



---

---

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Estrategias reproductivas para el establecimiento de *Cylindropuntia imbricata* en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Querétaro, México**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA:

**QUETZALLI GUADALUPE PADILLA SOTO**

ASESORA:

**DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ**

Ciudad de México, 2017





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

Padilla

Soto

Quetzalli Guadalupe

55902972

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

307178750

2. Datos del Autor

Dra.

María del Carmen

Mandujano

Sánchez

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Carlos

Martorell

Delgado

4. Datos del sinodal 2

M. en C.

Irene

Pisanty

Baruch

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Israel Gustavo

Carrillo

Angeles

6. Datos del sinodal 4

Dra.

Mariana

Hernández

Apolinar

7. Datos del trabajo escrito

Estrategias reproductivas para el establecimiento de *Cylindropuntia imbricata* en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Querétaro, México

70 p

2017

## ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS OFICIALES .....	5
DEDICATORÍA .....	6
RESUMEN.....	7
<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>8</b>
1.1. Los Cactus.....	8
1.2. Adaptaciones al medio .....	8
1.3. Reproducción .....	9
1.4. Estudios poblacionales en cactus clonales .....	13
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>16</b>
<b>3. MÉTODO.....</b>	<b>17</b>
3.1. Sitio de Estudio .....	17
3.2. Especie de Estudio .....	18
3.3. Distribución espacial.....	19
3.4. Comparación del establecimiento clonal frente al sexual .....	22
3.5. Estudio poblacional.....	23
3.6. Construcción de la matriz de transición .....	24
3.7. Modelo de matriz poblacional.....	26
3.8. Simulaciones del crecimiento poblacional .....	28
3.9. Análisis de sensibilidad y elasticidad.....	28
3.10. Triángulo Demográfico.....	29
<b>4. RESULTADOS.....</b>	<b>30</b>
4.1. Distribución espacial.....	30
4.2. Comparación del establecimiento clonal frente al sexual .....	32
4.3. Estructura poblacional.....	37
4.4 Análisis poblacional con clonación.....	41
4.5 Análisis de sensibilidad y elasticidad.....	44
4.6 Análisis poblacional sin clonalidad.....	47
4.7. Análisis de sensibilidad y elasticidad.....	50
<b>5. DISCUSIÓN.....</b>	<b>52</b>
5.1. Distribución espacial.....	52
5.2. Comparación entre establecimiento clonal y sexual .....	54

5.3. Análisis Demográfico.....	57
<b>6. CONCLUSIONES.....</b>	<b>62</b>
<b>7. LITERATURA CITADA .....</b>	<b>63</b>

## AGRADECIMIENTOS OFICIALES

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, perteneciente a la 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, 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: el Dr. Zenón Cano Santana, el Dr. Jordan Golubov, el Dr. Víctor López Gómez, la M. en C. Irene Pisanty, el M. en C. Iván Castellanos Vargas, la M. en C. Rosa Mancilla Ramírez, la Dra. Mónica Elisa Queijeiro Bolaños, el Dr. Israel Carrillo Ángeles, la Dra. Concepción Martínez Peralta y al M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez.

Al Jardín Botánico Regional de Cadereyta “ Ing. Manuel González de Cosío” ubicado en el Camino a la Antigua Hacienda de Tovares, s/n. Ejido de Fuentes y Pueblo Nuevo en Cadereyta de Montes, Querétaro, 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.

Al Departamento de El Hombre y Su Ambiente-CBS-Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco por permitir el desarrollo del experimento en las instalaciones del invernadero.

A los profesores Carlos Martorell Delgado, Irene Pisanty Baruch, Israel Carrillo Angeles y Mariana Hernandez Apolinar que componen el jurado de este trabajo sus correcciones y comentarios mejoraron bastante este trabajo.

## DEDICATORÍA

A mi mamá Carmen Cresencia Soto Huerta te agradezco por todo, los regañones en su momento, las largas pláticas en el comedor, las bonitas tardes de convivencia, por el cariño que me has dado y la confianza que depositaste en mí.

A mi papa y hermanos, que son una base fundamental en mi crecimiento y formación como persona, me han dado lo mejor de sí mismos. Se los agradezco de verdad.

A Citlali y Linda que el tiempo no nos separó. Ya son más de 7 años de amistad y seguirán contando.

A Pepillo, por la compañía, amistad y la buena actitud para ayudarme cada vez que algo me salía mal, fuiste pieza fundamental en la conclusión de este trabajo:

## RESUMEN

El proceso reproductivo es costoso para los organismos y por ello se seleccionan estrategias para dejar el mayor número de descendientes. El objetivo del trabajo fue determinar cuál es la forma de reproducción - sexual o clonal- más efectiva en una población de *Cylindropuntia imbricata*, y estimar la contribución de estas formas de reproducción en la dinámica de esta población. Para lograr este objetivo se obtuvo la distribución de los vástagos para relacionarlos con su capacidad de dispersión. Además, se llevó a cabo un experimento factorial con el fin de probar el establecimiento de los dos tipos de propágulos clonales y sexuales, por último se utilizaron modelos matriciales poblacionales, así como análisis de sensibilidad y elasticidad que determinaron la contribución de cada proceso a la tasa finita de crecimiento. El estudio se realizó en un espacio aledaño al Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Querétaro. Los resultados experimentales y de campo indicaron que en esta población el reclutamiento es muy bajo en ambos tipos de reproducción aunque se reconoció que el porcentaje de establecimiento clonal fue mayor, lo que sugiere que la reproducción de este tipo es más probable y eficiente. Posiblemente la presencia de ambas estrategias de reproducción facilita la persistencia de este tipo de especies en ambientes extremos. Por tanto, la conclusión es que la estrategia reproductiva es mixta, y que ambos tipos de propágulos pueden contribuir al crecimiento de la población.

**Palabras clave:** *Cylindropuntia imbricata*, demografía, clonalidad, distribución, establecimiento.

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1. Los Cactus

La aparición de las cactáceas está fechada hace 80 millones de años (Gibson y Nobel, 1986). A pesar de que los registros fósiles son pocos, se considera que los cactus surgen de ancestros foliados ya extintos, que vivieron en territorios emergidos en las zonas del Caribe después de separarse el continente Americano del continente Africano, por lo que no hubo oportunidad de su dispersión, establecimiento y evolución en otros continentes (Gibson y Nobel, 1986).

La familia Cactaceae está compuesta por 110 géneros y 1500 especies aproximadamente (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995). Los cactus se distribuyen desde el norte de Canadá hasta la Patagonia y desde las zonas costeras hasta los 5100 m snm (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995). En México, esta familia es más abundante en la región del desierto chihuahuense que abarca los estados de Sonora Chihuahua, Durango, Coahuila, Tamaulipas, Nuevo León, Zacatecas, San Luis Potosí, Hidalgo y Querétaro, este último cuenta con una gran abundancia de cactáceas y una densidad especial de "choyas" del género *Cylindropuntia* (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978; Alanis F. y Foroughbakhch 2008). En estos Estados se distribuyen 18 géneros y 715 especies exclusivas de nuestro país (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Guzmán y Cortes, 2001). Este grupo de plantas se encuentran principalmente en los ecosistemas xerófilos, caracterizados por albergar especies adaptadas a la sequía como los mezquites (*Prosopis* spp.), los ébanos (*Diospyros* spp.), la gobernadora (*Larrea tridentata*), las yucas (*Yucca* spp.) y los magueyes (varios géneros de Agavaceae) (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

## 1.2. Adaptaciones al medio

Las Cactáceas son angiospermas y dicotiledóneas que presentan tallos suculentos, caracteres que les permite reproducirse en ambientes secos mediante la producción de flores, frutos y semillas. Pueden presentar flores bisexuadas, unisexuadas o hermafroditas. En algunos casos las especies son autofértiles, sin embargo otras requieren de fecundación cruzada para la producción de semillas (Alanis F. y Foroughbakhch, 2008; Mandujano *et al.*, 2010). Tal vez la característica más común de los cactus sea la de sobrevivir en

condiciones de sequía, siendo las especies de los géneros *Opuntia* y *Cylindropuntia* las que mejor soportan las temperaturas más extremas durante el verano e invierno (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Mandujano *et al.*, 2010), aunque como se verá más adelante, estas características no son extensivas para todas sus etapas de vida.

