns
<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link & Otto	0.15	3	0.43	3.94	*
<i>Echinocereus pentalophus</i> (DC.) Lem	0.11	0	0.31	-0.56	ns
<i>Fouquieria splendens</i> Engelm	16.32	56	46.48	1.40	ns
<i>Hechtia</i> sp. Klotzsch	0.8	8	2.28	3.79	*
<i>Jatropha</i> sp. L.	0.88	1	2.51	-0.95	ns
<i>Karwinskia humboldtiana</i> Roerner & Schultes	3.16	4	9.00	-1.67	ns
<i>Larrea tridentata</i> Moç. & Seseé ex DC	15.55	28	44.29	-2.45	*
<i>Lophophora diffusa</i> Croizat	0.46	0	1.31	-1.14	ns
<i>Mammillaria elongata</i> De Candolle	0.32	0	0.91	-0.95	ns
<i>Mimosa</i> sp. L.	12.38	14	35.26	-3.58	*
<i>Parthenium</i> sp. L.	0.17	0	0.48	-0.70	ns
Morfotipo	1.59	2	4.53	-1.19	ns
<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart.) DC	0.06	4	0.17	9.26	*
<i>Opuntia microdasys</i> Lehm.	0.01	1	0.03	5.76	*
<i>Origanum</i> sp. L.	0.39	2	1.11	0.84	ns
<i>Selaginella</i> sp. P.Beauv.	0.02	0	0.06	-0.24	ns
<i>Strombocactus disciformis</i> (DC.) Britton & Rose	0.02	0	0.06	-0.24	ns
<i>Thelocactus leucacanthus</i> (Zucc. ex Pfeiffer) Britton & Rose	1.14	2	3.25	-0.69	ns
SIN COBERTURA	18.55	17	52.83	-4.93	*

(*) Valores significativos, $P < 0.05$

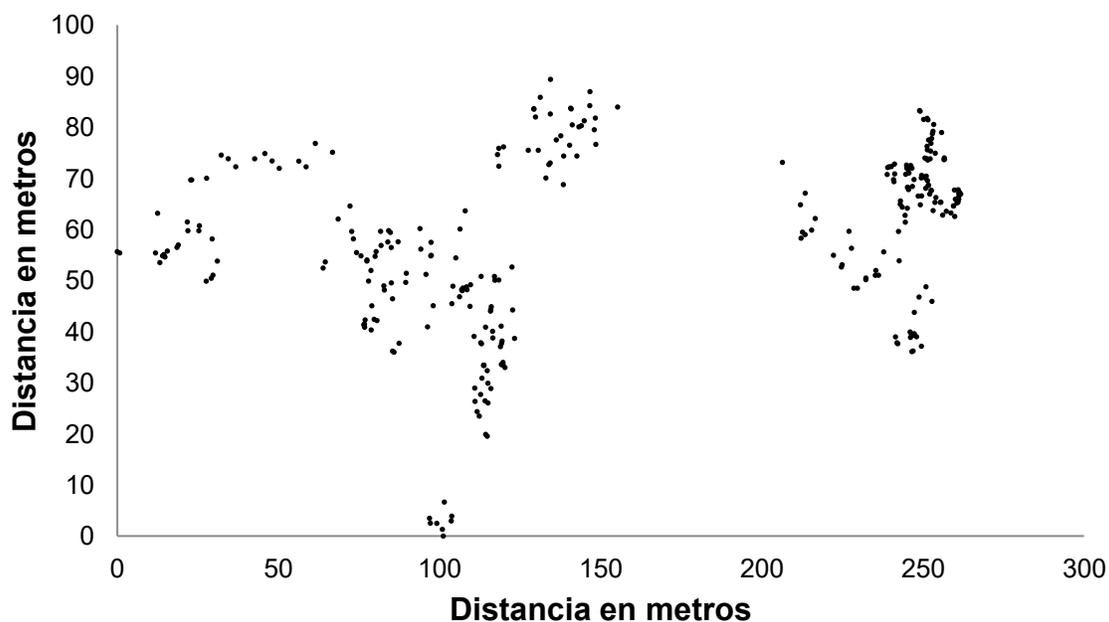


Figura 8. Mapa de la distribución espacial de *M. parkinsonii* en Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro, México. Cada punto en el mapa representa una planta censada ($n = 307$).

Tabla 2. Densidad poblacional (ind/50 m²) de *M. parkinsonii* en Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro, México $n = 307$.

Coordenadas		Número de individuos	Densidad
X	Y		
0-50	0-50	1	0.02
50-100	0-50	23	0.46
100-150	0-50	52	1.04
150-200	0-50	0	0
200-250	0-50	18	0.36
250-300	0-50	2	0.04
50-100	50-100	32	0.64
100-150	50-100	40	0.8
200-250	50-100	59	1.18
250-300	50-100	51	1.02

4.3. Banco de semillas

4.3.1. *Categorización de semillas.* Las semillas de la especie presentan un tamaño pequeño (1.0 × 0.9 mm, Tabla 3) según la categoría cualitativa de semillas de cactáceas propuesta por Barthlott y Hunt (2000); además se encuentran en la categoría 1 (>0.5 mg), de acuerdo con la categoría de peso propuesta por Rojas-Aréchiga *et al.* (2013). Se obtuvo el y error estándar número promedio de semillas producidas por fruto, el cual fue de 38.13 ± 1.49 .

Tabla 3. Medidas de tamaño y peso de 50 semillas de *M. parkinsonii* tomadas al azar de una muestra obtenida de 46 frutos y aproximadamente 30 plantas diferentes en Agua del Ángel.

	Promedio	± e.e.	Mín.	Máx.
Longitud (mm)	1.0582	0.01341	0.8	1.3
Altura (mm)	0.657	0.0093	0.5	0.8
Peso (mg)	0.0215	0.0013	0.001	0.069

4.3.2. *Germinación en laboratorio.* Las semillas presentan un fotoblastismo positivo debido a que el valor de germinación fue del 0% en condiciones de oscuridad. En presencia de luz la germinación fue del 80.64% y en la condición de ausencia-presencia de luz (*i.e.*, semillas que no germinaron en la oscuridad y posteriormente fueron expuestas a la luz) el valor fue de 70.40%. Las semillas comienzan a germinar en presencia de luz alrededor de los tres y seis días, después de la siembra en agar al 1%, teniendo la mayor proporción acumulada de germinación alrededor del día 18 (Figura 9).

La proporción acumulada de germinación varió significativamente entre los lotes que se diseñaron (Figura 10). Hubo un efecto de reducción de la proporción en la germinación en el tiempo ($n= 50$, $\chi^2= 94.1987$, $gl= 9$ y $P < 0.0001$), además el GLM indicó un efecto significativo en la proporción de germinación cuando las semillas fueron sometidas a un mes de oscuridad ($P < 0.0001$) y un efecto de la interacción de ambos factores ($P = 0.0222$).

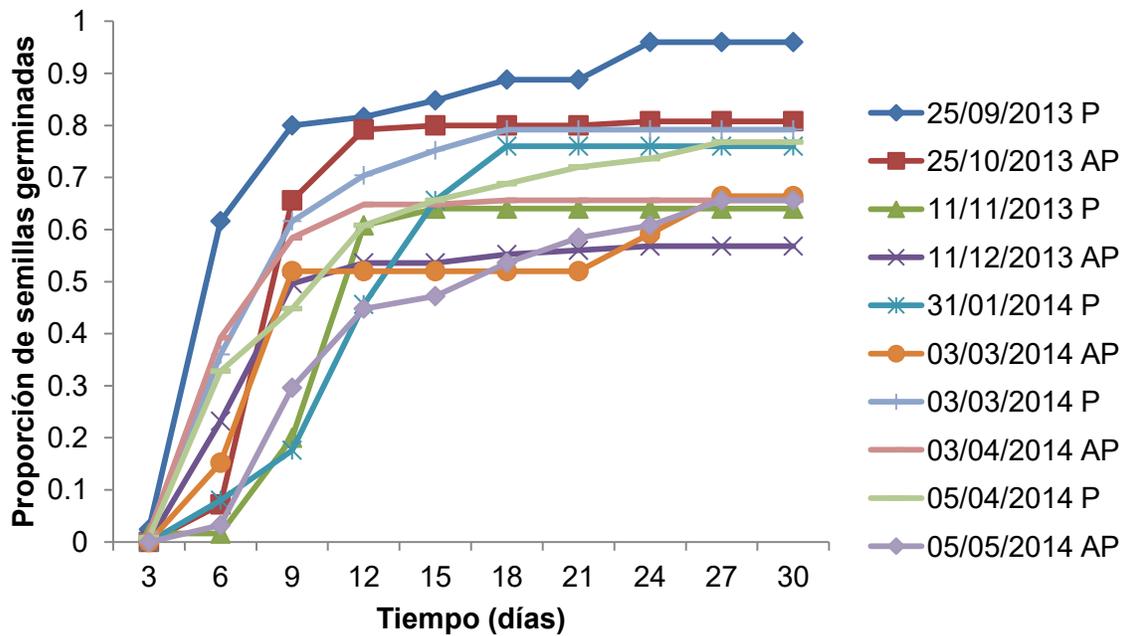


Figura 9. Proporción acumulada de la germinación de semillas de *M. parkinsonii* respecto a la edad en meses de las semillas y los tratamientos a los que fueron sometidas [presencia de luz (P) y ausencia-presencia de luz (AP)].

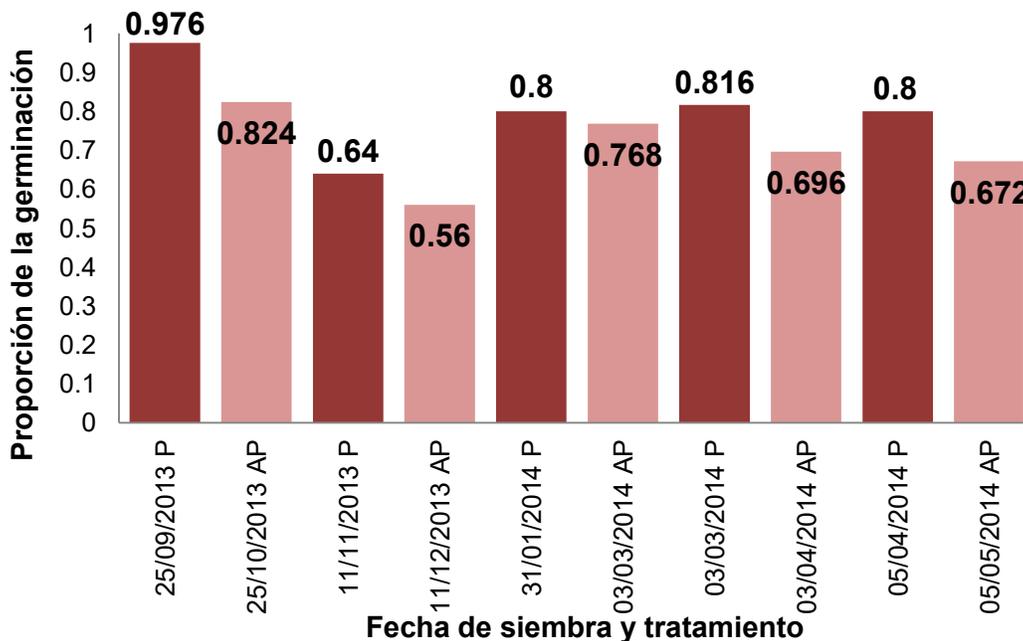


Figura 10. Proporción acumulada final de germinación respecto a la edad en meses de las semillas de *M. parkinsonii* en meses y a los tratamientos de presencia de luz (P) y ausencia-presencia de luz (AP).

4.3.3. *Germinación en campo*. En el experimento correspondiente a las semillas enterradas por ocho meses (GC1) en Agua del Ángel se obtuvieron los datos de germinación mensual, en cuyos resultados se registró 1% de germinación; dato que se utilizó para hacer modelaciones en la matriz poblacional.

Del experimento anual (GC2) se pudieron recuperar 25 semillas (de las 100 colocadas al inicio). Posteriormente, las semillas recuperadas se germinaron bajo luz artificial y en condiciones de laboratorio, en cuyo caso se observaron 11 semillas germinadas (44%). En función de la germinación de las semillas recuperadas se estimaron dos porcentajes para la permanencia de las diásporas en el banco de semillas. El primero de 11%, considerando que hubo 11 semillas vivas de las 100 colocadas en campo y el segundo de 44%, obtenido de la proporción de semillas vivas respecto al número de diásporas recuperadas (25 semillas). Dado que se desconoce el destino de las semillas no recuperadas, ambos valores se utilizaron en la matriz poblacional para estimar los valores de λ en escenarios distintos de la dinámica poblacional

4.4. Establecimiento de plántulas

Una sola plántula sobrevivió después de un año de su introducción en campo (*i.e.*, una probabilidad de 0.1 de reclutamiento experimental), de acuerdo con los registros mensuales llevados a cabo desde septiembre de 2014 a diciembre de 2015 (Figura 11). La mayoría de las plántulas murieron durante el primer mes (84%) y durante el invierno 3 de las 4 plántulas que estaban establecidas murieron (Figura 11), quedando una sola plántula sobreviviente. En cuanto a los datos del reclutamiento natural se obtuvo un 0.03% de nuevos individuos en la localidad al término del segundo censo.

4.5. Análisis demográfico

4.5.1. *Estructura de la población*. Se obtuvieron 7 clases de tamaño a partir del diámetro, P= plántulas, J= juveniles; A1= adultos 1; A2= adultos 2; A3= adultos 3; A4= adultos 4 y A5= adultos 5 (Figura 12).

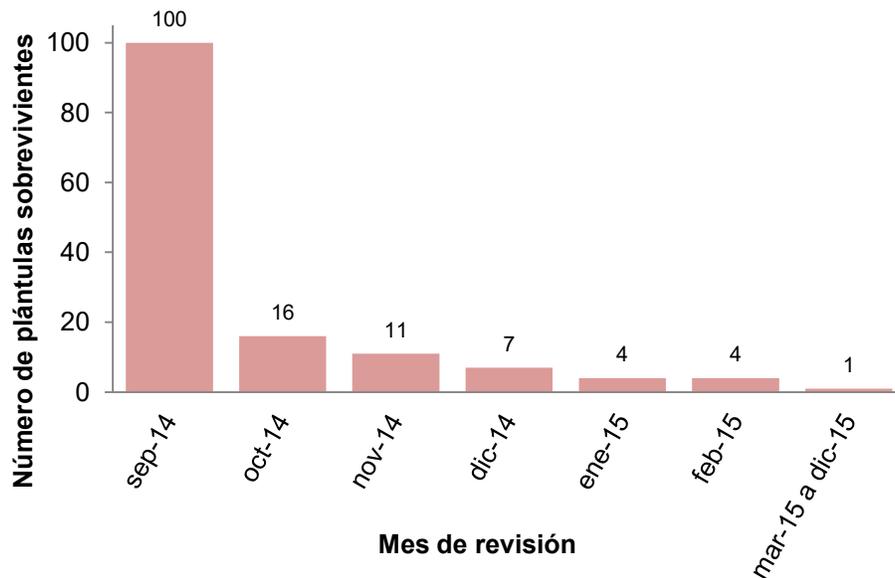


Figura 11. Supervivencia (15 meses) de las plántulas de *M. parkinsonii* con un mes de edad e introducidas en Agua del Ángel.

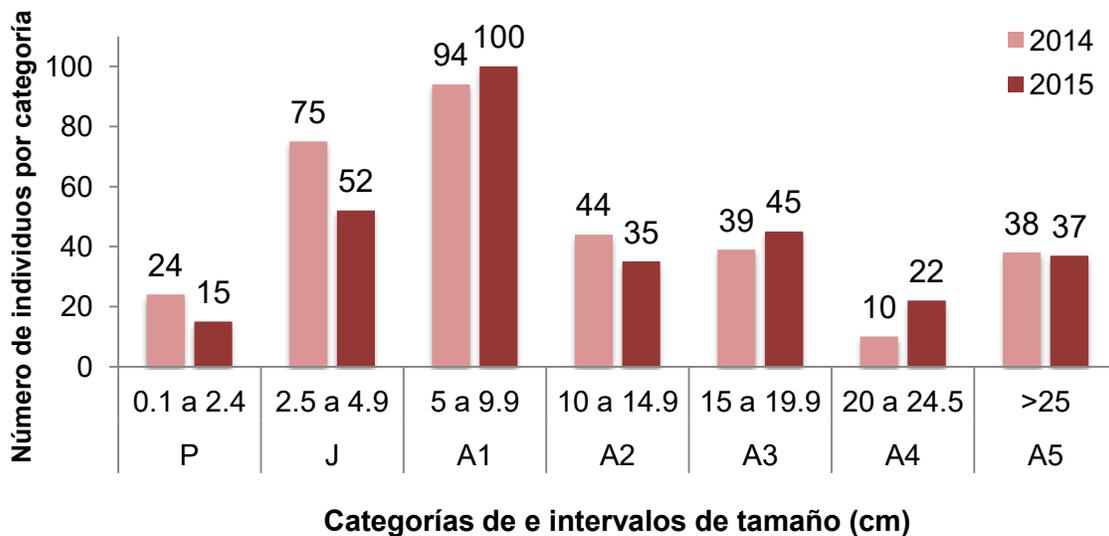


Figura 12. Estructura poblacional de *M. parkinsonii* (por categorías de tamaños), entre 2014-2015. En el eje de las ordenadas se indica el intervalo de tamaño (cm) del diámetro de cada categoría (P= plántulas, J= juveniles; A1= adultos 1; A2= adultos 2; A3= adultos 3; A4= adultos 4 y A5= adultos 5).

En ambos años, las categorías mejor representadas fueron adultos 1 (29.01 y 32.68%, de la población respectivamente) y juveniles (23.15 y 17%, respectivamente). Las plantas de *M. parkinsonii* comienzan a reproducirse a los 5 cm, el porcentaje de individuos reproductivos en las categorías de Adultos 1 a 5, en 2014 fue de 8.95% y para el 2015 de 10.46% (Figuras 12 y 13). Hay una disminución del número de individuos a partir de A2 y nuevamente en A4 (Figura 12). En el tiempo t_{+1} (2015) se registraron 33 individuos muertos y 15 reclutas, de los cuales ocho entraron en la primera categoría de tamaño (plántulas) y siete en la categoría 2 (juveniles).

4.5.2. *Análisis matricial.* La matriz de frecuencias (Tabla 3) se obtuvo de los valores de las transiciones, se puede observar que el mayor número de individuos permanece en la diagonal principal (50.3%), seguido de los individuos que transitan a la siguiente categoría de tamaño (36.66%), principalmente las plántulas que crecen a juveniles y los juveniles que pasan a la categoría de adultos 1. El porcentaje de las plantas que mueren corresponde al 10% de población y hay un mayor número de decesos en la categoría de adultos 1, seguida de la de juveniles. Finalmente, las retrogresiones tienen el menor número de individuos. A partir de esta matriz de frecuencias se obtuvo la matriz de proporciones (Tabla 4), en la cual se observan las mismas características descritas para la matriz de frecuencias.

Para la generación de la matriz de transiciones **A** (Tabla 5), se utilizaron de manera íntegra los valores de la matriz de proporciones, para completarla se incluyó la categoría correspondiente a las semillas, así como la fila de la fecundidad. Los valores de fecundidad (F100) estimados por categoría (*i.e.* número de flores = número de frutos) fueron en general muy bajos para todas las clases. La probabilidad de permanencia de semillas (44%, B44) se obtuvo de los valores del experimento GC2. Mientras que los valores del reclutamiento (1%, RE) que se utilizaron se derivaron del porcentaje obtenido en el reclutamiento experimental.

A partir de esta matriz de transiciones se obtuvo una $\lambda = 1.0913 \pm 0.089$. Es decir, que la población se encuentra estable con una tendencia al crecimiento. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (\mathbf{w}) a partir de la cual se esperarían valores altos en las categorías de semillas, juveniles y plántulas. El valor reproductivo (\mathbf{v}), aumentó conforme la categoría de tamaño, es decir que conforme se aumenta de tamaño mayor es la contribución reproductiva de la categoría (Tabla 5). Con los valores de la matriz \mathbf{A} se construyó el ciclo de vida diagramático de *M. parkinsonii* (Figura 13).

El análisis de sensibilidad tuvo el valor más alto en la transición de semillas a plántulas, seguido de los valores de los saltos de adultos 1 a adultos 3 y de juvenil a adulto3 (Tabla 6). En el análisis de elasticidad los valores más altos correspondieron a la permanencia de los adultos en las categorías A1 y A5, seguido de la transición de semillas a plántulas y de plántulas a juveniles, este modelo indicó que la permanencia (S) es el proceso demográfico al que λ es más sensible seguido del crecimiento (Tabla 7).

Tabla 3. Matriz de frecuencias de los individuos de *M. parkinsonii*. Datos correspondientes a 2014-2015, se excluyó la categoría de semillas. Los valores en negritas denotan la permanencia (P) y los señalados en cursiva representan la mortalidad (M_i). P= plántulas, J= juveniles; A1= adultos 1; A2= adultos 2; A3= adultos 3; A4= adultos 4, A5= adultos 5 y n_i = número de individuos en la clase i .

		Categoría (n_t)						
		P	J	A1	A2	A3	A4	A5
Categoría (n_{t+1})	P	15	1	0	0	0	0	0
	J	20	31	1	0	0	0	0
	A1	2	35	61	2	1	0	0
	A2	0	1	17	17	0	0	0
	A3	0	1	7	17	17	0	2
	A4	0	0	0	1	14	5	2
	A5	0	0	0	1	1	4	30
M_i		1	7	8	6	6	1	4
n_i		38	76	94	44	39	10	38

Tabla 4. Matriz de proporciones (probabilidades de movimiento de un estado i en el tiempo t a un estado o talla j en t_{+1}) de la población de *Mammillaria parkinsonii* (datos de 2014-2015). Los valores de permanencia en la misma categoría están remarcados en negritas y en cursiva los valores de mortalidad. No se incluye la categoría de semillas en esta matriz. Los valores de mortalidad (Mi) se representan en la última fila, estos valores no se incluyen en la matriz **A**.

		Categoría (n_t)						
		P	J	A1	A2	A3	A4	A5
Categoría (n_{t+1})	P	0.395	0.013	0	0	0	0	0
	J	0.526	0.408	0.011	0	0	0	0
	A1	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0	0
	A2	0	0.013	0.181	0.386	0	0	0
	A3	0	0.013	0.075	0.386	0.436	0	0.053
	A4	0	0	0	0.023	0.359	0.5	0.053
	A5	0	0	0	0.023	0.026	0.4	0.79
	Mi	0.026	0.092	0.085	0.136	0.154	0.1	0.105
n_i	38	76	94	44	39	10	38	

Tabla 5. Matriz de transiciones **A**, estructura estable (**w**) expresada en proporción de individuos de la población, valor reproductivo (**v**) en número de hijos (semillas) de *Mammillaria parkinsonii* en el período 2014-2015.

		Categoría (n_t)								W	v
		S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		
Categoría (n_{t+1})	S	0.117			0.002	0.000	0.001	0.000	0.001	25.43	1
	P	7.601	0.111	0.087						19.97	65.14
	J		0.129	0.102	0.127					24.97	76.13
	A1		0.172	0.135	0.168	0.046	0.054			6.78	100.87
	A2			0.199	0.249	0.068	0.079			7.96	149.26
	A3			0.280	0.350	0.095	0.111		0.126	5.89	209.56
	A4					0.130	0.153	0.113	0.173	8.99	287.85
	A5					0.158	0.186	0.138	0.210	100	349.3
Mi		0.026	0.092	0.085	0.136	0.154	0.1	0.105			
n_i	4652	38	76	94	44	39	10	38			

Tabla 6. Matriz de sensibilidad para *M. parkinsonii*, se excluyeron los valores correspondiente a transiciones o regresiones no registradas en el ciclo de vida de la especie en el periodo de 2014 a 2015 se resaltan en negritas los valores más altos obtenidos en el análisis.

		Categoría (n_t)							
		S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
Categoría (n_{t+1})	S	0.117			0.002	0.000	0.001	0.000	0.001
	P	7.601	0.111	0.087					
	J		0.129	0.102	0.127				
	A1		0.172	0.135	0.168	0.046	0.054		
	A2			0.199	0.249	0.068	0.079		
	A3			0.280	0.350	0.095	0.111		0.126
	A4					0.130	0.153	0.113	0.173
	A5					0.158	0.186	0.138	0.210

Tabla 7. Matriz de elasticidades para *Mammillaria parkinsonii*, se resaltan los valores más altos obtenidos. En el lado izquierdo se encuentra la sumatoria de cada proceso demográfico (F= fecundidad, C= crecimiento, P= permanencia y R= retrogresión).

		Categoría (n_t)								
		S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	Σ
Categoría (n_{t+1})	S	0.047			0.002	0.002	0.011	0.011	0.044	
	P	0.070	0.040	0.001						F 0.070
	J		0.062	0.038	0.001					
	A1		0.008	0.057	0.100	0.002	0.001			C 0.413
	A2			0.002	0.041	0.024	0.000			
	A3			0.003	0.024	0.034	0.045		0.006	S 0.498
	A4					0.003	0.050	0.052	0.008	
	A5					0.003	0.004	0.050	0.152	R 0.020

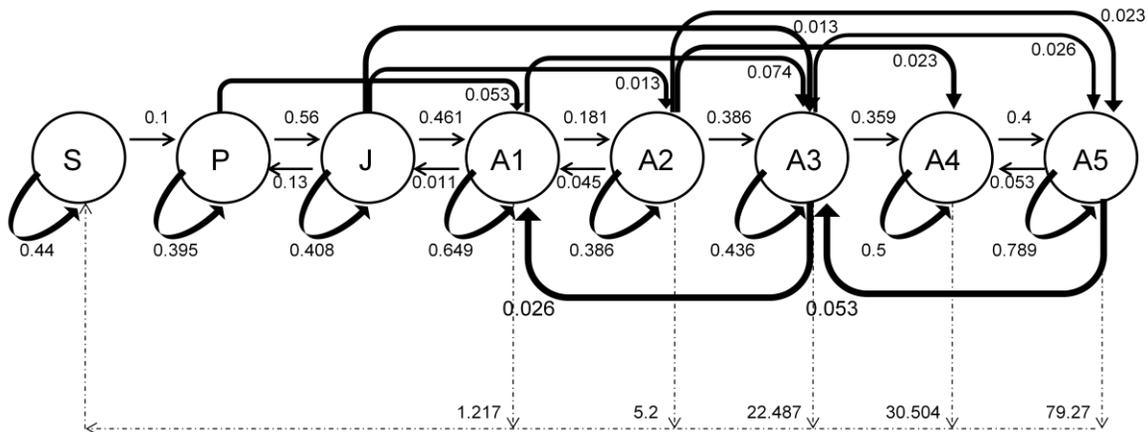


Figura 13. Ciclo de vida diagramático de *M. parkinsonii* considerando la simulación con $\lambda = 1.0913 \pm 0.089$ en el período 2014-2015, en Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro. Los nodos representan las categorías de semilla y los estados definidos por el tamaño de los individuos (cm).

4.5.3. *Modificaciones en la matriz de transiciones A en escenarios distintos de la dinámica poblacional.* Se realizaron varias modificaciones a la matriz de transiciones **A** con la finalidad de realizar las diferentes simulaciones retroalimentadas con los valores obtenidos experimentalmente.

Se estimaron tres valores de fecundidad, la primera se obtuvo de considerar que el número de flores fue igual al número de frutos (esto debido a que se desconoce la proporción de flores que forman frutos en la población), este valor fue considerado como la fecundidad inicial, en donde se supone que todas las semillas producidas germinan y se denominó como «fecundidad del 100%» (F100) a partir de este valor de fecundidad se realizaron dos devaluaciones, una al 80.64% (F80) y otra al 70.4% (F70), dichas devaluaciones se generaron a partir de que observó en los experimentos de germinación en laboratorio que no todas las diásporas germinaban y esto podría afectar a la fecundidad de la población. Los valores estimados para la permanencia de las semillas en el banco fueron del 44% (B44), 11% (B11) y 0% (SB, resultado de los experimentos de enterramiento de semillas en campo). El estimado de reclutamiento se obtuvo con los experimentos de germinación en campo (RE= reclutamiento experimental) y los valores del

reclutamiento natural (RC= reclutamiento de campo). Por lo cual, se generaron 18 combinatorias posibles que se modelaron en la matriz de transición poblacional **A**.

Los valores de λ con el resto de las simulaciones variaron desde 0.9692 ± 0.101 hasta 1.0913 ± 0.089 , los valores que rebasaron la unidad corresponden a las simulaciones con el reclutamiento experimental ($a_{12}=0.01$) y las simulaciones con banco de semillas del 44% ($a_{11}=0.44$) con fecundidad devaluada al 80.64% y del 100% (Tabla 8).

En las simulaciones se modificaron simultáneamente las entradas de reclutamiento (a_{12} y a_{13}), banco de semillas (a_{11}) y la fila correspondiente a la fecundidad (F_{ij}). Los valores de λ obtenidos fluctuaron entre 0.9692 ± 0.01 y 1.0913 ± 0.089 . En todas las simulaciones con reclutamiento experimental (1%) se obtuvieron λ por arriba de la unidad y en dos simulaciones con B44, lo cual indica que el reclutamiento y banco de semillas altos influyen de manera positiva en la tasa de crecimiento.

Cabe destacar que en todas las simulaciones la tendencia del valor reproductivo (ν) fue aumentar conforme aumentaba la categoría de tamaño (Figura 14) y que la permanencia (S) fue el proceso demográfico con mayor impacto en λ según las matrices de elasticidad, con valores altos siempre en las categorías de permanencia de los A5 y A1 (ver apéndice 2).

La estructura estable (w) mostró dos patrones, el primero fue con valores altos en las categorías de plántulas y A1, cuando se modeló el reclutamiento experimental ($a_{12}= 0.01$); y con valores altos en A1 y A5 con reclutamiento de campo ($a_{12}= 0.0017$ y $a_{13}= 0.0015$; Figura 15). De igual manera la sensibilidad cambió en dos patrones, ya que con el RC presentó valores altos en las transiciones de semilla a plántula, en el salto de semillas a juveniles y permanencia de A5; mientras que con el RE se obtuvieron valores altos en la transición de semilla a plántula seguido del salto de A1 a A3 (ver apéndice 2).

Tabla 8. Esto debe estar como parte del texto: Valores que fueron modificados en matriz **A** (Tabla 5) para realizar las diferentes simulaciones para la población de *M. parkinsonii* en el periodo de 2014 a 2015, así como las tasas de crecimiento poblacional (λ). En nueve simulaciones se modificaron simultáneamente las entradas de reclutamiento, mientras que en la otra mitad únicamente se modificó la entrada de la matriz A que se indica en la fila para las diferentes medidas de fecundidad (F100, F80 y F70). Se resaltan en negritas los valores de λ mayores a la unidad. (B= banco de semillas, R= reclutamiento y \pm IC= intervalo de confianza de λ).

Fecundidad al 70.4% (F70)	B (a_{11})	0	0	11	11	44	44
	R (a_{12} y a_{13})	0.0017 y 0.0015	0.01	0.0017 y 0.0015	0.01	0.0017 y 0.0015	0.01
	λ	0.9692	1.0297	0.9746	1.0369	0.9981	1.0658
	\pm IC	0.101	0.093	0.099	0.092	0.094	0.089
Fecundidad al 80.64% (F80)	B (a_{11})	0	0	11	11	44	44
	R (a_{12} y a_{13})	0.0017 y 0.0015	0.01	0.0017 y 0.0015	0.01	0.0017 y 0.0015	0.01
	λ	0.975	1.038	0.9811	1.0458	1.0055	1.0754
	\pm IC	0.1	0.092	0.099	0.092	0.094	0.089
Fecundidad al 100% F(100)	B (a_{11})	0	0	11	11	44	44
	R (a_{12} y a_{13})	0.0017 y 0.0015	0.01	0.0017 y 0.0015	0.01	0.0017 y 0.0015	0.01
	λ	0.9859	1.0531	0.9920	1.0606	1.0178	1.0913
	\pm IC	0.099	0.093	0.098	0.092	0.094	0.089

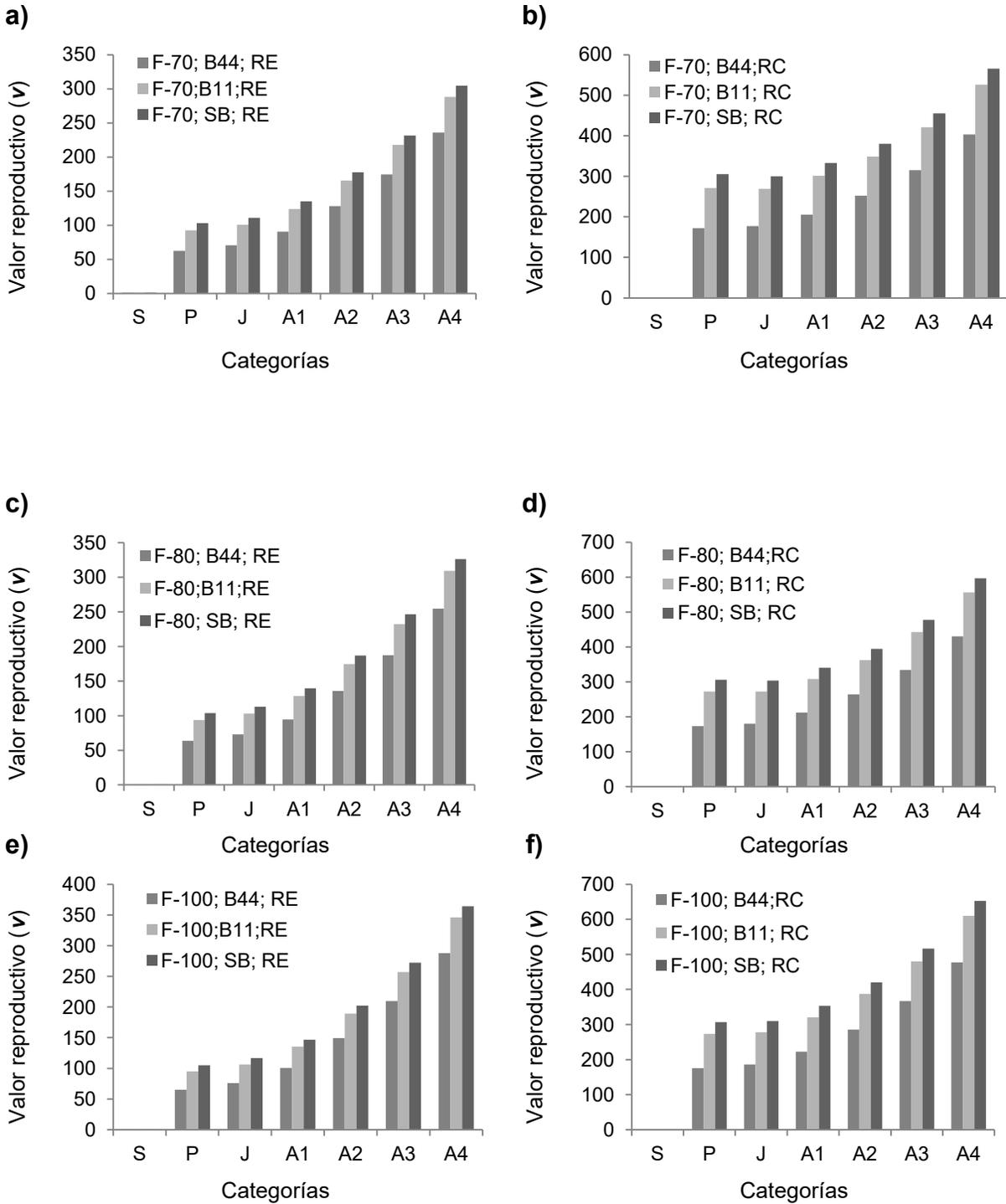


Figura 14. Valor reproductivo (v) de *M. parkinsonii* obtenidas de diferentes simulaciones poblacionales. (Con F70=fecundidad devaluada al 70.4%, F80= Con fecundidad devaluada al 80.64%. F100= Con fecundidad sin devaluaciones, SB= sin banco, B11= banco del 11%, B44= banco del 44%, RC= reclutamiento de campo y RE= reclutamiento experimental).