Los cactus son plantas perennes que presentan diferentes adaptaciones para habitar las zonas áridas y semiáridas, como la reducción de las hojas, la presencia de espinas, los tallos suculentos que almacenan agua, la presencia de frutos con numerosas semillas, la diversificación de sus mecanismos reproductivos, la forma de interactuar con polinizadores y los mecanismos de dispersión de semillas (Gibson y Nobel, 1986; Bravo-Hollis y Sheinvar, 1995; Mandujano *et al.*, 2010). A nivel metabólico, los cactus presentan la asimilación ácida de las crasuláceas (CAM), la cual es una característica que les permite hacer un uso eficiente del agua durante la fotosíntesis, ya que cierran sus estomas en el día y fijan CO<sub>2</sub> durante la noche; cuando la pérdida de agua por la transpiración es baja (Winter *et al.*, 2011). Sin embargo, se ha probado que algunos cactus tienen un metabolismo C<sub>3</sub> en sus primeras etapas de ciclo de vida, y esta condición las vuelve vulnerables a las altas temperaturas (Altesor *et al.*, 1992; Winter *et al.*, 2011). Se les llama CAM facultativas a las plantas capaces de modificar un metabolismo C<sub>3</sub> por uno de tipo CAM (Winter *et al.*, 2011). Estas características biológicas las hacen vulnerables a los efectos de factores de perturbación así como a los cambios ambientales abruptos (Hernández y Godínez, 1994).

### 1.3. Reproducción

Se denomina estrategia de ciclo de vida a la capacidad de una especie para reproducirse, competir, sobrevivir y desarrollarse en una comunidad o población, la cual está compuesta por el conjunto de atributos bióticos tales como la longitud del ciclo de vida, las estrategias reproductivas, la edad o talla del primer evento reproductivo, el número de descendientes por evento reproductivo y la cantidad de energía que se invierte en los mismos. Estos atributos generan la reproducción y fertilidad diferenciada en los miembros de una población (Torres *et al.*, 2003). La presente investigación se centra en las estrategias reproductivas, esto es, las adaptaciones y características estructurales, funcionales o conductuales que permiten la fertilización o el incremento de la probabilidad de

supervivencia de los vástagos que se producen (Gisel *et al.*, 1999) y su efecto en la dinámica poblacional de una cactácea clonal.

La reproducción de los cactus, se da por la vía sexual y, en algunos casos, se presenta la propagación vegetativa o clonal (Bravo-Hollis, 1978; Mandujano *et al.*, 2010). Este tipo de propagación vegetativa se ha reportado para varias familias, como *Crassulaceae*, *Oxalidaceae*, *Polygonaceae*, *Saxifragaceae*, *Bromeliaceae*, *Poaceae*, *Juncaceae*, *Liliaceae* y *Gramineae*, así como en *Cactaceae*, en los géneros *Opuntia* y *Cylindropuntia* entre otros (Anthony, 1954; Hicks y Mauchamp, 1999; Palleiro *et al.*, 2006; Mandujano *et al.*, 2010).

De esta manera, las especies que tienen la habilidad de generar individuos de manera clonal y sexual se denominan especies clonales (Cook, 1979). En estas poblaciones el individuo genético producido por un cigoto (semilla) se denomina genet y a los vástagos producidos clonalmente se les llaman ramets (Cook, 1979). La reproducción sexual tiene ventajas para las poblaciones, las más significativas son la recombinación genética y la colonización de ambientes alejados, a través de distancias de dispersión más largas (Cook, 1979). Por su parte, la propagación vegetativa o clonalidad permite la persistencia de genotipos exitosos y, eventualmente, por medio de la producción de clones, la colonización de nuevos ambientes, lo que no implica la fase crítica de germinación y de establecimiento de las plántulas, ni los altos costos de producción en las estructuras y los accesorios reproductivos, como la producción de néctar, polen y flores (Eguiarte *et al.*, 1999). Las posibilidades de dispersión presente en la especies clonales es una gran desventaja sobre todo a larga distancia, ya que los fragmentos enraizados suelen establecerse junto a la planta madre aumentando las posibilidades de endogamia (Cook, 1979; Callaghan *et al.*, 1992; Mandujano *et al.*, 2007; Carrillo-Ángeles, 2011). Se ha encontrado que una frecuente propagación clonal afecta el éxito reproductivo sexual, dado que reduce la entrecruza e incrementa la autocruza (Ruggiero *et al.*, 2005), afecta los niveles de variación genética (Honnay *et al.*, 2006) y cambia la estructuración genética en las poblaciones (Carrillo-Ángeles, 2011).

Existen diferentes condiciones fisiológicas y ecológicas que influyen en la selección de alguna estrategia, ya sea clonal o sexual. Algunos de estos factores ecológicos son temperaturas extremas, incluyendo heladas ocasionales (Steenbergh y Lowe, 1983),

herbivoría o daño por hongos (Augsburger, 1983), medios secos (Schupp, 1988), ambientes perturbados (Schupp y Frost, 1989), disponibilidad de agua (Bazzaz, 1991), abundancia de depredadores, florivoría y patógenos (Willson y Whelan, 1990), limitaciones en la dispersión (Caldwell y Pearcy, 1994), competidores (Mandujano *et al.*, 1998), siendo los hábitats soleados y la incidencia de luz los factores que más influyen en la germinación y establecimiento de los cactus (Primack, 1987; Collins, 1990; Rojas y Batis 2001).

A pesar de que los cactus generalmente producen numerosas semillas, muy pocas lleguen a germinar y desarrollarse para continuar con su ciclo de vida (Bazzaz, 1991). En cuanto a factores fisiológicos que afectan el establecimiento de la semilla, se pueden mencionar tamaños pequeños, el intercambio de agua semilla-atmósfera, la velocidad de absorción del agua (Primack, 1987), la forma de la semilla, la presencia o ausencia de mucílago, periodos de post maduración ya que en algunos casos el embrión no termina de madurar antes de la dispersión (Bazzaz, 1991), el tiempo de viabilidad de las semillas, la longevidad ecológica (Bowers, 2000), el fotoblastismo positivo o negativo, los buenos o inadecuados mecanismos de percepción de luz, y la cantidad y calidad de la producción de las semillas (Rojas y Batis 2001). En particular, diversas especies de cactáceas presentan altos porcentajes de germinación (cerca al 100%), pero otras tienen germinación baja, como en el género *Opuntia* y *Cylindropuntia*, en donde existen diversos requerimientos pre-germinativos, ya que estos géneros cuentan con una testa persistente, fotoblastismo positivo y tamaños de semilla grandes lo que las hace visibles a depredadores (Rojas Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Ayala, 2014).

El éxito de la germinación de las semillas también es afectado por el sitio donde éstas se depositan, pues existen lugares que les permiten germinar para establecer una plántula y posteriormente un individuo reproductivo, éstos son los llamados sitios seguros (Harper, 1977; Leek *et al.*, 1989). Estos sitios seguros frecuentemente se localizan bajo plantas denominadas nodrizas, estas plantas amortiguan los cambios drásticos de temperatura, la excesiva incidencia de luz, el poco almacenamiento de agua y el lento desarrollo de las estructuras de protección, que son algunas de las razones por las cuales el reclutamiento de plántulas es muy bajo en poblaciones naturales (Steenbergh y Lowe, 1983; Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1987; Turner, 1990; Hernández y Godínez, 1994; Mandujano *et al.*, 1998; Drezner, 2004). Hay pruebas, por ejemplo en experimentos de

invernadero, que demuestran que el efecto de la sombra en el establecimiento y crecimiento de las plántulas del género *Opuntia* es siete veces mayor que en las plántulas que crecen con luz directa (Mandujano *et al.*, 1998).