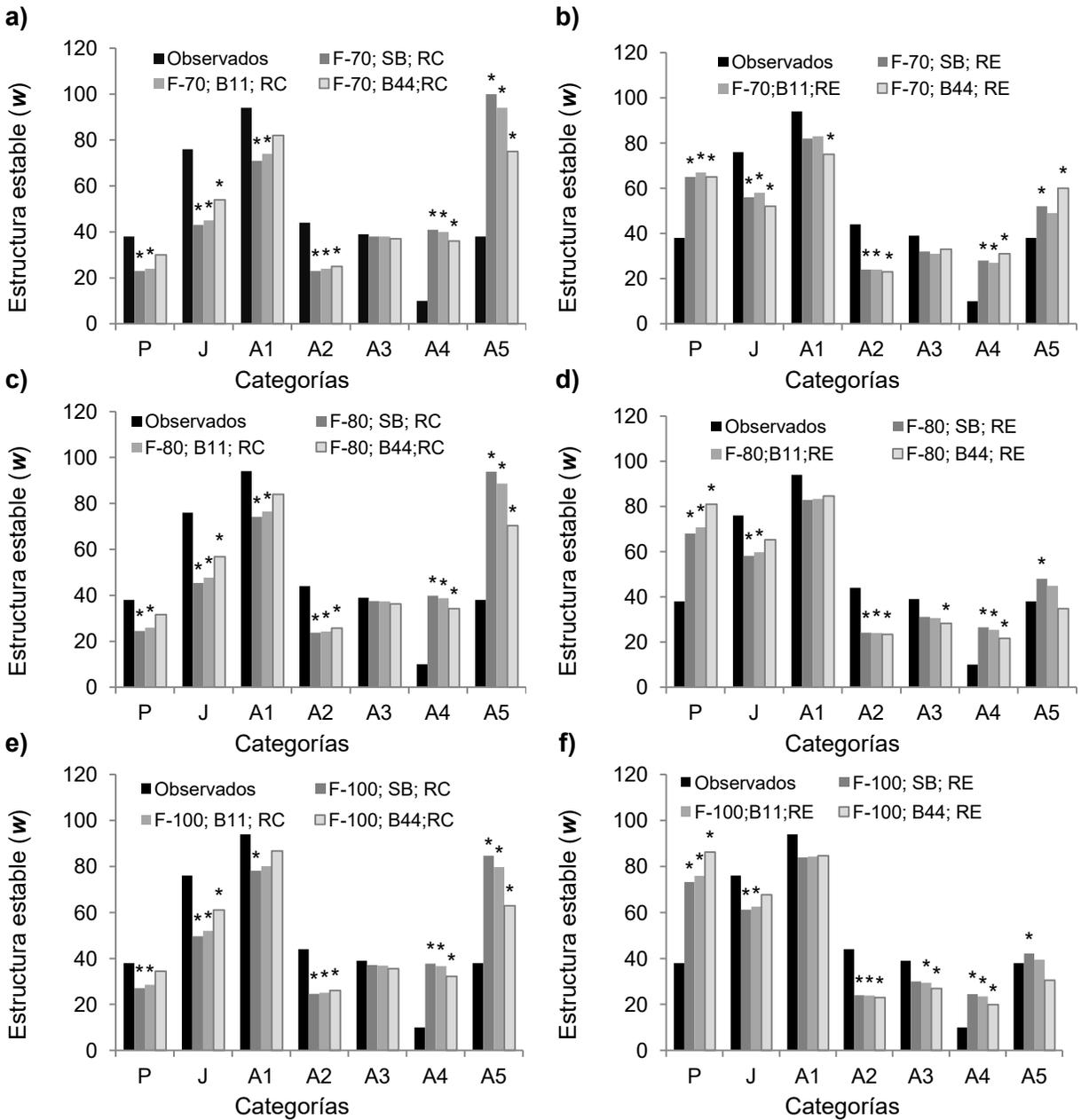


Figura 15. Estructura estable (w) de las matrices **A** obtenidas en las simulaciones matriciales. (F70= fecundidad devaluada al 70.4%, F80= fecundidad del 80.64% y F100= fecundidad al 100%, SB= sin banco, B11= banco del 11%, B44= banco del 44%, RC= reclutamiento de campo, RE= reclutamiento experimental y (*) valores significativos $p < 0.05$) (Ver Tablas 5 y 8).

V. DISCUSIÓN

5.1. Asociación nodriza-protégido

Mammillaria parkinsonii mostró un patrón de distribución agregado, su establecimiento se da preferencialmente bajo el dosel de plantas nodrizas como sucede en otras especies del mismo género, como es el caso de *M. microcarpa*, *M. thornberi*, *M. oteroi* y *M. mathildae* (McAuliffe, 1984b; Suzán *et al.*, 1996; Martínez *et al.*, 2001; Hernández-Oria *et al.*, 2003) y diferentes cactáceas (Apéndice 1). Esto indica que debajo de la cobertura de *Acacia farnesiana*, *Bursera* sp., *Cylindropuntia leptocaulis* y *Hechtia* sp. existen las condiciones favorables para el establecimiento de esta especie. Los resultados estadísticos mostraron una relación significativa con *Echinocactus platyacanthus*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Opuntia microdasys*, sin embargo, dado que el número de individuos encontrados en el sitio es muy bajo para estas especies, es muy probable que esta relación tenga un problema por el tamaño de muestra tan reducido.

Varios autores han registrado que el reclutamiento de un gran número de especies ocurre bajo el dosel de plantas perennes, pues existen condiciones microambientales que favorecen el reclutamiento y crecimiento (Nobel, 1989; Valiente-Baunet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.*, 1998, Mandujano *et al.*, 2002), tal como sucede con *M. microcarpa* (McAuliffe, 1984b), *M. thornberi* (Suzán *et al.*, 1996), *M. oteroi* (Martínez *et al.*, 2001) y *M. mathildae* (Hernández-Oria *et al.*, 2003).

Debajo del dosel de ciertas especies se genera un microclima favorable (Valiente-Baunet y Ezcurra, 1991; Suzán *et al.*, 1994) principalmente porque: 1) hay protección contra la radiación solar excesiva (Del Castillo, 1986; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Baunet y Ezcurra, 1991; Mandujano, 1998); 2) incrementa la humedad (Martínez, 2003) y 3) hay altas concentraciones de los nutrientes edáficos (Martínez *et al.*, 2001); estas condiciones generan, para ciertas especies, una menor tasa de mortalidad en las plántulas con respecto a las que crecen en espacios descubiertos (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Sin embargo, no todas las

plantas de la comunidad vegetal generan las mismas condiciones microclimáticas bajos sus copas, lo cual está relacionado con su forma de vida, arquitectura, tamaño y fenología foliar (Mandujano *et al.*, 2002), esto ha llevado a sugerir que esta asociación nodriza-protégido ha alcanzado un cierto grado de especificidad generado por estas condiciones, determinando diferencias en la calidad de las nodrizas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003) con esto se puede explicar porque *M. parkinsonii* prefiere no establecerse bajo *Larrea tridentata* y *Mimosa* sp., especies con las que comparte hábitat

Se reconoció que el 18.55% de los ejemplares de *M. parkinsonii* se establecieron en sitios abiertos, algunas de las cuales se establecieron asociadas a grietas o rocas; un comportamiento que se ha reportado para otras especies de *Mammillaria* como *M. gaumeri*, *M. pectinifera*, *M. kraehenbuehlii*, *M. supertexta*, *M. eriacantha* y *M. crinita* (Leirana-Alcazar y Parra-Tabla, 1998; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000; Flores-Martínez *et al.*, 2002; Avendaño, 2007; Ramos, 2007; Larios-Ulloa *et al.*, 2015) y cactus globosos en general, este hecho sugiere la asociación frecuente de algunas mamilarias con nodrizas abióticas y posiblemente asociado a su baja relación superficie/volumen producto de su forma de vida, ya que, no pueden crecer y sortear la sombra que genera la nodriza (Nobel *et al.*, 1992).

Estos resultados indican que una de las acciones de conservación debe ir dirigida al cuidado del sitio, ya que *M. parkinsonii* presenta una fuerte interacción con la comunidad vegetal, y como se ha registrado en otros trabajos, la fragmentación del hábitat genera espacios abiertos, con ausencia de plantas nodrizas, provocando una disminución en el reclutamiento, aislamiento geográfico y genético, cuellos de botella genéticos, pérdida de viabilidad genética, depresión por endogamia y por consecuencia un decrecimiento en el tamaño de las poblaciones (Harrison, 1991; Hanski, 1998).

5.2. Patrón de distribución espacial y densidad poblacional

La población presentó un patrón de distribución agregado, lo cual puede deberse a los núcleos de vegetación característicos de las zonas áridas y semiáridas

(Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000) y por ende, del efecto nodriza que producen las especies que habitan en el sitio (Leirana-Alcocer y Parra-Tabla, 1999) o bien por los requerimientos fisiológicos particulares de esta especie (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

El patrón de distribución agregado es el más común en la naturaleza (Ramírez, 1999) y el que presenta con mayor frecuencia en las cactáceas como *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Arroyo, 2014), *A. scaphirostris* (Mandujano *et al.*, 2007), *A. trigonus* (Martínez-Ávalos *et al.*, 1993), *Astrophytum myriostigma* (López-Flores, 2012), *A. ornatum* (Zepeda-Martínez, 2010), *Lophophora williamsii* (García, 2004), *Echinocereus schmollii* (Hernández-Oria *et al.*, 2006), *Mammillaria crinita* (Larios-Ulloa *et al.*, 2015), *M. dixanthocentron* (Ramos, 2007), *M. kraehenbuehlii* (Flores-Martínez *et al.*, 2002), *M. mathildae* (Hernández-Oria *et al.*, 2003), *M. oteroi* (Martínez *et al.*, 2001), *M. supertexta* (Avendaño, 2007), *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Nova, 2010), *Neolloydia pseudopectinata* (Martínez-Ávalos *et al.*, 1994), *Turbincarpus horripilus* (Matias, 2007) y *T. pseudomacrochele* (Jiménez-Sierra *et al.*, 2008). Sin embargo, hay poblaciones de cactáceas que pueden presentar patrones de distribución uniformes como *Echinocereus schmollii* y *Mammillaria eriacantha* (Hernández-Oria *et al.*, 2006; Valencia-Díaz *et al.*, 2012), y poblaciones con distribución aleatoria como *Echinomastus unguispinus* (Ruíz, 2011), *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Nova, 2010) y *Tubincarpus pseudomacrochele* (Jiménez-Sierra *et al.*, 2008), lo cual puede estar relacionado con el tipo de vegetación en el que habitan (Valencia-Díaz *et al.*, 2012) o de las dimensiones del área tomada en el muestreo (Ramírez, 1999).

La agregación de las especies involucra que éstas se agrupen en ciertas áreas, dejando espacios desocupados (Harper, 1977), en las cactáceas este tipo de patrón puede ser resultado de que éstas tuvieron en el pasado una mayor distribución espacial o debido a las características ambientales específicas (Valverde *et al.*, 2004), ya que existe una gran diferenciación en la distribución de recursos donde habitan estas especies (Valiente-Baunet y Ezcurra, 1991; Larrea-Alcázar y Soriano, 2008; Zenteno-Ruiz *et al.*, 2009; Linzaga-Román *et al.*, 2011), tomado el último punto se considera también la existencia de una fuerte

interacción entre los individuos de una especie con sus nodrizas, debajo de las cuales presenta una mayor probabilidad de establecimiento.

La densidad poblacional de *M. parkinsonii* en el sitio fue de 0.012 ind/m², similar a las reportadas en poblaciones de *M. crinita* (0.016; Larios-Ulloa *et al.*, 2015) y *M. mathildae* (0.0161; Hernández-Oria *et al.*, 2003), así como otras cactáceas globosas como *Echinocereus enneacanthus* (0.0116 a 0.0128 ind/m²; Aranda, 2015), *Echinocereus schmollii* (0.017; Hernández-Oria *et al.*, 2006) y *Stenocactus anfractuosus* (0.0125; Fuentes, 2012). Sin embargo, dicho valor se encuentra por debajo de las densidades reportadas para las poblaciones de especies del mismo género como: *M. oteroi* (0.053; Martínez *et al.*, 2001), *M. zephyranthoides* (0.98 y 1.3; Navarro y Juárez, 2006), *M. supertexta* (0.643; Avendaño, 2007), *M. hamata* (0.028 Navarro *et al.*, 2007), *M. gaumeri* (0.03 a 0.31; Ferrer *et al.*, 2011) y *M. ericantha* (0.44 a 0.68; Valencia-Díaz *et al.*, 2012) y de otras especies de cactáceas (ver apéndice 1).

De las especies de mamilarias mencionadas, se reporta para *M. mathildae* y *M. oteroi* la presencia de la asociación con nodrizas-protégido bióticas (bajo *Bursera fagaroides* y *Myrtillocactus geometrizans*, y *Quercus castanea*, respectivamente); para *M. crinita* y *M. supertexta* se reporta asociación con rocas (Hernández-Oria *et al.*, 2003; Martínez *et al.*, 2001; Larios-Ulloa *et al.*, 2015; Avendaño, 2007); mientras que para el resto no existen datos (ver Apéndice 1) , por lo que no se es posible establecer que el nodricismo influya en los valores de densidad de las mamilarias; sin embargo, es importante destacar que cada una de las especies estudiadas se distribuyen en zonas distintas y que puede haber otras influencias ambientales que se asocien con los valores de densidad. En este sentido, la baja densidad presentada en esta población puede estar relacionada a otros factores como los requerimientos fisiológicos de la especie, a la polinización endogámica, baja dispersión de semillas producto de su patrón de distribución espacial y/o a los disturbios en el sitio (Olmsted y Álvarez-Buylla, 1995). Al respecto, es importante considerar que un hábitat restringido y una baja densidad hacen más propensa a la población a desaparecer, generando un problema para su preservación *in situ* (Primm *et al.*, 1988; Esparza-Olguín y Valverde, 2003).

5.3. Germinación y banco de semillas de *Mammillaria parkinsonii*

Las semillas de *M. parkinsonii* son «pequeñas» (1.0 × 0.9 mm) según la categoría cualitativa de Barthlott y Hunt (2000), esta característica la comparte con *M. grahamii* (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2012). Asimismo, las diásporas presentaron fotoblastismo positivo ya que ninguna germinó en condiciones de oscuridad, rasgo presente en diecisiete especies más del mismo género (Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2012). Rojas-Aréchiga *et al.* (2013), lo cual concuerda con que las semillas de la tribu Cactaeae tienen fotoblastismo positivo, y algunos autores sugieren que esta característica se fijó tempranamente en la diversificación de la familia Cactaceae puesto que la respuesta a la luz está asociada a ancestros comunes (Fenner y Thompson, 2005). Sin embargo, Flores y colaboradores (2011), encontraron que la respuesta a luz también está asociada a la altura de la planta y peso de la semilla, por lo que las semillas de cactus de menor tamaño son pequeñas y poseen un requisito de luz más fuerte para comenzar la germinación; puesto que las semillas fotoblásticas positivas generalmente presenta latencia (Thompson y Grime, 1979; Grime *et al.*, 1981; Rees, 1993; Pons, 2000), esta característica es muy relevante en la formación de bancos de semillas. La respuesta de las semillas a la luz es importante porque condiciona la ocurrencia de la germinación en sitios y períodos desfavorables para el establecimiento de plántulas (Flores *et al.*, 2011), esta respuesta también es relevante para los cactus que crecen bajo el dosel de la nodrizas, como es el caso de *M. parkinsonii*, ya que la respuesta germinativa de las diásporas podría estar asociada a la cantidad de luz que dejan pasar los doseles de sus plantas nodrizas (Flores y Jurado, 2003; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

La germinación en condiciones de laboratorio comenzó alrededor del tercer día, teniendo un pico máximo de germinación acumulada aproximadamente el día 18, presentado un promedio de germinación de 80.64% y 70.4% para los tratamientos P y AP, respectivamente. Este comportamiento fue similar al reportado para *M. mystax* en condiciones controladas, donde se ha registrado que comienza la germinación en la primera semana y llega a proporciones mayores del 80% (Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004; Rojas-Aréchiga, 2008; Navarro *et al.*, 2010).

Se registró un 97.6% de germinación durante primer mes en el tratamiento P (incubación con luz), el cual se redujo al 80% cuando las semillas tenían 10 meses de edad, la tendencia a la disminución fue similar en el tratamiento AP (ausencia-presencia de luz) que pasó de 82.4% a 67.2%. Los resultados significativamente distintos de las semillas incubadas en el tratamiento AP respecto al tratamiento P, demuestran que éstas pueden desarrollar una latencia secundaria (Baskin y Baskin, 2014), es decir, que al ser sometidas a condiciones de humedad pero en ausencia de luz, se inducen mecanismos de latencia.

En otras especies como *M. hamata* y *M. pectinifera* se obtuvieron porcentajes de germinación por encima del 10% en su hábitat natural, cuando se realizaron experimentos con exclusión de herbívoros (Castillo 2004; Deméneghi, 2009); con *M. mystax* se obtuvo sólo un 2.25% de germinación en condiciones de campo, siendo un porcentaje menor posiblemente como respuesta al efecto del ambiente (Saldívar y Navarro, 2012); mientras que con *M. parkinsonii*, se obtuvo en el experimento GC1 un 1% de germinación, lo cual pudo deberse a que no se presentaron las condiciones ideales para la germinación o posiblemente a que no se consideró hacer una exclusión de herbívoros.

Por otro lado, las semillas que se dejaron enterradas en campo por un año (experimento GC2), tuvieron una germinación del 44% después de ser recuperadas, estos resultados indican que las semillas de la especie pueden retrasar su germinación y mantenerse viables por al menos un año de edad. Lo que sugiere la formación de un banco de semillas de suelo de corta duración >1 año. Los porcentajes altos de germinación en la cámara ambiental son similares a los reportados para *M. kraehenbuehlii* (Flores-Martínez *et al.*, 2002; Méndez *et al.*, 2004) y *M. dioxanthocentron* (Ramos, 2007), y difieren por mucho con el valor de germinación obtenido en campo. Frecuentemente se reporta menor germinación en condiciones naturales (Ramos, 2007). Esto se debe, por un lado, a que durante esta etapa del ciclo de vida los factores ambientales que determinan el desarrollo de la germinación de las semillas del género *Mammillaria*, en condiciones naturales, está regulado por la humedad y la luz. Las semillas en campo tienen menor humedad y, por otro lado, a que en condiciones de campo y en la forma en la que se colocaron las semillas bajo nodrizas, aunque presenten las condiciones

artificiales que provee el agar no son equiparables (Steenbergh y Lowe, 1969; Valiente-Baunet y Ezcurra, 1991; Flores 1995; Ramos, 2007).

Por otra parte, la especie de estudio no se encuentra en la lista publicada por Rodríguez y Franco (2001) sobre las mamilarias que mantienen retenidos sus frutos en el interior de sus tallos debido a su desarrollo, por lo que tiene la posibilidad de liberar de manera parcial o total sus semillas (Peters *et al.*, 2011) y con esto formar un banco de semillas en el suelo (BSS). En este sentido, se encontró que las semillas de *M. parkinsonii* presentan características asociadas a la formación de un BSS (Thompson 1987; Rojas-Aréchiga y Batis, 2000), ya que presentaron un tamaño pequeño, fotoblastismo positivo y una longevidad ecológica a corto plazo. Dados estos resultados, se demuestra que las semillas de *M. parkinsonii* pueden formar un banco de suelo transitorio (<1 año) (Thompson 1987; Thompson, 1993 Rojas-Aréchiga y Batis, 2000).). No obstante, y dado que las semillas desenterradas germinaron después de un año, no se descarta la posibilidad de que pueda formar un banco persistente a corto plazo como *M. huitzilopochtli*, *M. oteroi* y *M. kraehenbuehlii*, que tienen la capacidad de mantener viables sus semillas durante dos años (Sánchez y Manzanero, 2012).

Peters y colaboradores (2011) explican que la formación de una banco de semillas aéreo en *M. pectinifera* en estructuras poco costosas para planta aumenta la adecuación de la especie y con esto explica el impulso de la evolución de la retención de las semillas en el género; en el caso de la especie de estudio, se puede suponer que la formación de un BSS también implica un aumento en su adecuación, puesto que no necesita estructuras de retención y aumenta la probabilidad del reclutamiento de individuos nuevos en la población en años con condiciones ambientales favorables (Mandujano *et al.*, 1997), ya que a partir de la estrategia de formación de bancos de semillas se incrementa la tasa de crecimiento a largo plazo y se reduce la estocasticidad demográfica (Peters *et al.*, 2011) .

Esta posibilidad fisiológica y ecológica de formar un BSS es de gran relevancia demográfica ya que las semillas de la especie generan un reservorio que se ve reflejado con un impacto positivo en λ , ya que el mantenimiento de estas semillas viables aumenta la probabilidad de reclutamiento, una etapa crítica

en el ciclo de vida de las cactáceas (Mandujano *et al.*, 1997). Además de que esta característica puede ser utilizada para la creación de bancos de germoplasma, recomendando que las semillas sean utilizadas en un plazo no mayor a un año, como una estrategia para la conservación de la variabilidad genética de la especie (Hamilton, 1994; Flores-Martínez y Manzanero, 2003; Sánchez-Hermes y Manzanero, 2012).

5.4. Análisis demográfico

La estructura de la población observada de *Mammillaria parkinsonii* presentó un mayor número de individuos en las categorías correspondientes a juveniles y adultos 1, lo que sugiere un probable evento de reclutamiento en el pasado. Esto difiere con la estructura de *M. gaumeri*, que presentó un menor número de juveniles, con una mayor concentración de plantas en las categorías más avanzadas (Ferrer *et al.*, 2011). Sin embargo, es notable que en la población de *M. parkinsonii* hay un bajo número de plántulas respecto al conjunto de individuos adultos (A1 a A5), lo cual es similar a *M. crucigera* y *M. magnimamma* (Contreras y Valverde, 2002; Valverde *et al.*, 2004). Esto indica que existe poco reclutamiento, o bien que, el reclutamiento ocurre por pulsos (Steenbergh y Lowe, 1969; Jordan y Nobel, 1979; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Baunet y Ezcurra, 1991; Ferrer *et al.*, 2011). También puede deberse a la alta mortalidad en este estado de plántula, dado que son vulnerables a las condiciones extremas, como se observó en el experimento de campo, después del invierno se redujo la sobrevivencia de las plántulas introducidas. La importancia del conocimiento de las estructuras poblacionales radica en que nos permite entender los procesos históricos que pueden determinar la dinámica poblacional de una especie de interés, estas estructuras suelen ser consecuencia de las distintas características de las poblaciones como la posibilidad de formar de bancos de semillas, crecimiento clonal, sobrevivencia, estasis en ciertas categorías y fecundidad (Mandujano *et al.*, 2001; Martínez-Ávalos, 2007).

En esta población se presentó un bajo porcentaje de individuos reproductivos, esto puede estar relacionado a que los individuos que se

reproducen en mayor proporción están en las categorías más grandes (A4 y A5) y su presencia en la población es escasa. Es posible que esto se deba a que la especie asigne mayores recursos para su supervivencia que para su reproducción, un reflejo de las características de la historia de vida de la especie (Cody, 1966).

Existe una variación en el número de semillas que se producen, ya que hubo de 5 y hasta 80 semillas por fruto. Esta variación en la producción de semillas intraespecífica ha sido reportada para otras especies de cactáceas como *Ferocactus histrix*, *Stenocereus gummosus*, *Echinocereus pulchellus*, y *Mammillaria supertexta* (Del Castillo, 1988; León de la Cruz y Domínguez-Cadena, 1991; Rojas-Aréchiga y Yáñez, 2000; Avendaño, 2007). Según Avendaño (2007), para *M. supertexta* esta variación podría ser resultado de la pérdida en la capacidad de producción de polen o una polinización deficiente.

En el tiempo t_{+1} (2015) se encontró un 0.03% de reclutamiento natural en el sitio y se obtuvo un 1% de reclutamiento experimental; estos valores bajos pueden estar relacionado a la existencia de factores que limitan la germinación y establecimiento de nuevos individuos. En varios trabajos realizados con cactáceas se explica que, en condiciones naturales el reclutamiento de nuevos individuos es muy bajo o nulo, debido a las condiciones ambientales adversas (Mandujano *et al.*, 1996; Montiel y Montaña, 2000; Ruedas *et al.*, 2000; Peters y Martorell, 2001; Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Martínez-Mendoza, 2003; Valverde *et al.*, 2004; Ramos, 2007; Avendaño, 2007). Esta situación ha sido reportada en poblaciones de las siguientes especies de mamilaria: *M. supertexta*, *M. dixanthocentron* y *M. mystax* (Avendaño, 2007; Ramos, 2007; Saldivar y Navarro, 2012).

Los resultados indicaron una alta mortalidad en plántulas reintroducidas, lo que sugiere que la mortandad afecta el reclutamiento de nuevas plantas de la especie en el sitio. Esta condición se ha reportado para otras especies como *Coryphanta robbinsorum*, *Mammillaria crucigera*, *M. magnimamma* y *M. mystax* (Schmalzel *et al.*, 1995; Contreras y Valverde, 2002; Valverde *et al.*, 2004; Saldivar y Navarro, 2012). Esto puede estar relacionado a las condiciones ambientales adversas principalmente la alta radiación solar y cambios en la temperatura

(Godínez-Álvarez *et al.*, 2003), generando que esta fase del ciclo de vida de las cactáceas sea el más crítico (Mandujano *et al.*, 2007).

5.4.1. *Tasas de crecimiento poblacional.* Los valores obtenidos de la tasa de crecimiento poblacional fluctuaron desde 0.9692 ± 0.1 hasta 1.0913 ± 0.089 , lo que nos indica que la población se encuentra en equilibrio, no obstante, cualquier cambio en la dinámica de la población depende de las modificaciones que se realicen a las entradas del modelo matricial. Este resultado de λ , concuerda con el reportado para *M. crucigera*, *M. magnimamma*, *M. supertexta*, *M. gaumeri* y *M. mystax* (Contreras y Valverde, 2002; Valverde *et al.*, 2004; Avendaño, 2007; Ferrer *et al.*, 2011; Saldivar-Sánchez y Navarro-Carbajal, 2012) y para otras cactáceas columnares y arbustivas (ver apéndice 1), según Godínez-Álvarez *et al.* (2003) es común que las cactáceas tienden a presentar tasas de crecimiento estable.

Las modificaciones de la matriz **A** correspondientes al reclutamiento (a_{12} y a_{13}) determinaron que los valores de λ fueran mayores o menores a la unidad, lo que indica que un cambio en los valores de la transición de semillas a plántulas tiene repercusiones importantes en la población. En otros estudios se han realizado simulaciones numéricas y han señalado la enorme importancia que puede tener el reclutamiento de nuevas plantas en las poblaciones, ya que con leves variaciones en los valores de esta transición se puede aumentar el valor de λ (Mandujano, 2007; Zepeda, 2010; Bravo, 2011; Peters *et al.*, 2011; López, 2012; Mancilla, 2012).

Por otra parte, las simulaciones realizadas al modificar la entrada correspondiente al banco de semillas (a_{11}) presentó efectos positivos en la tasa de crecimiento, ya que en dos de las simulaciones con alto porcentaje del banco de semillas se obtuvo una λ por arriba de la unidad, a pesar de que en una de ellas la fecundidad se encontraba reducida al 80.64%, este resultado es muy relevante porque indica que la formación de un BS por parte de la especie, es una estrategia efectiva que repercute de manera positiva en la tasa de crecimiento poblacional (Peters *et al.*, 2011).

La modificación de la matriz **A** con un menor efecto en λ fue la reducción de la fecundidad, lo cual puede deberse a que este parámetro demográfico, según la

matriz de elasticidades, no es tan relevante para la población como lo es la permanencia y el crecimiento, o bien, a que la devaluación no fue tan grande; ya que en otros estudios como el de Avendaño (2007), en las simulaciones realizadas para *M. supertexta*, redujo la fecundidad y el reclutamiento en un 50%, y aumentó teóricamente un 30% a los individuos establecidos, obteniendo como resultado tasas de crecimiento por debajo de la unidad.

5.4.2. *Estructura estable de tamaño.* En las simulaciones matriciales se presentaron dos patrones de estructura estable, ambas fueron dadas por las modificaciones del reclutamiento. Con el reclutamiento natural, se espera que haya una mayor cantidad de semillas y de individuos en las categorías A5 y A1, respectivamente. Mientras que, con el reclutamiento experimental, w indica una mayor presencia de semillas, seguidas de A1 y plántulas. En ambos casos podemos determinar que la población de *M. parkinsonii* no alcanzó la estructura estable de tamaño, lo cual concuerda con su situación de escasas y densidad poblacional, este fenómeno también se ha registrado en otras cactáceas como *M. supertexta*, *M. dixanthocentron*, *M. mystax* y *Astrophytum ornatum*, por mencionar algunas (Avendaño, 2007; Ramos, 2007; Saldivar y Navarro, 2012; Zepeda, 2010). Este resultado puede deberse a que los supuestos del modelo matricial están establecidos bajo la premisa de que el ambiente y los parámetros demográficos son constantes (Caswell, 2001), lo que difiere de la realidad y explica porque la mayoría de las poblaciones no poseen la estructura estable obtenida por el modelo.

5.4.3. *Valor reproductivo.* En todas las simulaciones, se obtuvo que el valor reproductivo de *M. parkinsonii* aumenta conforme incrementa la categoría de tamaño, esta característica ocurre muy frecuentemente en otras cactáceas (Contreras y Valverde; 2002; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Avendaño, 2007; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Mandujano, 2007; Ramos, 2007; Zepeda, 2010; Mancilla; 2012; Saldivar y Navarro, 2012). Esta tendencia se explica porque los individuos de tallas mayores tienen altas probabilidades de sobrevivir y con ello tienen la capacidad de invertir una gran cantidad de recursos a su reproducción y

tener múltiples eventos reproductivos a lo largo de su vida, mientras que las primeras etapas de desarrollo, como plántulas, tienen muy bajas probabilidades de establecerse (Stearns, 1992).

5.4.4. *Análisis de sensibilidad.* La sensibilidad, al igual que la estructura estable, mostró dos tendencias según el tipo de reclutamiento utilizado. Con el reclutamiento natural, la mayor sensibilidad se mostró en la transición de semillas a plántula, en el salto de semillas a juvenil y en la permanencia de A5. Por su parte, con los cambios en el reclutamiento experimental se obtuvieron valores más altos en la transición de semillas a plántulas y en el salto de A1 a A3. Esto es similar a lo encontrado para *M. dixanthocentron* (Ramos, 2007), donde los valores más altos de sensibilidad están el paso de juveniles a adultos. En el caso de *M. parkinsonii*, los esfuerzos de conservación deben estar concentrados en el incremento de las plántulas así como la preservación de las plantas adultas que se reproducen y mantienen el renuevo de la población por la vía de la reproducción sexual.

5.4.5. *Análisis de elasticidad.* Para esta población la permanencia es el proceso demográfico que más contribuye al valor de λ , específicamente el observado en las categorías de A5 y A1, esta tendencia es similar a las obtenidas para otras poblaciones de cactáceas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Mandujano *et al.*, 2007). En la mayoría de los cactus la permanencia presenta una mayor contribución relativa a λ , debido a que esta familia de plantas responden a las características de las especies *K-estrategas* (Rosas-Barrera y Mandujano, 2002), es decir, que son «especialistas» y usan de manera más eficiente sus recursos, presentan ciclos de vida largos y la selección favorece tasas de crecimiento lento, retraso en la madurez, reproducción en ciclos a lo largo de su vida, alta capacidad competitiva y un bajo número de descendientes (Ramírez, 1999). La baja fecundidad de la población puede deberse no sólo a la estrategia de historia de vida sino también a la estocasticidad ambiental (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003) a pesar de que, por sus características, la fecundidad es baja, es muy importante para las poblaciones la variabilidad genética (Ramírez, 1999), en este sentido

queda claro que la formación de bancos de semillas de *M. parkinsonii* aumentan la probabilidad del reclutamiento y el *fitness* de la especie. Sin embargo, la matriz de elasticidad no refleja la importancia de las primeras etapas de desarrollo y la transición de semillas a plántulas.

El crecimiento fue el segundo proceso de mayor importancia para *M. parkinsonii*, como también se presenta en *M. supertexta* y *M. mystax* (Avendaño, 2007; Saldivar y Carbajal, 2012). Estos valores obtenidos, son los esperados para especies de vida larga y que tienen dificultades para su reproducción, debido a los problemas que tienen para obtener recursos y destinarlos al crecimiento y reproducción (Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Mandujano *et al.*, 2001; Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín *et al.*, 2002).

VI. CONCLUSIONES

- ❖ *Mammillaria parkinsonii* es capaz de formar un banco de semillas de corta duración en el suelo que tiene un impacto positivo en la población, ya que aumenta la probabilidad del reclutamiento de nuevos individuos.
- ❖ La población presenta una baja densidad poblacional, lo cual la hace más vulnerable a cualquier evento de estocasticidad ambiental, genética y demográfica y, por lo tanto a la extinción local.
- ❖ *Mammillaria parkinsonii* mostró una agregación selectiva, prefiriendo establecerse bajo el dosel de *Acacia farnesiana*, *Bursera* sp., *Cylindropuntia leptocaulis* y *Hechtia* sp., indicando que las acciones de conservación también se debe dirigir a la preservación de la localidad.
- ❖ La población presentó un mayor número de individuos juveniles y adultos, lo que sugiere un probable evento de reclutamiento por pulsos facilitados por el banco de semillas. Hubo un bajo porcentaje de individuos reproductivos, bajo reclutamiento y alta mortalidad en las plántulas.
- ❖ La tasa de crecimiento poblacional (0.9692 ± 0.01 a 1.0913 ± 0.089) indica que la población se encuentra en equilibrio. El valor reproductivo aumenta conforme la categoría de tamaño. La estructura estable es significativamente diferente a la estructura observada.
- ❖ Las plántulas y los adultos son las categorías a las λ que es más sensible; mientras que la permanencia es el proceso demográfico con mayor impacto en λ .
- ❖ Los esfuerzos de conservación de esta especie deben estar enfocados en los adultos y la conservación de hábitat.

Literatura citada

- Alvarez-Espino R., Godínez-Alvarez H., De la Torre-Almaráz R. 2014. Seed banking in the columnar cactus *Stenocereus stellatus* distribution, density and longevity of seeds. *Seed Science Research*. **24**, 315-320.
- Anderson E. F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Inc. Portland, Oregon. USA.
- Aranda Pineda J. A. 2015. Establecimiento de plántulas de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Arias-Montes S., U. Guzmán, M. C. Mandujano, M. Soto y J. Golubov. 2005. Las especies Mexicanas de Cactáceas en riesgo de extinción: una comparación entre los listados NOM-ECOL-2001 (México), la lista roja (UICN) y CITES. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **4**: 100-125
- Arriaga L., Y. Maya, S. Díaz y J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science* **4**: 349-356.
- Arroyo Pérez E. 2014. Características de la historia de vida de *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Cactaceae) en el Estado de Querétaro. Tesis de maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D. F.
- Avedaño Calvo T. J. 2007. Dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta* Mart. Ex Pfeiff en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca, México. Tesis doctoral. Instituto Politécnico Nacional. Santa Cruz Xoxoxotlán, Oaxaca, México.
- Barthlott W y D. Hunt. 2000. *Seed diversity in the Cactaceae*. David Hunt, United Kingdom.
- Baskin C. y J. Baskin. 2014. *Seed. Ecology, Biogeographic, and Evolution of Dormancy and Germination*. Segunda edición. Academic Press. USA.
- Benítez-Rodríguez J. L., Orozco-Segovia A. y Rojas-Aréchiga M. 2004. Light effect on seed germination on four *Mammillaria* species from Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *Southwest Nat* **49**:11–17.
- Benton T. G. y A. Grant. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Evolution* **14**: 467-471.
- Bowers J. E. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-years seed bank? *Journal of Arid Enviroments* **45**: 197-205.