Debido a las complicaciones ecológicas y fisiológicas que implica el establecimiento de las semillas y el posterior crecimiento de las plántulas, varios autores, como Mogie y Hutchings (1990) proponen que la clonalidad se presenta como una alternativa ecológica que permite la reproducción de las especies, con lo que se logran mantener en el tiempo. En las especies de plantas clonales, la producción de ramets se puede llevar a cabo a partir de diásporas asexuales producidas por apomixis, apogamia, agamosperma, pseudoviviparidad, así como por la formación de bulbilos o la fragmentación de estructuras vegetativas muy diversas (Carrillo-Ángeles, 2011). Las anteriores formas de propagación no necesitan una fecundación cruzada por lo que los ramets presentan la misma información genética que la planta madre (Anthony, 1954; Cook, 1985; Auge y Brandl, 1997; Reusch *et al.*, 1999)

La producción y el establecimiento de ramets puede verse favorecido en ambientes extremos como los suelos pobres en nitrógeno (Abrahamson, 1980), suelos húmedos (Tiffney y Niklas, 1985), hábitats sombreados (Burger y Louda 1995), ambientes fríos (Hulme 1996), altitudes y latitudes elevadas (Van Groenendael *et al.*, 1996), suelos con rocas ígneas e inclinados (Kliměš *et al.*, 1997) y pedregosos (Wijesinghe y Hutchings 1997), condiciones de luz y agua estresantes (Romero y Hernández, 2002) altas presiones de herbivoría (Palleiro *et al.*, 2006), heterogeneidad espacial y heterogeneidad temporal (Mandujano *et al.*, 2007).

Una vez producidos los ramets, su rápido establecimiento en hábitats adecuados depende de su capacidad de dispersión (Anthony, 1954; Cook, 1985; Auge y Brandl, 1997; Reusch *et al.*, 1999). Los ramets pueden presentar una conexión a la planta progenitora, por medio de estolones, rizomas o bulbos, con lo cual se reduce la distancia de dispersión en la que la planta hija puede establecerse (Handel, 1985; Eckert, 2002; Ruggiero *et al.*, 2005; Honnay *et al.*, 2006). En contraste, también se puede presentar propagación clonal sin conexión entre la planta madre y el vástago cuando las estructuras pueden ser dispersadas más allá de aquélla, ya sea por vectores bióticos o abióticos, y no por el crecimiento de una rama, tallo o raíz, con lo cual la descendencia carece de un enlace vascular con la planta

progenitora (Handel, 1985; Eckert, 2002; Ruggiero *et al.*, 2005; Honnay *et al.*, 2006). Esta propagación sin conexión incluye bulbilos, frutos abortados, plantlets, segmentos de la planta y semillas formadas por agamosperma (Mandujano *et al.*, 2007). En *Cylindropuntia imbricata* la propagación clonal ocurre cuando uno de los tallos de la planta madre cae el suelo y enraíza bajo la sombra de la planta madre. En algunas especies del género *Opuntia* el exceso de flores se relaciona con la producción clonal de plantas, debido a que muchas de las flores polinizadas abortan los frutos debido a la autoincompatibilidad genética (Agrawal, 1998; Palleiro *et al.*, 2006) estos frutos abortados pueden generar ramets sin conexión a la planta madre, propiciando la propagación clonal, los tallos desprendidos así como los frutos abortados se denominan plantlets (Carrillo-Ángeles, 2011).

#### 1.4. Estudios poblacionales en cactus clonales

Es sabido que los diferentes niveles de organización presentan atributos específicos, así, en las poblaciones estos se refieren a la tasa de crecimiento, tasa de natalidad, tasa de mortalidad, migraciones, sobrevivencia, estructura de sexos y distribución (Morlans, 2004). Estos atributos poblacionales pueden ser utilizados para evaluar las estrategias de historia de vida y la contribución de las estrategias reproductivas en la permanencia de las poblaciones (Mandujano *et al.*, 2001; Carrillo-Ángeles, 2011).

Trabajar con especies clonales presenta una gran dificultad debido a que las teorías y métodos están desarrollados para organismos unitarios, y su aplicación se complica en las especies clonales porque la distinción entre los genets (individuos genéticamente diferentes) y ramets (individuos genéticamente iguales) no se puede realizar a simple vista, en general los trabajos realizados en poblaciones de especies clonales se realizan a nivel de ramet (Huenneke y Marks, 1987; Eriksson, 1988; Nault y Gagnon, 1993; Mandujano *et al.*, 2001; Harper, 1977; Mandujano *et al.*, 2007). Es importante resaltar que las plantas con capacidades clonales aparentemente aumentan su cobertura en mayor medida que su dispersión, lo que puede tener distintas implicaciones ecológicas, pues individuos cercanos entre sí interfieren con los patrones de polinización y los sistemas reproductivos, afectando la función y el mantenimiento de la reproducción sexual (Hanel 1985; Charpentier, 2002; Eckert 2002).

Para facilitar el estudio de las poblaciones de especies clonales, los ramets pueden ser tomados en cuenta desde el punto de vista fisiológico, porque así se deja de lado el criterio estrictamente genético y, en cambio, se considera como un individuo a cualquiera que tenga una separación clara e independiente de la planta madre, e igualmente sea capaz de sobrevivir y reproducirse por sí mismo. De esta manera, y a pesar de que entre ramet y planta madre contengan el mismo material genético, resultan ser la edad o la talla las características que confieren distintas posibilidades de sobrevivencia y reproducción al nuevo individuo, independientemente de su composición genética (Cook, 1979; Caswell, 1985; Mandujano *et al.*, 2007).

Los cactus se presentan ciclos de vida largos, crecimiento poblacional lento y valores de reclutamiento bajos, estas características están asociadas a condiciones abióticas, como los cambios de temperatura y los eventos esporádicos de lluvia (Gibson y Nobel, 1986, Rosas y Mandujano, 2002; Godínez *et al.*, 2003). A esto se le suman las condiciones de tipo biótico que afectan la distribución, por la forma de generar los ramets (con o sin conexión) y abundancia de los individuos (Mandujano *et al.*, 2001; Carrillo-Ángeles, 2011). En los estudios demográficos hechos con plantas clonales del género *Opuntia* se observa en que la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) es más sensible a las contribuciones hechas por la propagación clonal de lo que es para las contribuciones hechas por la reproducción sexual (Mandujano *et al.*, 2001; Rosas y Mandujano 2002; Godínez *et al.*, 2003).

En este trabajo se realizó un estudio demográfico, en el que se aplicaron modelos matriciales poblacionales con la finalidad de estimar la importancia de las diferentes estrategias reproductivas de la especie *Cylindropuntia imbricata* en la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ). Para complementar nuestro estudio se comparó de manera experimental la sobrevivencia y el establecimiento de vástagos clonales y sexuales de un cactus clonal en las mismas condiciones ambientales. Y finalmente se analizó la distribución espacial de la población para observar las implicaciones ecológicas del tipo de reproducción. Las plantas del género *Cylindropuntia* comúnmente llamadas cardenches, son plantas arborescentes muy ramificadas, con una fuerte segmentación del tallo y fácilmente separables (Ayala, 2014)

Este trabajo se desarrolló en el estado de Querétaro, el cual presenta factores perjudiciales y destructivos resultantes del impacto humano, lo que hace que la amenaza de extinción pueda resultar permanente (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1987). Se estima que la flora vascular del estado es de poco más de 4000 especies, de las cuales 1625 (entre especies y subespecies) se han inventariado con estado crítico (Calderon y Rzedowski, 2003)

El reclutamiento de nuevos individuos en poblaciones de ambientes áridos es complicada ya que los factores bióticos y abióticos no son favorables para los propágulos (Clarck-Tapia y Molina Freaner, 2004). Además el esfuerzo realizado para la producción de flores, semillas y tallos es costoso añadiendo que el establecimiento de estos propágulos (sexuales) suelen ser eventos esporádicos (Mandujano *et al.*, 1996; Bowers, 2000). Por este motivo es importante analizar qué estrategias reproductivas han sido seleccionadas para permitir la permanencia de los individuos en el tiempo y espacio. La clonalidad puede presentarse en los organismos como una respuesta fisiológica o como parte del ciclo de vida intrínseco de la especie (Mogie y Hutchings, 1990) y aparentemente los propágulos producidos por esta vía suelen establecerse con mayor frecuencia. No obstante, la clonalidad es una estrategia con importantes consecuencias biológicas, ya que disminuye la recombinación genética, lo que puede resultar contraproducente para el mantenimiento de la especie a largo plazo.