- Bravo Espinosa Y. M. 2011. Estudio demográfico de *Astrophytum capricorne* (A. Dietrich) Britton & Rose en Cuatro Ciénegas Coahuila, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Bravo-Hollis H. y L. Scheinvar. 1995. *El Interesante Mundo de las Cactáceas*. Fondo de Cultura Económica, México
- Canfield R. H. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry* **39**: 388-394.
- Carbajal M. D. C. N., S. S. Sánchez y H. R. E. León. 2010. Efecto de la escarificación y de la edad de semillas en la germinación de *Mammillaria mystax*. *Zonas Áridas* **14**: 196-205.
- Castillo A. 2004. Estado Actual de la Población y Fenología Reproductiva de *Mammillaria hamata* en la localidad de los Ángeles Tetela, Puebla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. BUAP. Puebla, México.
- Caswell H. 1989. *Matrix population models. Construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Caswell H. 2001. *Matrix Population Models: construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates, Inc, Suderland Massachusetts, USA.
- Chávez Martínez R. J., J. G. Hernández Oria y E. Sánchez Martínez. 2007. Documentación de factores de amenaza para la flora cactológica del Semidesierto Queretano. *Bol. Nakari* **3**: 89-95.
- Clark-Tapia R., M. C. Mandujano, T. Valverde, A. Mendoza y F. Molina-Freaner. 2005. How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species?: The case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruca*, in Baja California, México. *Biological Conservation* **124**: 123-132.
- Cody M. L. 1986 Structural niches in plants communities. En Diamond J., Case T. J. (eds.) *Community ecology*. Harper and Row, Nueva York., pp 381-405.
- Cody M. L. 1993. Do Cholla Cacti (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal Arid Environmetal* **24**:139-154.
- Contreras C. y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* **51**: 89-102.
- De Kroon H., A. Plaisier, J. Van Groenedael y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67**: 1427-1431.

- De Viana M. L. 1999. Seed production and seed bank of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) in northwestern Argentina. *Tropical Ecology* **40**: 79- 84.
- De Viana M. L., N. Acreche, R. Acosta y L. Moraña. 1990. Población y asociaciones de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en Los Cardones, Argentina. *Revista de Biología Tropical* **38**: 383-286.
- De Viana M. L., S. Sühling y B. F. Manly. 2001. Application of randomization methods to study the association of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) with the potencial nurse plants. *Plant Ecology* **156**: 193-1997.
- De Villiers A., J. M. W. Van Rooyen y G. K. Theron. 2001. The role of facilitation in seedling recruitment and survival patterns, in the Strandveld Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Enviroments* **49**: 809-821.
- Del Castillo S. R. F. 1982. Estudio ecológico de *Ferocactus histrix* (DC.) Lindsay. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM.
- Del Castillo R. F. 1986. Semillas, germinación y establecimiento de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **31**: 5-11.
- Deméneghi A. 2009. Dinámica poblacional de *Mammillaria pectinifera*, en el municipio de Santa Clara Huitziltepec, Puebla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. BUAP. Puebla, México.
- Dirzo R., y P. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of the Environment and Resources* **28**: 137-167.
- Enright N. J., M. Franco y J. Silvertown. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia* **104**: 79-84.
- Esparza-Olguín L., 1998. Estudio poblacional de *Neobuxbamia macrocephala*: análisis matricial. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 68 pp.
- Esparza-Olguín L. y T. Valverde. 2003. Estudio comparativo de la fenología de tres especies de *Neobuxbamia* que difieren en su nivel de rareza. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **48**:68-65.
- Esparza-Olguín L., T. Valverde y M. C. Mandujano. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* **47**: 229-245.

- Esparza-Olguín L, Valverde T y E. Vilchis–Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* **103**:349-359.
- Everitt B. S. 1997. *The Analysis of contingency tables*. Chapman and Hall, Londres.
- Ezcurra E., A. Valiente-Banuet, O. V. Flores y E. Vázquez. 2002. Vulnerability to global change in natural ecosystems and rural areas, páginas 217-246. En: Kasperson JX & Kasperson RE (eds.) *Global environmental risk*. United Nations University Press. Reino Unido.
- Fenner M., Thompson, K., 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ferrer M., R. Durán, M. Méndez, A. Dorantes y G. Dzib. 2011. Dinámica poblacional de genets y ramets de *Mammillaria gaumeri* cactácea endémica de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **89**: 83-105.
- Flores J. D. 2001. Dinámica del establecimiento de plantas de diferentes formas de vida del desierto de Tehuacán, México. Tesis doctoral. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz.
- Flores J., E. Jurado, L. Chapa-Vargas, A. Ceroni-Stuva, P. Dávila-Aranda, G. Galíndeze, D. Gurvichf, P. León-Lobosg, C. Ordóñez, P. Ortega-Baesh, N. Ramírez-Bullón, A. Sandoval, C. E. Seal, T. Ullian, H.W. Pritchard. 2011. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. *Environmental and Experimental Botany* **71**: 79–88.
- Flores J., Jurado, E., Arredondo, A., 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, México. *Seed Science Research* **16**: 149–155.
- Flores E J., L. y R. I. Yeaton. 2000. La importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el altiplano mexicano, *Interciencia* (Caracas) **25**: 365-371.
- Flores-Martínez A., E. Ezcurra y S. Sánchez-Colón. 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology* **82**: 325–330.
- Flores-Martínez A. y G. I. Manzanero-Medina. 2003. Germinación comparativa de especies del género *Mammillaria* endémicas de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **48**: 36-51.
- Flores-Martínez A. y G. I. Manzanero-Medina. 2005. Método de evaluación de riesgo de extinción de *Mammillaria huitzilopochtli* DR Hunt. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **50**: 15-26.

- Flores-Martínez A., G. I. Manzanero Medina, G. G. Martínez Hernández y G. S. Pacheco Vásquez. 2002. Aspectos sobre ecología y reproducción de *Mammillaria kraehenbuehlii* (Krainz) Krainz en la Mixteca de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **47**: 57-68.
- Flores-Martínez A., G. I. Manzanero, J. Golubov, C. Montaña y M. C. Mandujano. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecology* **210**: 53–66.
- Flores-Martínez A., G. I. Manzanero, M. Rojas-Aréchiga, M. C. Mandujano y J. Golubov. 2008. Importancia de la latencia de las semillas para la conservación de una cactácea endémica de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **53**: 115 – 121.
- Franco, M. 1990. Ecología de poblaciones. *Ciencias* número especial: 4-9.
- Franco A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal Ecology* **77**: 870-886.
- Fuentes Mayo V. 2012. Atributos demográficos y biología reproductiva de *Coryphanta cornifera* y *Stenocactus anfractuosus* con fines de conservación. Tesis doctoral. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. México.
- García Naranjo Ortíz de la Huerta A. 2004. Estructura poblacional, sitios de establecimiento y clonalidad de *Lophophora williamsii* (Lem. ex. Salm-Dyck) J. M. Coult. en Cuatrociénegas, Coahuila, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- García Naranjo Ortíz de la Huerta A. y M. C. Mandujano. 2010. Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatrociénegas, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **55**: 36-55.
- Gibson C. y Nobel P. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge, MA. USA.
- Godínez-Álvarez H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal Arid Environments* **39**: 21-31.
- Godínez-Álvarez H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan, Valley. *Canadian Journal of Botany* **77**: 203-208.

- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baez. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* **69**: 173-203.
- Goettsch B., C. Hilton-Taylor, G. Cruz-Piñón, J. P. G., Duffy, A. Frances, H. M. Hernández y N. P. Taylor. 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants*, **1**: 15142.
- Gómez Sánchez D. A. 2001. *Enciclopedia Ilustrada de los Cactus y otras Suculentas (Descripción de las especies, hábitat y cuidados de cultivo)*. Mundi-Presa, Madrid.
- Gotelli N. J. 1998. A primer of ecology. 2da edición. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts, 236 pp.
- Guzmán U., S. Arias y P. Dávila. 2007. *Catálogo de autoridades taxonómicas de las cactáceas (Cactaceae: Magnoliopsida) de México*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, México.
- Hamilton M. B. 1994. Ex situ conservation of wild plant species: time to reassess the genetic assumptions and implications of seed Banks. *Conservation Biology* **8**: 39-49.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* **396**: 41-49.
- Harper J. L. 1977. *Population biology of Plants*. Academic press. Londres, Inglaterra.
- Harrison S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**: 73-88.
- Henderson C. B., K. E. Petersen y R. A. Redak, 1988. Spatial and temporal in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *Journal of Ecology* **76**: 717-728.
- Hernández M. H. y A. Godínez-Álvarez. 1994. Contribución al Conocimiento de las Cactáceas Mexicanas Amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* **26**: 33 - 52.
- Hernández-Oria J. G., R. Chávez Martínez, G. Galindo Sotelo, M. M. Hernández Martínez, G. Laguna Solís, R. Martínez Romero, T. Mendoza Aguilar, J. L. Sánchez Hernández y E. Sánchez Martínez. 2003. Evaluación de aspectos ecológicos de una nueva población de *Mammillaria mathildae* Kraehenbuehl & Kriantz en Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **48**: 100-110.
- Hernández-Oria J. G., R. Chávez Martínez, G. y E. Sánchez Martínez. 2006. Estado de conservación de *Echinocereus schmollii* (Weing.) N. P. Taylor en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **51**: 68-95.

- Huerta M. F. M. y S. V. E. Escobar. 1998. Estatus ecológico actual de *Ferocactus hystrix* (DC) Lindsay en los llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **43**: 57-64.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). Consultado 20-04-2014 en <http://www.inegi.org.mx/default.aspx>
- Jiménez-Sierra, C. L. 2011. Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revista Digital Universitaria* **12**: 1067-6079.
- Jiménez-Sierra, C. L. Eguiarte, R. Cerritos, O. R. Torres y H. A. Pérez. 1998. Demografía y biología reproductiva de *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, en el Valle de Tehuacán, Puebla. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, México, p. 79.
- Jiménez-Sierra C, M. C. Mandujano y L. E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, México at risk? Population porjection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* **135**: 278-292.
- Jiménez-Sierra C., M. L. Matias-Palafox y M. G. Jiménez Sánchez. 2009. Aspectos demográficos y reproductivos de *Pachycereus weberi* (J. M. Coult.) Backeb. (Cactaceae) en una nueva localidad en el Estado de Hidalgo. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **54**: 36-47.
- Jiménez-Sierra C., M. L. Matias-Palafox y E. Vázquez-Díaz. 2008. Evaluación del riesgo de extinción de las poblaciones naturales de *Turbinocarpus pseudomacrole* (Backeb.) Buxb. & Backeb. (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **53**: 4-19.
- Jordan P. W. y P. S. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany* **66**: 1079-1084.
- Jordan P. W. y P. S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment and growth. *Botanical Gazzete* **143**: 511-517.
- Jorgensen S. 2011. *Fundamentals of Ecological Modelling. Applications in Environmental Management and Research*. 4a Edición. Elsevier Scienc. Países Bajos, Amsterdam.
- Kershaw K. H. 1973. *Quantitative and dynamic plant ecology*. Edward Arnold Ltd. London, U.K.
- Krebs J. C. 1985. *Ecología: estudio de la distribución y la abundancia*. Harla S. A. México.

- Lacy R. 1994. The effects of inbreeding on isolated populations: Are minimum viable population size predictable. Pp. 253-295. *En* Fiedler L. P. y Subodh K. J. (eds.) *The theory and practice of nature conservation and management*. Chapman and Hall. Nueva York y Londres.
- Landero J. P. C. y Valiente-Banuet, A. 2010. Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth of a columnar cactus. *American Journal of Botany*, **97**:1289–1295.
- Larios-Ulloa M., S. Loza-Cornejo, B. Y. Ramos Gómez y H. J. Arreola-Nava. 2015. Abundancia y distribución de *Mammillaria crinita* DC. Subsp. *crinita* y *Mammillaria polythele* Mart. Subsp. *polythele* endémicas del cerro “La Mesa Redonda”, Jalisco, México. *Gaia Scientia*. Edición especial cactaceae **9**: 54-60.
- Larrea-Alcázar D. M. y Soriano P. J. 2008. Columnar cacti-shrub relationships in an Andean semiarid valley in western Venezuela. *Plant Ecology* **196**: 153-161.
- Lefkovich, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* **21**: 1-18.
- Leirana-Alcocer J. y V. Parra-Tabla. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments* **41**: 421-428.
- León de la Luz y Domínguez-Cadena R. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria *Stenocereus gummosus* en Baja California Sur. México. *Acta Botánica Mexicana* **14**: 75-87.
- Leslie P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**: 183-212.
- Linzaga-Román B. E., Ángeles-Pérez G., Catalán-Heverástico C., Hernández de la Rosa P. 2011. Estructura espacial de *Pachycereus weberi* (Coult.) Backeb. en la cañada del Zopilote, Guerrero. *Rev Chapingo Ser Cie* **17**: 189-198.
- López Enriquez I. L. 2013. Monitoreo de *Mammillaria theresae* Cuatrk (Cactaceae) Especie amenazada en extinción de Durango. Reporte técnico. Disponible en web en < <http://www.repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/15724>> Consultado 3 de marzo de 2016.
- López Flores D. 2012. Demografía de *Astrophytum myriostigma* Lem. (Cactaceae). Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- López Flores D. y M. C. Navarro Carbajal. 2009. Estudio demográfico de *Stenocactus crispatus* (Cactaceae) en Los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **54**: 100-112.

- López González, J. J. y G. García Ponce. 2004. Distribución y evaluación de las poblaciones naturales del género *Ariocarpus* (Scheidweiler) en Coahuila, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **49**: 68-79.
- López Ramos A. L. 2007. Estudio poblacional de *Mammillaria dixanthocentron* Backeb. ex Mottram en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional. Santa Cruz Xoxoxotlán Oaxaca, México.
- Loveless M. D. y Hamrick H. L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 66-95.
- Mancilla Ramírez R. 2012. Dinámica poblacional de *Ariocarpus fissuratus* en poblaciones que difieren en su densidad. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Mandujano M. C., Y. Bravo, J. Verhulst, I. Carrillo-Angeles y J. Golubov. 2015. The population dynamics of an endemic collectible cactus. *Acta Oecologica* **63**: 1-7.
- Mandujano M.C., Flores-Martínez A., Golubov, J. y Ezcurra E., 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *Southwestern Naturalist* **47**: 162–168.
- Mandujano M. C., M. Franco, J. Golubov, C. Montaña y A. Flores Martínez. 2001. Integration of interannual variability in the demography of a clonal cacti. *Ecology* **82**: 344-359.
- Mandujano M. C., J. Golubov y C. Montaña. 1997. Dormancy and endozoochory dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environmental* **36**: 259-266.
- Mandujano M. C., J. Golubov, C. Rodríguez-Ortega, J. Reyes, G. Aguilar y M. Rojas-Aréchiga. 2004. Estructura poblacional y distribución de *Polaskia chende* (Gosselin) Backeb., en un municipio dentro de la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **49**: 36-60.
- Mandujano M. C., A. Johannes, M. Verhulst, I.G. Carrillo-Angeles y J. Golubov. 2007. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): evaluating the status of threatened species. *International Journal of Plant Sciences*. **168**: 1035–1044.
- Mandujano M. C., C. Montaña y L. E. Eguiarte, 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., C. Montaña y J. Golubov. 1998. The relative contribution and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* **86**: 911-921.
- Mandujano M. C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a colonial desert cactus. *Ecology* **82** (2): 344-359.
- Margalef R. 1982. *Ecología*. Omega. Barcelona.
- Matias Palafox M. L. 2007. Estructura poblacional y biología reproductiva de *Turbinicarpus horripilus* (Lem.) Vác. John & Riha (Cactaceae). Tesis de maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D. F.
- Martínez, D., A. Flores-Martínez, F. López y G. Manzanero. 2001. Aspectos ecológicos de *Mammillaria oteroi* Glass y R. Foster en la región mixteca de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **46**: 32-39.
- Martínez L. 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in a tropical coastal sand dunes. *Plant Ecology* **168**: 333-345.
- Martínez-Ávalos J.G., J. Golubov, M. C. Mandujano y E. Jurado. 2007. Causes of individual mortality in the endangered star cactus *Astrophytum asterias* (Cactaceae): The effect of herbivores and disease in Mexican populations. *Journal of Arid Environments* **71**: 250-258.
- Martínez-Ávalos J. G., H. Suzán Azpiri y C. A. Salazar Olivo. 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **38**: 30- 38.
- Martínez-Ávalos J. G., H. Suzán Azpiri y C. A. Salazar Olivo. 1994. Aspectos ecológicos y demográficos de *Neolloydia pseudopectinata* (Backeberg) E. F. Anderson. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **39**: 27-33.
- Martínez-Mendoza D. 2003. Demografía de *Mammillaria kraehenbuehlii* (Krainz) en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Maestría. ITAO. México.
- Martínez-Peralta C., R. Mancilla, H. G. Altamirano-Vázquez y G. Aguilar-Morales. 2010. Características poblacionales de *Pachycereus weberi* y su relación con polinizadores en la comunidad de Dominguillo en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **55**: 85-95.
- Martínez-Peralta, C. y M. C. Mandujano. 2009. Saqueo en poblaciones naturales de *Ariocarpus*: el caso de *A. agavoides*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **54**: 60-62.

- Mc Auliffe J. R. 1984a. Prey refugia and the distributions of two Sonoran Desert cacti. *Oecologia* **65**: 82-85.
- Mc Auliffe J. R. 1984b. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* **64**: 319-321.
- Medel-Narvaez A., J. L. Leon de la Luz, F. Freaner-Martinez y F. Molina-Freaner. 2006. Patterns of abundance and population structure of *Pachycereus pringlei* (Cactaceae), a columnar cactus of the Sonoran Desert. *Plant Ecology* **187**: 1-14.
- Méndez M., R. Durán, I. Olmsted y K. Oyama. 2004. Population Dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a Rare and Endemic Columnar Cactus of Mexico. *Biotropica* **36**: 492-504.
- Menges E. S. 1990. Population viability. Analysis for an endangered plant. Demigraphic monitoring and modelling. *Natural Areas Journal* **6**: 13-25.
- Montiel S. y C. Montaña. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two hábitats from the Chihuahuan Desert. *Plant Ecology* **166**: 241-248.
- Navarro Carbajal M. C. y A. D. Castillo Campohermoso. 2007. Estado actual de la población de *Mammillaria hamata* en Los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **52**: 68-78.
- Navarro Carbajal M. D. C y M. D. S. Juárez Tentle. 2006. Evaluación de algunos Parámetros Demográficos de *Mammillaria zephyranthoides* en Cuautinchán, Puebla, México. *Zonas Áridas* **10**: 74-83.
- Navarro M. C., Saldivar S. y Eliosa H. 2010. Efecto de la escarificación y edad de semillas en la germinación de *Mammillaria mystax* (Cactaceae). *Zonas áridas* **14**: 201-210.
- Nobel P. S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Bot Gaz* **141**: 188-191.
- Nobel P. S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia* **62**: 310-317.
- Nobel P. S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil-consequenses for shallow-rooted desert succulents, including nurse plants effects. *American Journal of Botany* **76**: 1486-1492.
- Nobel P.S. y E. G. Bobich. 2002. Environmental Biology. En: Nobel PS (ed.). *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press Ltd.