El conocimiento de las estrategias reproductivas, la dinámica poblacional y la estructura genética de una especie, es de vital importancia y de interés práctico, en biología de la conservación ya que frecuentemente tiene relevancia en el planteamiento de estrategias de manejo y conservación de las especies (Clarck-Tapia y Molina Freaner, 2004). En este trabajo lo que se busca es hacer un aporte a la investigación sobre la dinámica poblacional en cactus clonales, para que en caso de ser necesario se realicen programas de conservación o control basados en esta forma de crecimiento.

## 2. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es analizar la contribución de diferentes estrategias reproductivas presentes en la población del cactus clonal *Cylindropuntia imbricata* para el mantenimiento de la población en la zona aledaña al Jardín Regional de Cadereyta de Montes, en Querétaro.

Los objetivos particulares, derivados del propósito general, son los siguientes:

- A. Conocer la distribución espacial de la población para relacionarla con el tipo de reproducción.
- B. Realizar una comparación experimental entre la capacidad de establecimiento de los propágulos clonales y los propágulos sexuales.
- C. Elaborar modelos demográficos matriciales para conocer el estado de conservación de la población
- D. Comparar el efecto de la estrategia reproductiva sobre la tasa de crecimiento poblacional.

La hipótesis principal de este trabajo presupone que, la reproducción de la población de *Cylindropuntia imbricata*, se lleva a cabo en mayor medida por propagación clonal lo que tendría como consecuencia una distribución agregada y un mayor establecimiento de tales vástagos. En comparación con los vástagos sexuales debido a las condiciones ambientales de luz y escasas de agua, así como a los requerimientos fisiológicos como el desgaste de la testa y el fotoblastismo positivo son menos adecuados.

### 3. MÉTODO

#### 3.1. Sitio de Estudio

El estado de Querétaro representa el 0.6% de la superficie del país, en el predominan los matorrales, los bosques de coníferas y encinos y en menor medida las selvas secas. La superficie agrícola ocupa 30% del total del territorio, desplazando a la vegetación original. El 51% de la superficie del estado presenta clima seco y semiseco localizado en la región centro. La temperatura media anual del estado es de 18°C, la temperatura máxima promedio es de 28°C. La precipitación media estatal es de 570 mm anuales, las lluvias se presentan en verano en los meses de junio a septiembre.

El sitio de estudio se encuentra adyacente al suroeste del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, que se ubica en las coordenadas 20°41'01"N y 99°48'11" O, a una altura de 2083 m snm, y con una precipitación promedio anual de 309.3 mm y anual máxima de 798 y mínima de 309 mm. El lugar se localiza cerca de una zona con baja urbanización, por lo cual existe escaso flujo de personas, sin embargo es evidente la presencia de ganado ovino y tránsito de caballos. En la parte sur se encontró una zanja de diferentes profundidades, la cual se utilizó como uno de los límites del área de estudio (Fig. 1).

Sitio de estudio



Figura 1. Ubicación de la población de *Cylindropuntia imbricata* colindante con el Jardín Regional de Cadereyta, con una superficie de 40620 m<sup>2</sup>, utilizada en este estudio poblacional Querétaro, México. Tomado de Google Earth.

### 3.2. Especie de Estudio

Los tallos de *Cylindropuntia imbricata* son cilíndricos o ligeramente claviformes, las aréolas pueden ser elípticas, circulares, ovadas o rómbicas, de 0.7-0.5 mm de diámetro, en tanto que sus espinas presentan una vaina caediza y son angulosamente aplanadas (Bravo-Hollis, 1978).

*Cylindropuntia imbricata* es un arbusto erecto de hasta 5 m de altura, el tronco es corto, leñoso y bien definido, con unos 10 cm de diámetro, de donde surgen las ramas primarias, cuya apariencia es alargada y gruesa, son de color verde oscuro (Bravo-Hollis, 1978; Fig. 2). Los individuos alcanzan el tamaño reproductivo de tipo sexual a partir de los 30 cm de diámetro y 59 cm de altura, pero la multiplicación se hace más bien por segmentos de las ramas que caen al suelo en la época de sequía y enraízan en la temporada de lluvias (ramets). Hay casos en los que los frutos son retenidos ya que muchas veces carecen de semillas, estos frutos retenidos forman cadenas (Fig. 2) que posteriormente caen al suelo siendo esta otra vía de regeneración clonal. Sus frutos son tuberculados de color amarillo, con un sabor ácido que evita la fermentación lo que ayuda a mantenerlos unidos al tallo, durante seis u ocho meses hasta que están maduros. La reproducción por semillas también es efectiva, pues la población estudiada produce un banco de semillas persistente, tienen fotoblastismo positivo y mantienen su viabilidad por lo menos hasta 6 años (Ayala, 2014).

En algunos sitios de la zona las personas utilizan las plantas de *Cylindropuntia imbricata* como cercas vivas, la parte leñosa de los tallos es ocupada en la elaboración de artesanías, mientras que en época de sequía los frutos y tallos son aprovechados como forraje. En condiciones naturales presentan interacciones con varias especies de polinizadores, herbívoros e incluso algunas aves hacen sus nidos en las ramas de la planta. También se han encontrado nidos de ratas rodeados con tallos de *Cylindropuntia imbricata* lo que puede brindar cierta protección (Bravo-Hollis, 1978; Aguilar, 2005).

*Cylindropuntia imbricata*



FIGURA 2. A) Crecimiento de tipo arbustivo de *Cylindropuntia imbricata* se observan los tallos cilíndricos, foto de Anibal Prina 2008; B) Flores y botón floral de *C. imbricata*, foto de Eastern Colorado Wildflowers por Ernie Marx; C) Frutos maduros de *C. imbricata* formando cadenas aéreas, con un fruto abortado, foto de Quetzalli Padilla 2012.

### 3.3. Distribución espacial

Dentro del sitio de estudio se localizaron todos los individuos de *C. imbricata*, mismos que fueron etiquetados con una placa de aluminio siguiendo una serie numérica. En total se ubicaron y marcaron 600 individuos y todos ellos fueron mapeados utilizando un sistema de coordenadas polares como se describe a continuación.

El sistema de coordenadas polares consistió en un punto de referencia con coordenadas (0,0), este punto que corresponderá a la primera planta de *C. imbricata*. Con un flexómetro de 50 m se midió la distancia del punto cero al primer individuo, identificado con una etiqueta de metal marcada con el número uno, tras lo cual se midió con una brújula el ángulo del individuo uno con referencia al norte, de forma que se registraron los grados y

la distancia de cada planta cercana al punto cero. Para los siguientes puntos se utilizó una nueva planta de referencia, y así sucesivamente hasta quedar registradas las 600 plantas, posteriormente esos datos fueron transformados en coordenadas  $x$ ,  $y$ ; a través de las siguientes fórmulas:

Para los valores de  $x$ :

$$X_{n+1} = X_n + \text{Sen} \left[ \frac{\text{ángulo} * \pi}{180} \right] * r$$

Donde:

$X_n$  = Coordenadas en X del punto de referencia

$X_{n+1}$  = Coordenadas en X desde la planta referencia a la siguiente planta

$r$  = Distancia entre la planta y su punto de referencia

Para los valores de  $y$ :

$$Y_{n+1} = Y_n + \text{Cos} \left[ \frac{\text{ángulo} * \pi}{180} \right] * r$$

Donde:

$Y_n$  = Coordenadas en Y del punto de referencia

$Y_{n+1}$  = Coordenadas en Y desde la planta referencia a la siguiente planta

$r$  = Distancia entre la planta y su punto de referencia

Con las coordenadas obtenidas se realizó una prueba de Hopkins (1954) para analizar la distribución espacial de los individuos de la población, se utilizó el estadístico  $h$  el cual es un valor estandarizado a partir del cual se aprueba o descarta una hipótesis, en este caso la hipótesis nula es la distribución aleatoria de los individuos en el espacio, se calcula utilizando los datos de la muestra, con la fórmula:

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

Donde:

$h$  = Estadístico estandarizado para aceptar o rechazar la hipótesis

$x_i$  = Distancia mínima de un punto aleatorio a la planta más cercana

$r_i$  = Distancia mínima de una planta aleatoria a su vecina más cercana

El estadístico  $h$  tiene una distribución de probabilidad del tipo  $F$  de Fisher, en la que se utilizan  $2n$  grados de libertad en el numerador y en el denominador, la  $n$  para los grados de libertad es el número de plantas muestreadas. Al interpretar este análisis sabemos que si los organismos se encuentran agregados, la distancia de un punto al azar al organismo más cercano será mayor que la distancia entre organismos cercanos. Se calculó el índice del patrón de distribución ( $IH$ ) con la siguiente fórmula:

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

Donde:

$IH$  = Índice de distribución de Hopkins

$h$  = Estadístico estandarizado para aceptar o rechazar la hipótesis

$x_i$  = Distancia mínima de un punto aleatorio a la planta más cercana

$r_i$  = Distancia mínima de una planta aleatoria a su vecina más cercana

Se determina que la población tiene una distribución agregada si el valor obtenido es cercano a uno, un valor cercano a cero indica una distribución uniforme, mientras que un valor intermedio ( $\approx 0.5$ ) indica una distribución aleatoria de los individuos en el espacio. (Suzán-Azpiri *et al.*, 2011).

### 3.4. Comparación del establecimiento clonal frente al sexual

Para determinar cuál de los propágulos de *C. imbricata* tiene un mayor éxito para establecerse se realizó un experimento factorial con dos factores el primero de ellos fue el tipo de vástago: los tallos sirvieron como vástago clonales, mientras que las semillas fueron los vástagos sexuales. El segundo factor fue la luz solar con dos niveles, el primer nivel está marcado por la presencia de sombra en donde se disminuye la radiación en una extinción de PAR del 70% mediante una malla sombra, en tanto que el segundo nivel es en exposición directa, es decir 0% de extinción de PAR.

Se recolectaron en el recorrido del censo 100 tallos nuevos de *C. imbricata* que fueron almacenados y llevados al invernadero. Para la reproducción de tipo sexual se utilizaron 1000 semillas extraídas de los frutos nuevos recolectados durante el recorrido del segundo censo de *C. imbricata*. Se realizaron 100 réplicas de cada tipo de vástago en donde la unidad experimental fue un tallo colocado en una maceta de celulosa (Jiffy pot) de 15 cm de diámetro  $\times$  9.5 cm de profundidad, la unidad experimental fue un jiffy pot de 7.5 cm de longitud y 4.5 cm de profundidad con 10 semillas. Los jiffy pots contenían una mezcla de suelo y tepojal en proporción 1:1 como sustrato. Los jiffy pots se colocaron de manera aleatoria en contenedores de plástico de 24 cm de diámetro y 2 cm de profundidad para regarlos dos veces a la semana a capacidad de campo, con aproximadamente 100 a 500 ml de agua. Los niveles de luz fueron probados con 100 réplicas en la sombra y 100 réplicas sin ella. Para la revisión del experimento, de forma manual y con precaución se tocaban los tallos observando la posible generación de raíces y se registraron como establecidos aquellos que no mostraban movilidad debido a la fijación de las raíces al suelo. Asimismo, se registró la germinación de las semillas, mientras que las plántulas simplemente se dejaron en la maceta para observar su crecimiento. A ninguna de las macetas se le adicionó ningún tipo de nutriente o sustancia química que promoviera el crecimiento.

Bajo los diferentes tratamientos se calculó la proporción media de las plantas germinadas o establecidas (enraizadas) tanto en el caso de propágulos sexuales como en el de clonales. Para conocer si había diferencias significativas en la proporción de semillas germinadas contra los tallos enraizados se realizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM por sus siglas en inglés) dado que se trata de una proporción en la variable de respuesta

utilizando el estadístico de  $X^2$ . El GLM utilizó una distribución binomial y fue realizado en el programa estadístico JMP. (Cayuela, 2010).

### 3.5. Estudio poblacional

Se delimitó una área de trabajo de 40620m<sup>2</sup> al suroeste del Jardín Botánico de Cadereyta de Montes en este espacio se realizó un censo demográfico de la población de *C. imbricata*. Se localizaron y contabilizaron a todos los individuos presentes en el sitio de estudio, los cuales fueron marcados con etiquetas metálicas atadas al tronco en el presente estudio se trabajó a nivel de ramet.

El crecimiento de *C. imbricata* es de tipo arbustivo, los individuos cuentan con un tallo principal, del cual surgen tallos secundarios que se ramifican con el tiempo (Fig. 2). Los individuos más jóvenes cuentan con pocas ramificaciones, mientras que los adultos cuentan con una mayor cantidad de tallos ramificados. Los tallos pueden desprenderse fácilmente de la zona superior de la planta y caer a menos de un metro de distancia de la planta madre por esa razón en la presente investigación se consideraron individuos a todos aquellos organismos fisiológicamente independientes que se encontraran a más de un metro de distancia de otro individuo.

Se registró el número de tallos de todos los individuos marcados, el número de tallos producidos en años anteriores y el número de tallos nuevos producidos en el año de estudio, los segundos se reconocen porque se desarrollan en la parte terminal de las ramas, son más delgados, tienen hojas caducas y presentan un color verde azulado. Se realizó una categorización del tamaño de los individuos, a partir del número de tallos presente (Tabla 1).

Categorización de los individuos

Categoría	Número de tallos	Número de individuos
1	1-19	217
2	20-39	116
3	40-69	93
4	70-100	100
5	101 en adelante	74

TABLA 1. Categorías de tamaño en las cuales se clasificó a los individuos de *Cylindropuntia imbricata* para realizar el estudio demográfico de la población localizada en Cadereyta de Montes, Qro. Adicionalmente se incluyó una categoría del estado de semillas

Debido a que durante los muestreos no se registró germinación ni establecimiento de plántulas, se evidencia que las posibilidades de transición son realmente bajas. Sin embargo no incluir el paso de semillas a plántulas y al primer estadio, no representa de manera fehaciente los procesos presentes en un ciclo de vida. Este problema se resolvió con el siguiente procedimiento: se estimó la cantidad de plántulas potenciales a partir de las semillas presentes en la población. Para lo cual se recolectaron 100 frutos de manera aleatoria, los cuales fueron disecados para contabilizar el número de semillas en cada fruto, se calculó el promedio de semillas por fruto, se contabilizó un promedio de 68.64 semillas por fruto, para el total de los 6532 frutos observados, y este dato se introdujo en una matriz de frecuencias.

### 3.6. Construcción de la matriz de transición

Se registró el número de individuos de origen clonal y el número de individuos de origen sexual presentes en la población, esta diferenciación solo se puede hacer en la primera etapa de crecimiento ya que se observa el tallo de donde surge el vástago clonal o se observa el crecimiento de la plántula, en etapas de crecimiento más avanzadas la diferenciación no es posible.

Con base en las categorías de tamaño se elaboró una matriz cuadrada de transición tipo Lefkovitch, donde  $i$  son los renglones y  $j$  las columnas. Esta matriz representa las probabilidades de transición y los procesos poblacionales presentes en el ciclo de vida durante un intervalo de tiempo, que en este estudio fue de un año. Con dicha matriz es posible integrar las dos formas de propagación: la sexual y la clonal (Tabla 2). Se calculó la producción de vástagos clonales y la producción de vástagos sexuales utilizando el método de la reproducción anónima (Caswell, 2001). En este método se considera que la contribución realizada por los individuos reproductivos es proporcional al número de individuos dentro de su categoría de tamaño. La matriz de transición se lee, tomando la contribución de una categoría  $i$  en el tiempo  $t$  y viendo la probabilidad de que pase a una categoría  $j$  en el tiempo  $t + 1$  (Caswell, 2001),

Matriz de transición tipo Lefkovitch.