- Nobel P.S., G. N. Geller, S. C. Kef y A. D. Zimmerman. 1986. Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperature near the soil surface. *Plant Cell Environmental* **9**: 279-287.
- Nobel P.S., P. Miller, y E. Gram. 1992. Influence of rocks on soil temperature, soil water potential and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia* **92**: 90–96.
- Nolasco H., Vega-Villasante, F., y Diaz-Rondero, A. (1997). Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments* **36**:123–132.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SSA1-1994. Diario Oficial de la Federación, 29 de junio de 1995. 14 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.
- Nova Muñoz E. 2010. Estructura poblacional y dinámica de plántulas del cactus columnar *Neobuxbamia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg en las Cañada del Zopilote, Guerrero. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México.
- Odum P. E. 1987. *Ecología*. Nueva Editorial Interamericana, Tercera Edición, México.
- Olmsted I. y Álvarez-Buylla E. R. Sustainable. 1995. Harvesting of Tropical Trees: Demography and Matrix Models of Two Palm Species in Mexico. *Ecological Applications* **5**: 484-500.
- Ortega-Baes, P. E 2001. Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico D.F.
- Parker, K. C. 1989. Height structure and reproductive characteristics of Senita, *Lophocereus schottii* (Cactaceae), in southern Arizona. *Southw. Naturalist* **34**: 392-401.
- Pérez-Nicolás M. L. y R. Fernández-Nava. 2007. Plantas del Estado de Querétaro, México con potencial para uso Ornamental. *Polibotanica* **24**: 83-115.
- Peters R. E. y C. Martorell C. 2001. Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R166. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México DF.
- Peters E. M., C. Martorell y E. Ezcurra. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose

- cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, México. *Journal of arid environments* **72**: 593-601.
- Peters E. M., C. Martorell y E. Ezcurra. 2011. The effects of serotiny and rainfall-cued dispersal on fitness: bet-hedging in the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Population Ecology* **53**: 83–392.
- Picó F. X. 2003. Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la Biología de la Conservación. *Ecosistemas revista científica y técnica de ecología y medio ambiente* **11** (3): (URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/023/investigación2.htm>).
- Pielou E. C. 1977. *Mathematical ecology*. John Wiley and Sons. New York. USA.
- Piñero D. 1976. La distribución de las plantas en el espacio y su importancia en los estudios de ecología vegetal. *Biología. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología* **6**: 19-24.
- Primm S. L., Jones H. L. y Diamond J. 1988. On the risk of extinction. *American Naturalist* **132**: 757-785.
- Ramírez González A. 1999. *Ecología aplicada: diseño y análisis estadístico*. 1ª edición. Santafé de Bogotá: Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.
- Ramos López A. L. 2007. Estudio poblacional de *Mammillaria dixanthocentron* Backeb. Ex Montram en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de maestría. Santa Cruz Xoxoxotlán, Oaxaca, México.
- Reyes S. J., C. Branchet, J. Pérez y A. Gutiérrez. 2002. *Cactáceas y otras plantas nativas de la Cañada, Cuicatlán, Oaxaca*. CFE-Sociedad Mexicana de Cactología A. C.- Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México- Comisión Nacional de Áreas Naturales Portegidas-Cuicatlán, A. C.- México. 196 pp.
- Roberts H.A., 1981. Seed banks in soils. In: Coaker, T.H. (ed.). *Advances in Applied Biology* **6**: 1-55. London: Academic Press.
- Rocha Domínguez L. 1995. Estudio poblacional del “falso peyote” *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem. (Cactaceae) en una fracción del matorral espinoso tamaulipeco en Villagrán, Tamaulipas. Tesis de maestría. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, México.
- Rodríguez Ortega C. E. y E. Ezcurra. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **45**: 4-14.

- Rodríguez Ortega C. E. y M. Franco. 2001. La retención de semillas en el género *Mammillaria* (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **46**: 63- 67.
- Rojas-Aréchiga M. 2008. Efecto del ácido giberélico en la germinación de cuatro especies del género *Mammillaria* del Valle de Tehuacán- Cuicatlán, México. *Bol Soc Latin Carib Cact Suc* **5**:21-23.
- Rojas-Aréchiga M. y A. I. Batis. 2001. Las semillas de cactáceas... ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **46**: 76-82.
- Rojas- Aréchiga M., A. Casas y C. Vázquez-Yañes. 2001. Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **49**: 279-287.
- Rojas-Aréchiga M. y C. Vázquez-Yañes. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* **44**: 85-104.
- Rojas-Aréchiga M., M. C. Mandujano y J. K. Golubov. 2013. Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cacteeae (Cactaceae). *Journal Plant Research* **126**: 373–386.
- Rojas-Sandoval J y E. Meléndez-Ackerman. 2013. Population dynamics of a threatened cactus species: general assessment and effects of matrix dimensionality. *Population Ecology* **55**: 479–491.
- Rosas-Barrera M. D. y M. C. Mandujano S. 2002. La diversidad de historias de vida de cactáceas, una aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **47**: 33-41.
- Ruedas M., T. Valverde y S. C. Argüero. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento temprano de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* **66**: 25-35.
- Ruiz González S. P. 2011. Características demográficas y de historia de vida de *Echinomastus unguispinus*, un cactus raro del norte de México. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Saldivar Sánchez S. y M. C. Navarro Carbajal. 2012. Estudio demográfico de *Mammillaria mystax* en Cañada Morelos, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **57**: 47-63.
- Sánchez E., S. Arias, M. M. Hernández Martínez y R. Chávez. 2006. Ficha técnica de *Mammillaria parkinsonii*. En: Sánchez, E. (compilador). Apuntes técnicos para el conocimiento de la situación de conservación de especies de la

familia Cactaceae en el estado de Querétaro. Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío". Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro-(CONCyTEQ). Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. CK016. México. D.F.

Sánchez Hermes L. y G. I. Manzanero Medina. 2012. Germinación y latencia comparativa del género *Mammillaria* (Cactaceae) del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **57**: 4-15.

Scheinvar L. 2004. Flora cactológica del estado de Querétaro: diversidad y riqueza. Fondo de Cultura Económica. México.

Sehmalzel R. J., F. W. Reiehenbaeher y S. Rutman. 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* **42**: 332-348.

Silvertown J. 1987. *Introduction to plant population ecology*. 2ª Edición. Longman. New York.

Silvertown J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demographic –relative importance of lifecycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* **81**: 465-476.

Silvertown J. W. y J. Lovet-Doust. 1993. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, U. K.

Silvertown J. y B. Wilson. 1994. Community structure in a desert perennial community. *Ecology* **75**: 409-417.

Stearns S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. Oxford.

Steenbergh W. F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the Saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* **50**: 825-834.

Steenbergh W. F. y C. H. Lowe. 1976. Ecology of the Saguaro; I. The role of freezing weather in a warm-desert plant population. In Research in the Parks. *National Park Service Symposium Series No. 1*. Washington, D. C.

Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1976. Ecology of the Saguaro; II. Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant. *National Park Service Scientific Monograph Series*, B. U. S. Government Printing Office, Washington, D. C.

Sullivan M. 1997. . Pearson Educación. Mexico. Pp. 277 y 278.

- Suzán A. H. 1997. Análisis de viabilidad poblacional de *Ariocarpus trigonus*. I Congreso Nacional sobre Cactáceas, México. Programas y resúmenes. P. 56.
- Suzán A. H., D. J. García, H. S. Álvarez, S. C. González, A. C. Juárez y N. M. Pazaron. 1998. Monitoreo de *Lophophora difusa*, cactácea endémica a la región árida de Querétaro. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, México. P. 59.
- Suzán H., G. P. Nabhan y D. T. Patten. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming *Cereus*. *Peniocereus striatus* (Brandege) f. Buxbaum. *Conservation Biology* **8**:461-470.
- Suzán, H., G. E Nabhan y D. T. Patten. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science* **7**: 635-444.
- Tewksbury J. J., G. P. Nabhan, D. Norman, H. Suzán, J. Tuxill, y J. Donovan. 1999. In situ conservation of wild chiles and their biotic associates. *Conservation biology* **13**: 98-107.
- Thompson K. 1987. Seeds and seed banks. *New Phytologist* **106**: 23-34.
- Thompson K., S. R. Band y J. G. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* **7**: 236-241.
- Turner R. M., S. M. Alcorn y G. Olin. 1969. Mortality of transplanted saguaro seedlings. *Ecology* **50**: 835-844.
- Turner R. M., S. M. Alcorn, G. Olin y J. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* **127**: 95-102.
- University of Idaho, College of Natural Resources. Principles of vegetation measurement & assessment and ecological monitoring & analysis. 2009. Consultado 24-10-2014 en: http://www.webpages.uidaho.edu/veg_measure/index.htm
- Valencia-Díaz S., A. Flores-Palacios, G. Castillo-Campos. 2012. Tamaño poblacional y características del hábitat de *Mammillaria eriacantha*, una cactácea endémica del centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences* **90**: 195-202.
- Valiente-Banuet A., A. Bolongaro-Crevena, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard, y E. Vázquez. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**: 15–20.

- Valiente-Banuet A., E. Dávila, R. J. Ortega, M. C. Arizmendi, J. L. León, A. Breceda y J. Cancino. 1995. Influencia de la evolución de una pendiente de piedemonte en una vegetación de cardonal de *Pachycereus pringlei* en Baja California Sur, México, *Investigaciones Geográficas Bol* **3**:101-113.
- Valiente-Banuet A. y E. Ezcurra, 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* **79**: 961–971.
- Valiente-Banuet A., E. Vite y J. A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* **2**: 11-14.
- Valverde T. 1995. Matapopulation dynamics of *Primula vulgaris*. Tesis de doctorado. Biología. Theopen University, Milton Keynes, U. K.
- Valverde T., J. A. Meave del Castillo, L. Carabias y Z. Cano-Santana. 2005. *Ecología y Medio Ambiente*. Pearson Educación, México.
- Valverde T., S. Quijas, M. López-Villavicencio y S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* **170**: 167–184.
- Valverde T. y J. Silvertown. 1999. Patrón de distribución y abundancia de *Mammillaria magnimamma* en la reserva del pedregal de San ángel, México D. F. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **44**: 64-74.
- Valverde P. L., J. A. Zavala-Hurtado, C. L. Jiménez Sierra, B. Rendón-Aguilar, A. Cornejo-Romero, S. Rivas-Arancibia y M. A. Pérez-Hernández. 2009. Evaluación del riesgo de extinción de *Mammillaria pectinifera*, cactácea endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán. *Revista mexicana de biodiversidad* **80**: 219-230.
- Valverde P. L., y J. A. Zavala-Hurtado. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of arid environments* **64**: 193-208.
- Van Groenendael J., H. de Kroon y H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* **3**: 264-269.
- Yeaton R.I. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *Journal Ecology* **66**: 651-656.
- Zavala-Hurtado, J. A. y A. Díaz-Solis. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cacti *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Shumann (Cactaceae). *Journal of Arid Enviroments* **31**: 21-31.

Zepeda Martínez V. N. 2010. Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protegido de *Astrophytum ornatum* (DC.) F. A. C. Weber Ex Britton & Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

Zenteno-Ruiz F. R., López R. P. y Larrea-Alcázar D. M. 2009. Patrones de distribución espacial de *Parodia maassii* (Heese) A. Berger (Cactaceae) en un semidesierto de los Andes subtropicales, la prepuna. *Ecol Bolivia* **44**:17-26.

Apéndice 1. Diferentes especies de cactáceas con su tipo de crecimiento (A=arbustiva, C= columnar, Ci= cilíndrica y G=globosa), valores de λ , categorías con valores más altos en w, v, elasticidad, sensibilidad, densidad poblacional (ind/m²), especies nodrizas asociadas, categoría más abundante y distribución espacial. — *información no registrada en el estudio.*

Especie	λ	Valor mayor en w	Valor mayor en v	Elasticidad	Sensibilidad	Densidad (ind/m ²)	Nodrizas (s)	Categoría más abundante	Distribución espacial	Referencia
<i>Ariocarpus fissuratus</i> (G)	0.943	Semillas, C3	C4 y C5	S	S a C1	1.62	—	C3	—	Mancilla, 2012
	0.97	Semillas, C4	C4 y C6	S	S a C1	0.15	—	C4	—	Mancilla, 2012
	—	—	—	—	—	—	No	—	—	Nobel, 1986
<i>A. kotschoubeyanus</i> (G)	0.91 y 0.92	—	—	S	Juveniles	3.41	<i>Karwinskia humboldtiana</i>	—	Agregada	Arroyo, 2014
<i>A. scaphirostris</i> (G)	1.07	Semillas, C1	C5	S	—	0.25	—	—	Agregada	Mandujano <i>et al.</i> , 2007
<i>A. trigonus</i> (G)	—	—	—	—	—	0.75	Si, sin especificar especies	—	Agregada	Martínez-Avalos <i>et al.</i> , 1993
<i>Astorphytum asterias</i> (G)	—	—	—	—	—	—	Si, no específico	—	—	Rocha, 1995
<i>A. capricorne</i> (Ci)	0.779 y 0.794	—	C4	S	—	0.05	—	C3	—	Mandujano <i>et al.</i> , 2015
	1.63 y 0.81	C1	C2 y C5	C y S	—	—	<i>Agave lechuguilla</i>	C3	—	Bravo, 2011
<i>A. myriostigma</i> (Ci)	—	—	—	—	—	0.0573	—	C2	Agregada	López-Flores, 2012
	0.9894	Semillas, C5	C4	S	—	0.0083	<i>Hectia sp.</i>	C3	Agregada	López-Flores, 2012
	0.8857	Semillas, C5	C5	S	—	0.0038	<i>Fouquieria splendens</i> y <i>Mimosa zygophylla</i>	C2	Agregada	López-Flores, 2012
<i>A. ornatum</i> (Ci)	1.5557	Semillas, C1	C7	C	—	0.22	<i>Stipa sp.</i> y otras	C3	Agregada	Zepeda-Martínez, 2010
<i>Carnegia gigantea</i> (C)	0.54	—	—	S	Adulto	—	<i>Ambrosia sp.</i> y otras	—	—	Franco y Nobel, 1989
<i>Cephalocereus hoppenstedtii</i> (C)	—	—	—	—	—	—	<i>Caesalpinia melanadenia</i>	—	—	Valiente-Baunet <i>et al.</i> , 1991a
<i>Coryphanta cornifera</i> (G)	—	—	—	—	—	0.0025 a 0.0450	No	—	—	Fuentes, 2012
<i>C. pallida</i> (G)	—	—	—	—	—	—	<i>Castela tortuosa</i> y <i>Eupatorium adenophorum</i>	—	—	Valiente-Baunet <i>et al.</i> , 1991a
<i>C. robbinsorum</i> (G)	1.006	—	—	S	Adulto	—	—	—	—	Schmaizel <i>et al.</i> , 1995
	1.042	—	—	S	Adulto	—	—	—	—	Schmaizel <i>et al.</i> , 1995
	1.93	—	—	S	Adulto	—	—	—	—	Schmaizel <i>et al.</i> , 1995
<i>Echinocereus conglomeratus</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Euphorbia antisiphilitica</i> y otras	—	—	Silvertown y Wilson, 1994

Apéndice 1. Continuación.

Especie	λ	Valor mayor en w	Valor mayor en v	Elasticidad	Sensibilidad	Densidad (ind/m ²)	Nodrizas (s)	Categoría más abundante	Distribución espacial	Referencia
<i>E. engelmannii</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Opuntia fulgida</i>	—	—	Mc Auliffe, 1984b
<i>E. enneacanthus</i> (Ci)	0.98 y 0.97	C4	C6	S	S a C1	0.0116 a 0.0128	—	C2	—	Aranda, 2015
<i>E. schmollii</i> (Ci)	—	—	—	—	—	0.017	<i>Pithecellobium revolutum</i> y <i>Condalia mexicana</i>	C1	Uniforme	Hernández-Oria <i>et al.</i> , 2006
	—	—	—	—	—	0.057	<i>Calliandra eriophylla</i>	C1	Agregada	Hernández-Oria <i>et al.</i> , 2006
<i>Echinomastus erectocentrus</i> (G)	—	—	—	—	—	—	<i>Celtis pallida</i> y otras	—	—	Suzán <i>et al.</i> , 1996
<i>E. unguispinus</i> (Ci)	0.744, 0.817 y 0.925	Semillas, C4	C5	S	S a C1	0.0416	<i>Hilaria mutica</i> y otras	C4	Aleatoria	Ruíz, 2011
<i>Escontria chiotilla</i> (A)	1.011 y 1.04	—	—	S	Juveniles	—	—	—	—	Ortega-Baes, 2004
<i>Ferocactus acanthodes</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Ambrosia dumosa</i> y otras	—	—	Franco y Nobel, 1989
<i>F. cylindraceus</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Hilaria rigida</i>	—	—	Nobel, 1989
<i>F. peninsulae</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Haematoxylum brasiletto</i>	—	—	Arriega <i>et al.</i> , 1993
<i>Hamatocactus hamatacanthus</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Euphorbia antisiphilitica</i> y otras	—	—	Silvertown y Wilson, 1994
<i>Harrisia portoricensis</i> (Ci)	0.946 y 0.961	C1, C2 y C3	C9	S	—	—	—	—	—	Rojas-Sandoval y Meléndez-Ackerman, 2013
<i>Lophocereus schottii</i> (A)	—	—	—	—	—	—	<i>Celtis pallida</i> y otras	—	—	Parker, 1989
<i>Lophophora williamsii</i> (G)	1.06	C1	—	—	—	0.29	<i>Agave lechuguilla</i> , <i>Hechtia</i> sp., <i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	C2	Agregada	García, 2004
	1.07	C1	—	—	—	0.38	<i>Agave lechuguilla</i> , <i>Hechtia</i> sp., <i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	C2	Agregada	García, 2004
	1.08	C1	—	—	—	0.39	<i>Agave lechuguilla</i> , <i>Hechtia</i> sp., <i>C. leptocaulis</i>	C2	Agregada	García, 2004

Apéndice 1. Continuación.