		A j:			
		1	2	3	4
De i :	1	$P_{11}$	$F_{12}$	$F_{13}$	$F_{14}$
	2	$G_{21}$	$P_{22}$	$C_{23}$	$C_{24}$
	3	$G_{31}$	$G_{32}$	$P_{33}$	$P_{34}$
	4	$G_{41}$	$G_{42}$	$G_{43}$	$P_{44}$

Tabla 2. Matriz tipo Lefkovitch construida con forma  $\mathbf{A} = \{a_{ij}\}$   $F$  es la fecundidad sexual,  $C$  es la clonación,  $P$  son las permanencias y  $G$  son los crecimientos

La matriz de Lefkovitch es un modelo que se usa para proyectar el desarrollo de una población cerrada, es decir, sin inmigración ni emigración y donde el crecimiento no está limitado por los recursos (i.e., modelo de crecimiento ilimitado, no dependiente de la densidad poblacional). Con este modelo se calculan las probabilidades de que un individuo promedio de cada categoría permanezca o pase a otra categoría, a diferencia de otros modelos donde solo se presentan crecimientos (Caswell, 2001). Ahora bien, a la matriz de transición de tipo Lefkovitch la llamaremos en adelante “matriz de transición  $\mathbf{A}$ ”. Para estimar las formas de propagación se utilizaron las siguientes fórmulas:

$$F_{1j} = \frac{(\# \text{ de frutos en la clase } ij) \times (\text{promedio de semillas por fruto})}{\# \text{ de individuos en la clase } j}$$

$$C_{ij} = \frac{\# \text{ de hijos clonales producidos en la clase } ij}{\# \text{ de ind. de la clase } j}$$

Donde

$F$  = La contribución de la categoría a la propagación sexual en la matriz de transición  $\mathbf{C}$

$C$  = La contribución de la categoría a la propagación clonal en la matriz de transición  $\mathbf{C}$

$a_{ij}$  = Celda de la contribución en la matriz de transición,  $i$  es el renglón y  $j$  la columna

No se tuvo registro de ninguna plántula en el sitio de estudio por lo que la transición de semilla a plántula ( $a_{21}$ ) se estimó con simulaciones numéricas y evidencias experimentales (ver adelante); En cuanto a la estimación de clones, se tomó como tales a los tallos enraizados únicamente durante el periodo de estudio, a menos de un metro de distancia de otra planta focal etiquetada, considerando la reducida capacidad de dispersión del tallo, el enraizamiento se comprobó al remover un poco los tallos caídos para ver si estaban fijos al suelo (i.e., si habían generado raíces), una segunda manera fue encontrar brotes de tallos nuevos en tallos secos enraizados en el suelo.

Se elaboró un diagrama de ciclo de vida para observar la contribución de las categorías de tamaño a la propagación clonal y reproducción sexual. En éste se representan de manera gráfica los procesos demográficos de la población, tales como crecimiento, fecundidad, propagación clonal, permanencias y, en algunos casos, las transiciones a categorías no directas, en las cuales los individuos crecen el doble o más de su tamaño inicial provocando su reclasificación en categorías de tamaño mayores.

### 3.7. Modelo de matriz poblacional

Se construyó la matriz de transición  $\mathbf{C}$  con la forma  $\mathbf{C} = \{c_{ij}\}$  donde se integraron los valores de fecundidad clonal, y después se elaboró otra matriz de transición donde se integraron los valores de la fecundidad sexual a la cual le llamaremos matriz de transición  $\mathbf{A}$  con forma  $\mathbf{A} = \{a_{ij}\}$ . Se realizó un primer censo en la población el mes de agosto de 2012, el cual se consideró como el tiempo 1 en el estudio ( $t_1$ ), luego se realizó un segundo censo de la población para obtener el siguiente tiempo de estimación o tiempo 2 ( $t+1$ ). Con esta información se construyeron las matrices de frecuencias y posteriormente la matriz de transiciones (Caswell, 2001).

El modelo matricial poblacional permite estimar el crecimiento de una población a partir de la ecuación:

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

Donde:

$\mathbf{A}$  = Matriz cuadrada con  $n$  dimensiones de la densidad poblacional

$\mathbf{n}_t$  = Vector de densidad poblacional en el tiempo uno

$\mathbf{n}_{t+1}$  = Vector de densidad poblacional en el siguiente tiempo de proyección

El modelo se trabaja con el método de iteración o potencias, para lo cual se multiplica la matriz  $\mathbf{C}$  por un vector  $\mathbf{n}_t$ , que corresponde a las densidades de las categorías observadas en el año de estudio. La iteración se continúa hasta que las proporciones en las categorías del vector se mantengan constantes, con lo cual se alcanza la estructura estable de tamaños de la población ( $\mathbf{w}$ ) también llamado eigenvector derecho para la matriz  $\mathbf{C}$ , al transponer la matriz  $\mathbf{C}$  y multiplicarla por los valores del vector  $\mathbf{n}_t$ , se obtiene el eigenvector izquierdo ( $\mathbf{v}$ ), que representa los valores reproductivos. Posteriormente se estimó la tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ , valor propio) en la que la población tiene un comportamiento constante realizando la operación  $\mathbf{n}_{t+1}/\mathbf{n}_t$  al alcanzar la estructura estable de tamaños (Caswell, 2001).

Este mismo método se realizó con la matriz  $\mathbf{A}$  multiplicándola por un vector  $\mathbf{n}_t$ , que corresponde a las densidades de las categorías observadas en el año de estudio. La iteración se continúa hasta que la proporción de individuos en las categorías del vector se mantengan constantes, con lo cual se alcanza la estructura estable de tamaños de la población ( $\mathbf{w}$ ) eigenvector derecho para la matriz para la matriz  $\mathbf{A}$ , se transpuso la matriz  $\mathbf{A}$  y se multiplico por los valores del vector  $\mathbf{n}_t$ , se obtiene el eigenvector izquierdo ( $\mathbf{v}$ ), que representa los valores reproductivos. Posteriormente se estima la tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ , valor propio) con la operación  $\mathbf{n}_{t+1}/\mathbf{n}_t$  al alcanzar la estructura estable de tamaños (Caswell, 2001). En este trabajo, se utilizó el programa Matlab (The MathWorks, 1995) para iterar las matrices y obtener  $\lambda$  (valor propio) y los vectores  $\mathbf{v}$  y  $\mathbf{w}$ . En este modelo si  $\lambda > 1$  la población está creciendo,  $\lambda < 1$  la población está disminuyendo y si  $\lambda = 1$  la población se encuentra en una estabilidad de crecimiento (Leslie, 1945; Lefkovitch 1965).

### 3.8. Simulaciones del crecimiento poblacional.

Posteriormente se realizaron tres simulaciones del crecimiento poblacional de la especie a través del programa Simulacambio (Mandujano y Mandujano 2005) en Matlab (The MathWorks, 1995), con la finalidad de no subestimar o sobreestimar los valores del establecimiento en plántulas, ni sobreestimar los valores de permanencia de los individuos de mayor tamaño. Así, se modificaron aquellas entradas de las matrices **A** y **C** en la transición de semilla a plántula ( $a_{21}$ ), la permanencia de las semillas en el banco ( $a_{11}$ ) y la permanencia de los adultos ( $a_{66}$ ), con la finalidad de evaluar el efecto que tienen sobre la tasa de crecimiento poblacional. De esta manera se obtiene como resultado un gráfico donde se observa el comportamiento de  $\lambda$  con respecto a los diferentes valores modificados en dichas entradas de la matriz.