Especie	λ	Valor mayor en w	Valor mayor en v	Elasticidad	Sensibilidad	Densidad (ind/m ²)	Nodriz (s)	Categoría más abundante	Distribución espacial	Referencia
<i>Mammillaria carnea</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Castela tortuosa</i>	—	—	Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000
<i>M. casoi</i> (G)	—	—	—	—	—	—	<i>Caesalpinia melanadenia</i>	—	—	Valiente-Baunet <i>et al.</i> , 1991a
<i>M. collina</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Castela tortuosa</i> y <i>Eupatorium adenophorum</i>	—	—	Valiente-Baunet <i>et al.</i> , 1991a
<i>M. crinita</i> (Ci)	—	—	—	—	—	0.016	Roca	—	Agregada	Larios-Ulloa <i>et al.</i> , 2015
<i>M. crucigera</i> (Ci)	0.977 y 0.896	Semillas, C7	C7	S	—	—	—	—	—	Contreras y Valverde, 2002
<i>M. dixanthocentron</i> (G)	1.6732	C1 y C2	C5	C	C2 a C4	—	Roca	C2	Agregada	Ramos, 2007
<i>M. ericantha</i> (Ci)	—	—	—	—	—	0.44 a 0.68	—	—	Uniforme	Valencia-Díaz <i>et al.</i> , 2012
<i>M. gaumeri</i> (G)	1.0041, 1.007 y 1.0116	C1	C5 y C6	S	C5, C6 y C9	0.03 a 0.3737	—	C5 y C6	—	Ferrer <i>et al.</i> , 2011
	1.0544, 0.8483 y 1.0147	C1	C5 y C7	S	C5, C6 y C9	—	—	C5 y C6	—	Ferrer <i>et al.</i> , 2011
	1.2281, 0.9984 y 0.9946	C1	C5 y C8	S	C5, C6 y C9	—	—	C5 y C6	—	Ferrer <i>et al.</i> , 2011
	1.0163, 1.0063 y 0.9274	C1	C5 y C9	S	C5, C6 y C9	—	—	C5 y C6	—	Ferrer <i>et al.</i> , 2011
	1.2629, 0.9632 y 1.0119	C1	C5 y C10	S	C5, C6 y C9	—	—	C5 y C6	—	Ferrer <i>et al.</i> , 2011
	0.9848, 1.0139 y 0.6255	C1	C5 y C11	S	C5, C6 y C9	—	—	C5 y C6	—	Ferrer <i>et al.</i> , 2011
	0.9964, 0.9986 y 1.0031	C1	C5 y C12	S	C5, C6 y C9	—	—	C5 y C6	—	Ferrer <i>et al.</i> , 2011
	0.9876, 0.9369 y 1.0313	C1	C5 y C12	S	C5, C6 y C9	—	—	C5 y C6	—	Ferrer <i>et al.</i> , 2011

Apéndice 1. Continuación.

Especie	λ	Valor mayor en w	Valor mayor en v	Elasticidad	Sensibilidad	Densidad (ind/m ²)	Nodriz (s)	Categoría más abundante	Distribución espacial	Referencia
<i>M. hamata</i> (Ci)	—	—	—	—	—	0.028	—	C2, C3, C4	—	Navarro <i>et al.</i> , 2007
<i>M. huitzilopochtli</i> (Ci)	0.6556 0.8742	—	—	S	—	—	—	—	—	Flores-Martínez <i>et al.</i> , 2010
	0.7356 a 0.8832	—	—	S	—	—	—	—	—	Flores-Martínez <i>et al.</i> , 2010
<i>M. kraehenbuehlii</i> (G)	—	—	—	—	—	—	Roca	—	Agregada y aleatorio	Flores-Martínez <i>et al.</i> , 2002
<i>M. lasiacantha</i> (G)	—	—	—	—	—	—	No	—	—	Nobel <i>et al.</i> , 1986
<i>M. magnimamma</i> (G)	0.956 y 1.333	C1	C2, C7	S	—	—	—	—	—	Valverde <i>et al.</i> , 2004
	0.967 y 0.945	C1	C3, C5	S	—	—	—	—	—	Valverde <i>et al.</i> , 2004
<i>M. mathildae</i> (Ci)	—	—	—	—	—	0.0161	<i>Bursera fagaroides</i> y <i>Myrtillocactus geometrizans</i>	—	Agregada	Hernández-Oria <i>et al.</i> , 2003
<i>M. microcarpa</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Opuntia fulgida</i>	—	—	Mc Auliffe, 1984b
<i>M. mystax</i> (G)	1.15	C2	C5	S	J1 a J2	0.046	—	C4	—	Saldívar-Sánchez y Navarro-Carbajal, 2012
<i>M. oteroi</i> (G)	—	—	—	—	—	0.053	<i>Quercus castanea</i>	—	Agregada	Martínez <i>et al.</i> , 2001
<i>M. pectinifera</i> (G)	—	—	—	—	—	—	Roca	—	—	Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000
<i>M. polythele</i> (Ci)	—	—	—	—	—	0.0044	Roca	—	—	Larios-Ulloa <i>et al.</i> , 2015
<i>M. supertexta</i> (Ci)	1.0888	C3	C5	S	—	0.64299	Roca	C3	Agregada	Avendaño, 2007
<i>M. thornberi</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Celtis pallida</i> y otras	—	—	Suzán <i>et al.</i> , 1996
<i>M. zephyranthoides</i> (G)	—	—	—	—	—	1.3	—	C5 y C4	—	Navarro y Juárez, 2006
	—	—	—	—	—	0.98	—	C5 y C3	—	Navarro y Juárez, 2006
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> (C)	1.009 a 1.045	Semillas, C1, C2	C9, C10	S	—	0.0129 a 0.02	—	—	—	Esparza-Olguín <i>et al.</i> , 2005
<i>N. tetetzo</i> (C)	0.978 a 1.034	Semillas, C7, C8, C1	C6, C10	S	—	0.12 a 0.18	—	—	—	Esparza-Olguín <i>et al.</i> , 2005
<i>N. mezcalaensis</i> (C)	0.992 a 1.091	Semillas, C7, C8, C2	C6, C9	S	—	0.1 a 0.168	—	—	—	Esparza-Olguín <i>et al.</i> , 2005
	—	—	—	—	—	—	—	—	Agregada y aleatorio	Nova, 2010

Apéndice 1. Continuación.

Especie	λ	Valor mayor en w	Valor mayor en v	Elasticidad	Sensibilidad	Densidad (ind/m ²)	Nodriz (s)	Categoría más abundante	Distribución espacial	Referencia
<i>Neolloydia pseudopectinata</i> (G)	—	—	—	—	—	0.524	Roca	—	Agregada	Martínez-Ávalos <i>et al.</i> , 1994
<i>Opuntia rastrera</i> (A)	1.04	—	—	S	Adulto	—	<i>Cordia parvifolia</i> , <i>Hilaria mutica</i> y otras	—	—	Mandujano, 2001
	0.997	—	—	S	Adulto	—	<i>Cordia parvifolia</i> , <i>Hilaria mutica</i> y otras	—	—	Mandujano, 2001
<i>O. streptacantha</i> (A)	—	—	—	—	—	—	<i>Acacia schaffneri</i>	—	—	Flores y Yeanton, 2000
<i>Pachycereus pecten-aborigium</i> (C)	1.060 y 1.086	C1 y C2	—	S	—	—	—	—	—	Morales-Romero <i>et al.</i> , 2011
<i>P. pringlei</i> (C)	—	—	—	—	—	0.0022 a 1.025	—	—	—	Medel-Narvaez, 2006
	—	—	—	—	—	—	<i>Olneya tesota</i> y <i>Prosopis articulata</i>	—	—	Valiente-Baunet <i>et al.</i> , 1995
<i>P. weberi</i> (C)	—	—	—	—	—	0.008	—	C2	—	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> , 2009
	—	—	—	—	—	0.0322	<i>Mimosa</i> sp.	C4	—	Martínez-Peralta <i>et al.</i> , 2010
<i>Peniocereus greggii</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Celtis pallida</i>	—	—	Suzán <i>et al.</i> , 1996
<i>P. striatus</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Olneya tesota</i> y otras	—	—	Suzán <i>et al.</i> , 1996
<i>Pterocereus gaumeri</i> (C)	1.032	C1, C2 y C3	C8 y C9	S	—	—	—	—	—	Méndez <i>et al.</i> , 2004
	0.954	C1, C2 y C3	C1, C10	S	—	—	—	—	—	Méndez <i>et al.</i> , 2004
<i>Polaskia chende</i> (A)	—	—	—	—	—	0.0046	—	C1	—	Mandujano <i>et al.</i> , 2004
	—	—	—	—	—	0.0124	—	C1	—	Mandujano <i>et al.</i> , 2004
	—	—	—	—	—	0.0012	—	C1	—	Mandujano <i>et al.</i> , 2004
	—	—	—	—	—	0.009	—	C1	—	Mandujano <i>et al.</i> , 2004
	—	—	—	—	—	0.0018	—	C1	—	Mandujano <i>et al.</i> , 2004
<i>Stenocactus anfractuosus</i> (G)	—	—	—	—	—	0.0125 a 0.9150	No	—	—	Fuentes, 2012
<i>S. crispatus</i> (G)	1.2	C2	C7	S	J2 a J3	—	—	—	—	López-Flores y Navarro-Carbajal, 2009

Apéndice 1. Continuación.

Especie	λ	Valor mayor en w	Valor mayor en v	Elasticidad	Sensibilidad	Densidad (ind/m ²)	Nodrizas (s)	Categoría más abundante	Distribución espacial	Referencia
<i>Stenocereus eruca</i> (Ci)	1.014 a 1.027	—	—	S	—	—	—	—	—	Clark-Tapia <i>et al.</i> , 2005
	1.002 a 1.031	—	—	S	—	—	—	—	—	Clark-Tapia <i>et al.</i> , 2005
	1.023 a 1.034	—	—	S	—	—	—	—	—	Clark-Tapia <i>et al.</i> , 2005
	1.013 a 1.020	—	—	S	—	—	—	—	—	Clark-Tapia <i>et al.</i> , 2005
	0.965 a 1.030	—	—	S	—	—	—	—	—	Clark-Tapia <i>et al.</i> , 2005
<i>S. thurberi</i> (Ci)	—	—	—	—	—	—	<i>Jatropha vernicosa</i> y otras	—	—	Arriega <i>et al.</i> , 1993
<i>Trichocereus atacamensis</i> (C)	—	—	—	—	—	—	<i>Larrea divaricata</i> y otras	—	—	De Viana <i>et al.</i> , 2001
<i>Turbinicarpus horripilus</i> (G)	1.23	—	—	S	—	0.71	<i>Selaginella</i> y <i>Mimosa</i>	—	Agregada	Matias, 2007
<i>T. pseudomacrochele</i> (G)	—	—	—	—	—	1.6	—	—	Aleatoria	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> , 2008
	—	—	—	—	—	5.3	—	—	Agregada	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> , 2008
	—	—	—	—	—	2.7	—	—	Agregada	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> , 2008
	—	—	—	—	—	0.46	—	—	Agregada	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> , 2008

Apéndice 2. Simulaciones matriciales.

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 70%, sin banco de semillas ($a_{11}= 0$), el reclutamiento de campo ($a_{12}=0.0017$ y $a_{13}= 0.0015$), cuya $\lambda = 0.09692 \pm 0.1007$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda = 0.9692$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.000	0.000	0.000	0.857	3.660	15.831	21.475	55.806	0.956	0.01
P	0.0017	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	3.05
J	0.0015	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.006	3.00
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.009	3.33
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.003	3.80
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.005	4.55
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.005	5.65
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.013	6.09

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 5 y 1.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.046			0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
P	14.076	0.044	0.081					
J	13.829	0.043	0.080	0.133				
A1		0.047	0.088	0.148	0.048	0.078		
A2			0.101	0.169	0.055	0.089		
A3			0.121	0.202	0.065	0.106		0.282
A4					0.081	0.132	0.144	0.350
A5					0.088	0.142	0.156	0.378

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	Σ
S	0.000			0.000	0.001	0.004	0.006	0.036	
P	0.025	0.018	0.001						F 0.046
J	0.021	0.023	0.033	0.001					
A1		0.003	0.042	0.099	0.002	0.002			C 0.311
A2			0.001	0.031	0.022	0.000			
A3			0.002	0.016	0.026	0.048		0.015	S 0.602
A4					0.002	0.049	0.074	0.019	
A5					0.002	0.004	0.064	0.308	R 0.041

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría del salto de S a J, de la transición de S a P y en la permanencia de A5; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 70%, sin banco de semillas ($a_{11}=0$), el reclutamiento experimental ($a_{12}=0.01$), cuya $\lambda=1.0297 \pm 0.0927$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda=1.0297$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.000	0.000	0.000	0.857	3.660	15.831	21.475	55.806	0.923	0.01
P	0.010	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	1.03
J	0.000	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	1.11
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.019	1.35
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.006	1.77
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.007	2.32
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.006	3.05
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.012	3.50

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 1 y plántulas.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.061			0.001	0.000	0.000	0.000	0.001
P	6.273	0.101	0.087					
J		0.108	0.094	0.137				
A1		0.132	0.114	0.167	0.049	0.065		
A2			0.150	0.219	0.065	0.085		
A3			0.196	0.286	0.085	0.111		0.182
A4					0.111	0.146	0.128	0.239
A5					0.128	0.168	0.147	0.274

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		Σ
S	0.000			0.001	0.001	0.007	0.009	0.042		
P	0.061	0.039	0.001						F	0.061
J		0.055	0.037	0.001						
A1		0.007	0.051	0.105	0.002	0.002			C	0.387
A2			0.002	0.039	0.024	0.000				
A3			0.003	0.021	0.032	0.047		0.009	S	0.524
A4					0.002	0.051	0.062	0.012		
A5					0.003	0.004	0.057	0.210	R	0.028

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría en la transición de S a P y en el salto de A1 a A3; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 70%, con un banco de semillas del 11% ($a_{11}= 11$), el reclutamiento de campo ($a_{12}=0.0017$ y $a_{13}= 0.0015$), cuya $\lambda = 0.9746 \pm 0.0995$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda = 0.9746$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.110	0.000	0.000	0.857	3.660	15.831	21.475	55.806	0.959	0.01
P	0.0017	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	2.71
J	0.0015	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	2.69
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.009	3.01
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.003	3.49
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.005	4.21
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.005	5.26
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.011	5.70

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 5 y 1.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.054			0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
P	14.589	0.045	0.083					
J	14.456	0.044	0.082	0.134				
A1		0.050	0.092	0.150	0.048	0.076		
A2			0.106	0.174	0.056	0.088		
A3			0.128	0.210	0.068	0.107		0.269
A4					0.084	0.133	0.142	0.336
A5					0.091	0.145	0.154	0.364

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		Σ
S	0.006			0.000	0.001	0.004	0.006	0.037		
P	0.025	0.018	0.001						F	0.048
J	0.022	0.024	0.034	0.001						
A1		0.003	0.043	0.100	0.002	0.002			C	0.316
A2			0.001	0.032	0.022	0.000				
A3			0.002	0.016	0.027	0.048		0.015	S	0.597
A4					0.002	0.049	0.073	0.018		
A5					0.002	0.004	0.063	0.295	R	0.040

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría del salto de S a J, de la transición de S a P y en la permanencia de A5; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 70%, con un banco de semillas del 11% ($a_{11}= 0.11$), el reclutamiento experimental ($a_{12}=0.01$), cuya $\lambda= 1.0369 \pm 0.09201$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda= 1.0369$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.110	0.000	0.000	0.857	3.660	15.831	21.475	55.806	0.926	0.01
P	0.010	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.93
J	0.000	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	1.01
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.018	1.24
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.005	1.65
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.007	2.18
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.006	2.88
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.011	3.33

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 1 y plántulas.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.069			0.001	0.000	0.001	0.000	0.001
P	6.432	0.102	0.087					
J		0.111	0.095	0.136				
A1		0.136	0.117	0.167	0.049	0.063		
A2			0.156	0.223	0.065	0.084		
A3			0.206	0.294	0.086	0.111		0.173
A4					0.114	0.147	0.126	0.229
A5					0.131	0.170	0.145	0.264

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	Σ
S	0.007			0.001	0.001	0.008	0.009	0.043	
P	0.062	0.039	0.001						F 0.062
J		0.056	0.037	0.001					
A1			0.052	0.105	0.002	0.002			C 0.383
A2			0.002	0.039	0.024	0.000			
A3			0.003	0.021	0.032	0.047		0.009	S 0.521
A4					0.002	0.051	0.061	0.012	
A5					0.003	0.004	0.056	0.201	R 0.027

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría en la transición de S a P y en el salto de A1 a A3; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 70%, con un banco de semillas del 44% ($a_{11}= 0.44$), el reclutamiento de campo ($a_{12}=0.0017$ y $a_{13}= 0.0015$), cuya $\lambda = 0.9981 \pm 0.0944$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda= 0.9981$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.440	0.000	0.000	0.857	3.660	15.831	21.475	55.806	0.968	0.01
P	0.0017	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	1.72
J	0.0015	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	1.77
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.008	2.06
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.002	2.52
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.003	3.15
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.003	4.03
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.007	4.49

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 1 y 5.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.095			0.001	0.000	0.000	0.000	0.001
P	16.324	0.048	0.087					
J	16.768	0.049	0.089	0.134				
A1			0.103	0.156	0.048	0.070		
A2			0.127	0.192	0.059	0.086		
A3			0.158	0.240	0.074	0.107		0.220
A4					0.095	0.137	0.133	0.281
A5					0.106	0.152	0.148	0.313

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	Σ
S	0.042			0.001	0.001	0.005	0.007	0.039	
P	0.028	0.019	0.001						F 0.053
J	0.025	0.026	0.036	0.001					
A1		0.003	0.048	0.102	0.002	0.002			C 0.332
A2			0.002	0.035	0.023	0.000			
A3			0.002	0.018	0.029	0.047		0.012	S 0.582
A4					0.002	0.049	0.066	0.015	
A5					0.002	0.004	0.059	0.248	R 0.033