### 3.9. Análisis de sensibilidad y elasticidad

Se realizó un análisis de sensibilidad en las matrices **C** y **A** para obtener los cambios absolutos producidos en la tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ), por cada una de las transiciones en los elementos de cada matriz, las categorías con valores de sensibilidad más altos en la pueden tener un mayor efecto en  $\lambda$ , por eso se obtuvieron dos nuevas matrices de sensibilidad con forma ( $\mathbf{S}=\{s_{ij}\}$ ), a las cuales se asociaron los eigenvectores obtenidos para cada una (Van Groenendael y Slim, 1988; Caswell, 2001). Para calcular el valor de sensibilidad en las entradas de las matrices **C** y **A** se utilizó la siguiente fórmula:

$$s_{ij} = \frac{v_i w_j}{(\mathbf{w}\mathbf{v})}$$

Donde:

$v_i$  = Elementos del eigenvector izquierdo de la matriz A o elementos del eigenvector izquierdo de la matriz C

$w_j$  = Elementos del eigenvector derecho de la matriz A o elementos del eigenvector derecho de la matriz C

$(\mathbf{w}\mathbf{v})$  = Escalar producto de los eigenvectores  $w$  y  $v$ , obtenidos de cada matriz

Finalmente se realizó un análisis de elasticidad a la matriz **C** y la matriz **A**, para obtener las contribuciones proporcionales de los elementos de cada una a la tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ). Se calcularon los valores de la matriz de elasticidad estimando cada elemento  $e_{ij}$  con la siguiente fórmula:

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

Donde:

$s_{ij}$  = Sensibilidad del elemento de la matriz **C**; sensibilidad del elemento de la matriz **A**

$a_{ij}$  = Entradas de la matriz **C** o entradas de la matriz **A**

$\lambda$  = Tasa finita de crecimiento obtenida para la matriz **C** y para la matriz **A**

Ya que las elasticidades están en proporción a la contribución que hace cada proceso a  $\lambda$ , la suma de todas son igual al entero de la población, lo que significa que  $\sum e_{ij} = 1$  (Caswell, 2001).

### 3.10. Triángulo Demográfico

Se elaboró un triángulo demográfico utilizando las elasticidades (Silvertown, *et al.*, 1993), para conocer cuál proceso demográfico cuenta con una mayor cantidad de recursos teniendo una mayor contribución relativa (medida por la elasticidad) a la tasa de crecimiento de la población. Se utilizó el programa Matlab (The MathWorks, 1995) para sumar las elasticidades de la matriz de transición **C**, debido a que contiene la información obtenida en las condiciones naturales de la población por incluir el proceso de clonación. La suma se realizó por proceso demográfico es decir la fecundidad es la suma de los valores del primer en la matriz, el crecimiento es la suma de las regiones de la propagación clonal junto con las regresiones y por último la zona de permanencia (diagonal de la matriz) suma en el proceso de sobrevivencia siguiendo la propuesta de Rosas y Mandujano (2002).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Distribución espacial

Se relacionó la distribución espacial de *C. imbricata* con la forma de producir los propágulos, ya que la producción de vástagos sexuales en general permite una distribución amplia y al azar, mientras que la producción de propágulos clonales genera una distribución restringida.

Se localizaron en un mapa (Fig. 3) los 600 individuos de *C. imbricata* que fueron considerados durante el estudio, a los individuos separados por más de un metro de distancia fueron considerados como individuos diferentes, sin hacer una diferenciación del material genético compartido. En el mapa (Fig. 3) se observan dos agrupaciones, la primera marcada en la zona A ubicada al noreste del sitio de estudio y la segunda marcada en la zona B ubicada al sureste del sitio de estudio. En ellas se encontró a más de la mitad de los individuos, ya que el 78% de los 600 marcados se localizaron en estas dos secciones, mientras que el resto de los individuos se distribuyen a lo largo de todo el sitio de estudio. En la zona oeste los individuos estaban espaciados y con una mayor dispersión. Se encontraron zonas sin la presencia de *C. imbricata*, localizadas en la zona central y en la zona más al sur del espacio estudiado.

Mapa de localización de los individuos de *Cylindropuntia imbricata*.

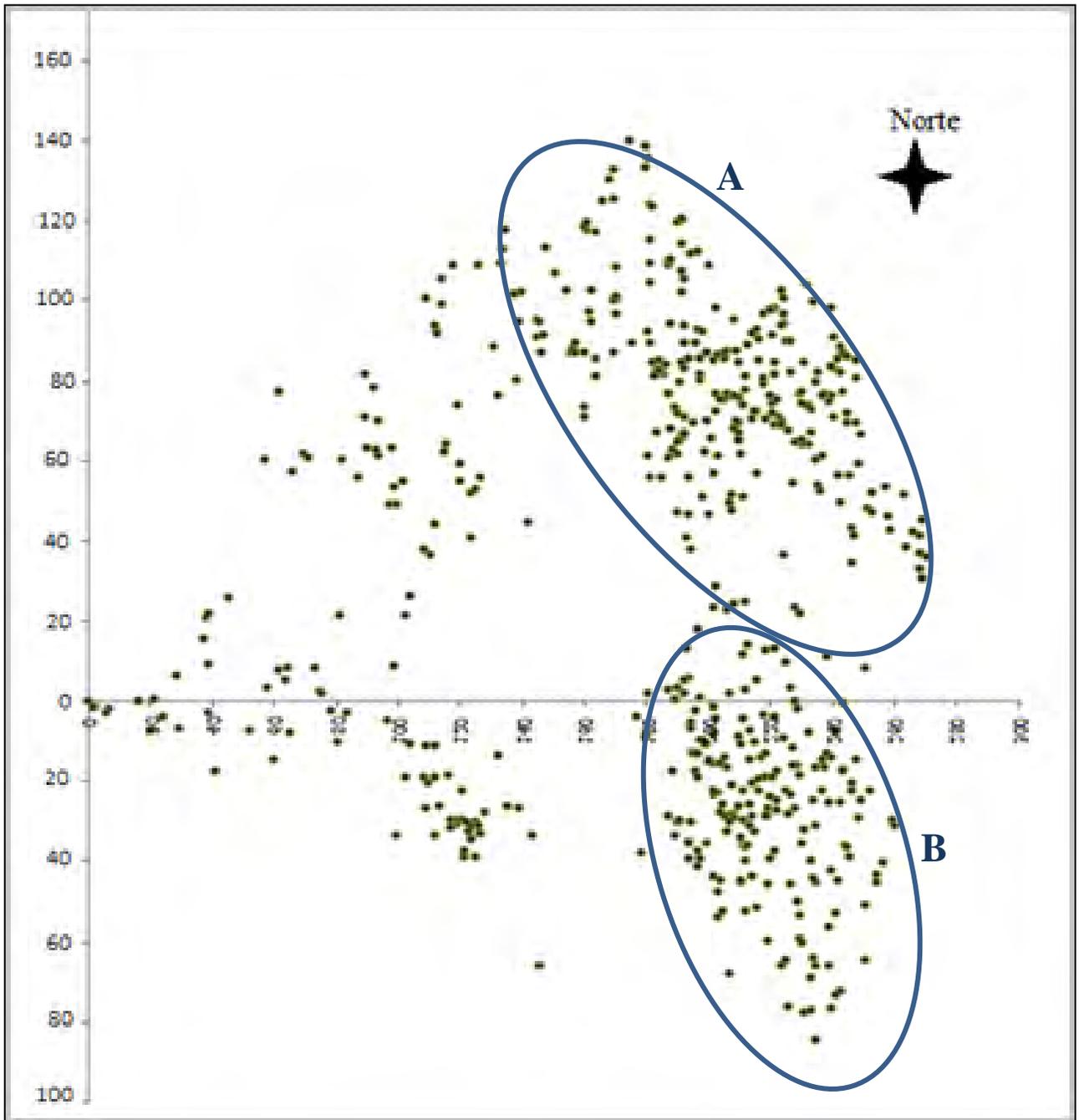


FIGURA 3. Mapa de coordenadas polares, se enmarcan, las dos agrupaciones de *Cylindropuntia imbricata*, zona A al noreste del sitio de estudio y zona B al sureste del sitio de estudio, localización de los 600 individuos localizados en el sitio de estudio con una área de 40620m<sup>2</sup>, el mapa se encuentra en metros.