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría del salto de S a J, de la transición de S a P y en la permanencia de A5; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 70%, con un banco de semillas del 44% ($a_{11}= 0.44$), el reclutamiento experimental ($a_{12}= 0.01$), cuya $\lambda= 1.0658 \pm 0.0888$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda= 1.0658$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.440	0.000	0.000	0.857	3.660	15.831	21.475	55.806	0.933	0.01
P	0.010	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	0.63
J	0.000	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.010	0.71
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.015	0.91
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.004	1.28
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.006	1.75
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.006	2.36
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.012	2.80

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 1 y plántulas.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.111			0.002	0.001	0.001	0.000	0.001
P	6.955	0.105	0.086					
J		0.119	0.097	0.129				
A1		0.153	0.125	0.166	0.046	0.057		
A2			0.176	0.234	0.066			
A3			0.240	0.319	0.090	0.110		0.143
A4					0.121	0.148	0.117	0.193
A5					0.144	0.176	0.139	0.229

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	Σ
S	0.046			0.001	0.002	0.009	0.010	0.043	
P	0.065	0.039	0.001						F 0.065
J		0.059	0.037	0.001					
A1		0.008	0.054	0.101	0.002	0.001			C 0.397
A2			0.002	0.040	0.024	0.000			
A3			0.003	0.022	0.032	0.045		0.007	S 0.516
A4					0.003	0.050	0.055	0.010	
A5					0.003	0.004	0.052	0.169	R 0.022

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría en la transición de S a P y el salto de A1 a A3; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A3.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 80%, sin banco de semillas ($a_{11}= 0$), el reclutamiento de campo ($a_{12}= 0.0017$ y $a_{13}= 0.0015$), cuya $\lambda = 0.975 \pm 0.1$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda = 0.975$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.000	0.000	0.000	0.981	4.193	18.133	24.598	63.924	0.959	0.01
P	0.0015	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	3.06
J	0.0017	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	3.04
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.009	3.40
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.003	3.95
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.004	4.78
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.005	5.97
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.011	6.48

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 5 y 1.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.048			0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
P	14.759	0.045	0.083					
J	14.642	0.045	0.083	0.135				
A1		0.050	0.093	0.152	0.049	0.077		
A2			0.108	0.176	0.056	0.089		
A3			0.130	0.213	0.068	0.108		0.269
A4					0.085	0.135	0.143	0.336
A5					0.093	0.146	0.155	0.365

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		Σ
S	0.000			0.000	0.001	0.004	0.006	0.037		
P	0.026	0.018	0.001						F	0.048
J	0.023	0.024	0.035	0.001						
A1		0.003	0.044	0.101	0.002	0.002			C	0.319
A2			0.001	0.033	0.022	0.000				
A3			0.002	0.016	0.027	0.048		0.015	S	0.593
A4					0.002	0.050	0.073	0.018		
A5					0.002	0.004	0.064	0.296	R	0.040

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría de la transición de S a P, el salto de S a J y en la permanencia de A5; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 80%, sin banco de semillas ($a_{11}= 0$), el reclutamiento experimental ($a_{12}= 0.01$), cuya $\lambda= 1.038 \pm 0.0922$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda= 1.038$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.000	0.000	0.000	0.981	4.193	18.133	24.598	63.924	0.927	0.01
P	0.010	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	1.04
J	0.000	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	1.13
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.018	1.39
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.005	1.87
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.007	2.47
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.006	3.26
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.010	3.78

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 1 y plántulas.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.063			0.001	0.000	0.000	0.000	0.001
P	6.524	0.103	0.088					
J		0.112	0.096	0.137				
A1		0.139	0.118	0.169	0.049	0.064		
A2			0.159	0.226	0.066	0.085		
A3			0.209	0.298	0.087	0.112		0.173
A4					0.115	0.149	0.126	0.229
A5					0.133	0.172	0.146	0.265

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		Σ
S	0.000			0.001	0.001	0.008	0.009	0.043		
P	0.063	0.039	0.001						F	0.063
J		0.057	0.038	0.001						
A1		0.007	0.053	0.105	0.002	0.002			C	0.394
A2			0.002	0.039	0.025	0.000				
A3			0.003	0.021	0.032	0.047		0.009	S	0.516
A4					0.003	0.051	0.061	0.012		
A5					0.003	0.004	0.056	0.201	R	0.027

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría en la transición de S a P y en el salto de A1 a A3; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 80%, con un banco de semillas del 11% ($a_{11}= 0.11$), el reclutamiento de campo ($a_{12}= 0.0017$ y $a_{13}= 0.0015$), cuya $\lambda = 0.9811 \pm 0.0988$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda = 0.9811$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.110	0.000	0.000	0.981	4.193	18.133	24.598	63.924	0.962	0.01
P	0.0017	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	2.72
J	0.0015	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	2.72
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.009	3.08
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.003	3.63
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.004	4.43
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.004	5.56
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.010	6.08

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 5 y 1.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.056			0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
P	15.264	0.046	0.085					
J	15.278	0.046	0.085	0.136				
A1		0.052	0.096	0.154	0.049	0.075		
A2			0.113	0.181	0.058	0.089		
A3			0.138	0.221	0.070	0.108		0.257
A4					0.088	0.136	0.141	0.323
A5					0.097	0.148	0.154	0.352

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		Σ
S	0.006			0.000	0.001	0.005	0.006	0.038		
P	0.026	0.019	0.001						F	0.050
J	0.023	0.025	0.035	0.001						
A1		0.003	0.045	0.102	0.002	0.002			C	0.324
A2			0.002	0.033	0.023	0.000				
A3			0.002	0.017	0.028	0.048		0.014	S	0.588
A4					0.002	0.050	0.072	0.017		
A5					0.002	0.004	0.063	0.283	R	0.038

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría del salto de S a J, de la transición de S a P y en la permanencia de A5; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 80%, con un banco de semillas del 11% ($a_{11}= 0.11$), el reclutamiento experimental ($a_{12}= 0.01$), cuya $\lambda= 1.0458 \pm 0.09205$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda= 1.0458$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.110	0.000	0.000	0.981	4.193	18.133	24.598	63.924	0.930	0.01
P	0.010	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.94
J	0.000	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.012	1.03
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.017	1.28
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.005	1.74
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.006	2.32
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.005	3.09
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.009	3.61

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 1 y plántulas.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.071			0.001	0.000	0.000	0.000	0.001
P	6.683	0.104	0.088					
J		0.115	0.097	0.136				
A1		0.143	0.121	0.169	0.049	0.062		
A2			0.164	0.230	0.066	0.084		
A3			0.219	0.306	0.088	0.112		0.165
A4					0.117	0.149	0.124	0.219
A5					0.137	0.174	0.145	0.256

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		Σ
S	0.008			0.001	0.002	0.008	0.009	0.043		
P	0.064	0.039	0.001						F	0.064
J		0.058	0.038	0.001						
A1		0.007	0.053	0.105	0.002	0.002			C	0.398
A2			0.002	0.040	0.024	0.000				
A3			0.003	0.022	0.033	0.047		0.008	S	0.513
A4					0.003	0.051	0.059	0.011		
A5					0.003	0.004	0.055	0.193	R	0.025

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría en la transición de S a P y en el salto de A1 a A3; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 80%, con un banco de semillas del 44% ($a_{11}= 0.44$), el reclutamiento de campo ($a_{12}= 0.0017$ y $a_{13}= 0.0015$), cuya $\lambda = 1.0055 \pm 0.09415$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda = 1.0055$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.440	0.000	0.000	0.981	4.193	18.133	24.598	63.924	0.970	0.01
P	0.0017	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	1.74
J	0.0015	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	1.80
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.007	2.12
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.002	2.64
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.003	3.34
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.003	4.30
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.006	4.82

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 1 y 5.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.098			0.001	0.000	0.000	0.000	0.001
P	16.955	0.049	0.088					
J	17.607	0.051	0.091	0.135				
A1		0.060	0.108	0.159	0.049	0.069		
A2			0.134	0.198	0.061	0.086		
A3			0.170	0.250	0.077	0.108		0.210
A4					0.099	0.139	0.131	0.270
A5					0.111	0.156	0.147	0.303

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		Σ
S	0.043			0.001	0.001	0.006	0.007	0.040		
P	0.029	0.019	0.001						F	0.055
J	0.026	0.027	0.037	0.001						
A1		0.003	0.049	0.103	0.002	0.002			C	0.339
A2			0.002	0.036	0.023	0.000				
A3			0.002	0.019	0.029	0.047		0.011	S	0.575
A4					0.002	0.050	0.065	0.014		
A5					0.003	0.004	0.059	0.238	R	0.032

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría del salto de S a J, de la transición de S a P y en la permanencia de A5; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad devaluada al 80%, con un banco de semillas del 44% ($a_{11}= 0.044$), el reclutamiento experimental ($a_{12}= 0.01$), cuya $\lambda= 1.0754 \pm 0.0891$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda= 1.0754$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.440	0.000	0.000	0.981	4.193	18.133	24.598	63.924	0.941	0.01
P	0.010	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.64
J	0.000	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.73
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.015	0.94
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.004	1.36
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.005	1.87
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.004	2.55
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.006	3.05

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 1 y plántulas.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.113			0.002	0.000	0.001	0.000	0.001
P	7.200	0.107	0.087					
J		0.123	0.099	0.128				
A1		0.160	0.129	0.167	0.046	0.056		
A2			0.185	0.240	0.066	0.080		
A3			0.255	0.331	0.092	0.110		0.136
A4					0.125	0.150	0.115	0.185
A5					0.149	0.180	0.138	0.221

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		Σ
S	0.046			0.002	0.002	0.010	0.010	0.043		
P	0.067	0.039	0.001						F	0.067
J		0.060	0.038	0.001						
A1		0.008	0.055	0.101	0.002	0.001			C	0.403
A2			0.002	0.040	0.024	0.000				
A3			0.003	0.023	0.033	0.045		0.007	S	0.509
A4					0.003	0.050	0.054	0.009		
A5					0.003	0.004	0.051	0.162	R	0.021

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría en la transición de S a P y en el salto de A1 a A3; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad del 100%, sin banco de semillas ($a_{11}= 0$), el reclutamiento de campo ($a_{12}= 0.0017$ y $a_{13}= 0.0015$), cuya $\lambda = 0.9859 \pm 0.0991$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda = 0.9859$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.000	0.000	0.000	1.217	5.200	22.487	30.504	79.270	0.964	0.01
P	0.0017	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	3.07
J	0.0015	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	3.10
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.008	3.53
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.003	4.20
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.004	5.17
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.004	6.52
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.009	7.16

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 5 y 1.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.052			0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
P	15.851	0.048	0.087					
J	15.984	0.048	0.088	0.138				
A1		0.055	0.100	0.157	0.050	0.075		
A2			0.119	0.187	0.059	0.089		
A3			0.146	0.230	0.073	0.110		0.250
A4					0.092	0.139	0.141	0.315
A5					0.101	0.152	0.155	0.346

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	Σ
S	0.000			0.001	0.001	0.005	0.007	0.039	
P	0.027	0.019	0.001						F 0.052
J	0.024	0.026	0.036	0.001					
A1		0.003	0.047	0.104	0.002	0.002			C 0.332
A2			0.002	0.034	0.023	0.000			
A3			0.002	0.017	0.028	0.048		0.013	S 0.579
A4					0.002	0.050	0.071	0.017	
A5					0.002	0.004	0.063	0.277	R 0.037

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría de la transición de S a P, el salto de S a J y en la permanencia de A5; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad del 100%, sin banco de semillas ($a_{11}= 0$), el reclutamiento experimental ($a_{12}= 0.01$), cuya $\lambda= 0.10531 \pm 0.0928$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda= 0.10531$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.000	0.000	0.000	1.217	5.200	22.487	30.504	79.270	0.933	0.01
P	0.010	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	1.05
J	0.000	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.012	1.17
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.017	1.47
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.005	2.02
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.006	2.72
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.005	3.64
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.008	4.28

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 1 y plántulas.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.066			0.001	0.000	0.000	0.000	0.001
P	6.938	0.107	0.089					
J		0.119	0.099	0.136				
A1		0.150	0.125	0.171	0.049	0.061		
A2			0.172	0.236	0.068	0.085		
A3			0.231	0.317	0.091	0.114		0.160
A4					0.122	0.152	0.124	0.214
A5					0.143	0.179	0.146	0.251

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		Σ
S	0.000			0.001	0.002	0.009	0.010	0.044		
P	0.066	0.040	0.001						F	0.066
J		0.059	0.038	0.001						
A1		0.007	0.055	0.106	0.002	0.001			C	0.406
A2			0.002	0.041	0.025	0.000				
A3			0.003	0.022	0.033	0.047		0.008	S	0.503
A4					0.003	0.052	0.059	0.011		
A5					0.003	0.004	0.055	0.188	R	0.025

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría en la transición de S a P y en el salto de A1 a A3; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad del 100%, con un banco de semillas del 11% ($a_{11}=0.11$), el reclutamiento de campo ($a_{12}=0.0017$ y $a_{13}=0.0015$), cuya $\lambda = 0.992 \pm 0.0981$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda = 0.9920$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.110	0.000	0.000	1.217	5.200	22.487	30.504	79.270	0.966	0.01
P	0.0017	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	2.73
J	0.0015	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	2.78
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.008	3.21
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.003	3.87
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.004	4.80
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.004	6.10
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.008	6.74

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 5 y 1.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.060			0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
P	16.345	0.048	0.088					
J	16.636	0.049	0.090	0.138				
A1		0.057	0.103	0.159	0.050	0.073		
A2			0.125	0.193	0.060	0.089		
A3			0.155	0.239	0.075	0.110		0.238
A4					0.095	0.140	0.139	0.302
A5					0.105	0.155	0.153	0.334

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		Σ
S	0.007			0.001	0.001	0.005	0.007	0.040		
P	0.028	0.019	0.001						F	0.053
J	0.025	0.026	0.037	0.001						
A1		0.003	0.048	0.104	0.002	0.002			C	0.337
A2			0.002	0.035	0.023	0.000				
A3			0.002	0.018	0.029	0.048		0.013	S	0.574
A4					0.002	0.051	0.070	0.016		
A5					0.002	0.004	0.062	0.266	R	0.035

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría de la transición de S a P, el salto de S a J y en la permanencia de A5; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad del 100%, con banco de semillas del 11% ($a_{11}= 0.11$), el reclutamiento experimental ($a_{12}= 0.01$), cuya $\lambda= 1.0606 \pm 0.0922$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda= 1.0606$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.110	0.000	0.000	1.217	5.200	22.487	30.504	79.270	0.936	0.01
P	0.010	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.95
J	0.000	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.012	1.07
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.016	1.35
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.004	1.89
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.006	2.57
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.004	3.46
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.007	4.09

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas seguidas de los adultos 1 y plántulas.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.075			0.001	0.000	0.000	0.000	0.001
P	7.091	0.108	0.089					
J		0.122	0.100	0.135				
A1		0.155	0.127	0.171	0.048	0.060		
A2			0.178	0.240	0.068	0.084		
A3			0.242	0.325	0.092	0.114		0.152
A4					0.124	0.153	0.122	0.205
A5					0.146	0.181	0.144	0.242

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5		Σ
S	0.008			0.001	0.002	0.009	0.010	0.044		
P	0.067	0.040	0.001						F	0.067
J		0.060	0.039	0.001						
A1		0.008	0.055	0.105	0.002	0.001			C	0.409
A2			0.002	0.041	0.025	0.000				
A3			0.003	0.023	0.033	0.047		0.008	S	0.501
A4					0.003	0.052	0.058	0.010		
A5					0.003	0.004	0.054	0.180	R	0.024

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría en la transición de S a P y en el salto de A1 a A3; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.

Apéndice 2. Simulaciones matriciales. *Continuación.*

Matriz poblacional considerando fecundidad del 100%, con banco de semillas de 44% ($a_{11}= 0.44$), el reclutamiento de campo ($a_{12}= 0.0017$ y $a_{13}= 0.0015$), cuya $\lambda = 1.0178 \pm 0.0939$. Se obtuvo la estructura estable de tamaño (w) y el valor reproductivo (v) estandarizados.

$\lambda = 1.0178$	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	w	v
S	0.440	0.000	0.000	1.217	5.200	22.487	30.504	79.270	0.973	0.01
P	0.002	0.395	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	1.76
J	0.002	0.526	0.408	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	1.86
A1	0.000	0.053	0.461	0.649	0.045	0.026	0.000	0.000	0.007	2.23
A2	0.000	0.000	0.013	0.181	0.386	0.000	0.000	0.000	0.002	2.85
A3	0.000	0.000	0.013	0.074	0.386	0.436	0.000	0.053	0.003	3.67
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.359	0.500	0.053	0.003	4.77
A5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.026	0.400	0.789	0.005	5.42

Para esta modelación el valor reproductivo aumenta conforme aumenta la categoría de tamaño y en la estructura estable los valores mayores son semillas, adultos 1 seguidas de juveniles y adultos 5.

Análisis prospectivo de sensibilidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5
S	0.102			0.001	0.000	0.000	0.000	0.001
P	17.963	0.051	0.090					
J	18.992	0.054	0.096	0.136				
A1		0.064	0.114	0.163	0.049	0.067		
A2			0.147	0.208	0.063	0.085		
A3			0.188	0.268	0.081	0.110		0.194
A4					0.105	0.143	0.129	0.253
A5					0.119	0.162	0.147	0.287

Análisis prospectivo de elasticidad:

	S	P	J	A1	A2	A3	A4	A5	Σ
S	0.044			0.001	0.001	0.007	0.008	0.041	
P	0.030	0.020	0.001						F 0.058
J	0.028	0.028	0.038	0.001					
A1		0.003	0.052	0.104	0.002	0.002			C 0.350
A2			0.002	0.037	0.024	0.000			
A3			0.002	0.020	0.031	0.047		0.010	S 0.563
A4					0.002	0.050	0.064	0.013	
A5					0.003	0.004	0.058	0.223	R 0.030

En la matriz de sensibilidad los números mayores se encuentran en la categoría de la transición de S a P, el salto de S a J y en la permanencia de A5; mientras que el proceso demográfico con mayor impacto en λ , según la matriz de elasticidad, es la permanencia (S) de A5 y A1.