Se encontró a partir de la prueba de Hopkins que la población de *C. imbricata* presenta una distribución de tipo agregada ( $IH= 0.9104$ ), ya que el valor del índice es cercano a uno (Tabla. 3), lo que indica que la distancia entre los individuos es menor, que la distancia entre un individuo a un punto aleatorio. Los individuos de *C. imbricata* en la población estudiada se encuentran cercanos unos de los otros formando agrupaciones.

Resultados de la prueba de Hopkins

Estadísticos de la prueba de Hopkins	Valores en la población
<i>N</i>	90
<i>H</i>	10.1703
<i>g.l.</i>	90,90
<i>F0.01</i>	0.588
<i>F0.99</i>	1.7
<b>Índice de Distribución</b>	0.9104

TABLA 3. Resultados de la prueba de Hopkins con la que se determinó la distribución espacial de *Cylindropuntia imbricata*: *N* = número de individuos; *H* = estadístico de la prueba para la aleatoriedad; *F* = prueba *F* de dos colas para *h*; *IH* = Índice de variación de Hopkins.

Se observaron distribuciones espaciales de tipo agregado, se encontraron individuos con más de cien tallos los cuales presentaron clones a su alrededor, esto era evidente cuando un tallo aún verde se encontraba enraizado con brotes nuevos a la sombra de plantas de gran tamaño. Los organismos que se encontraron alejados de las agrupaciones no presentaban evidencias del tipo de vástago del que se originaron por lo tanto no se logró identificar el tipo de vástago por el cual surgieron la mayoría de los individuos.

#### 4.2. Comparación del establecimiento clonal frente al sexual

El experimento de invernadero mostró que los propagulos de *C. imbricata* tiene poco éxito de establecimiento, ya que de las 200 unidades experimentales montadas solo 42 presentaron germinación de semillas o establecimiento de tallos (Fig. 4), en la gráfica se muestran los porcentajes de establecimiento y/o germinación. El 0% significa que no germinaron las semillas y no se estableció el tallo, 50% significa que solo uno de los propagulos logro germinar o establecerse, mientras que 100% se refiere a que los dos propagulos el sexual como semilla y el clonal como tallo lograron germinar y establecerse respectivamente, en la misma unidad experimental .

#### Germinación y establecimiento en las unidades experimentales

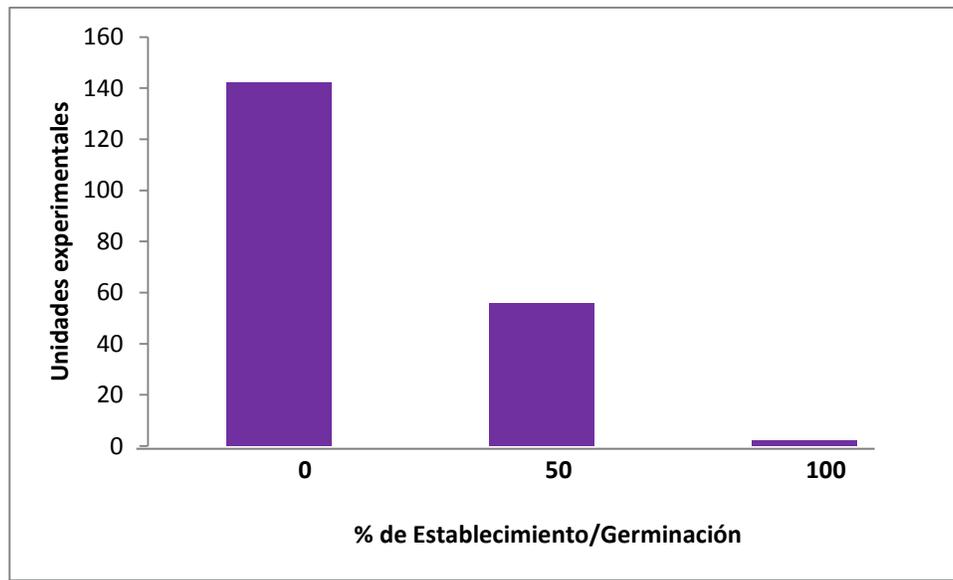


FIGURA 4: Porcentaje de germinación y/o establecimiento. Experimento se realizó en condiciones de invernadero con semillas y tallos de *Cylindropuntia imbricata* recolectados en Cadereyta, Qro.

En la figura 4 se observa que la mayoría de las unidades experimentales no presento supervivencia de ningún tipo de vástago.

Se observó que la proporción de germinación de las semillas es mucho menor que la proporción de establecimiento de los tallos (Fig. 5). Los resultados del GLM mostraron que la supervivencia de los vástagos está determinado por su origen, ya que se encontró mayor establecimiento de tallos que germinación de semilla, los valores obtenidos del modelo lineal generalizado fueron ( $X^2=202.2303, gl, P<0.0001$ ) existe una relación significativa entre el establecimiento y el tipo de vástago.

## Establecimiento de los propágulos

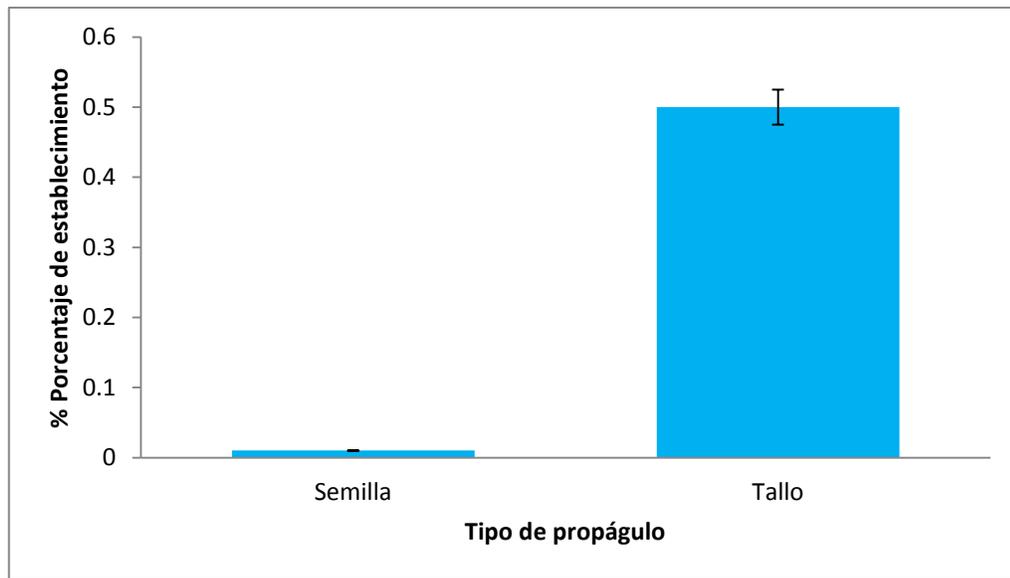


FIGURA 5. La proporción de establecimiento y germinación en el experimento de invernadero con *Cylindropuntia imbricata*  $\bar{X}_{\text{tallos}}=0.50\pm 0.05$ ,  $n=100$ ;  $\bar{X}_{\text{semillas}}=0.01\pm 0.003$ ,  $n=1000$ .

Las semillas presentaron valores de germinación bajos, mientras que los tallos se establecieron de manera exitosa.

En cuanto al factor luz probado en dos niveles se encontró un promedio de supervivencia del 0.319 en la condición de sombra (70% de extinción PAR), mientras que en la condición de luz directa (0% de extinción de PAR) el promedio de supervivencia fue de 0.191. El porcentaje de supervivencia entre de tallos y semillas bajo la condición de sombra fue de 21.5%, es decir que de las 200 unidades experimentales montadas, 43 presentaron un tallo establecido o una semilla germinada. Por otra parte el porcentaje de supervivencia bajo el factor de luz directa (0% de extinción PAR) fue de 10%, es decir solo 20 de las 200 unidades experimentales montadas presentaron una semilla germinada o un tallo establecido (Fig. 6).

### Supervivencia bajo tratamiento de luz

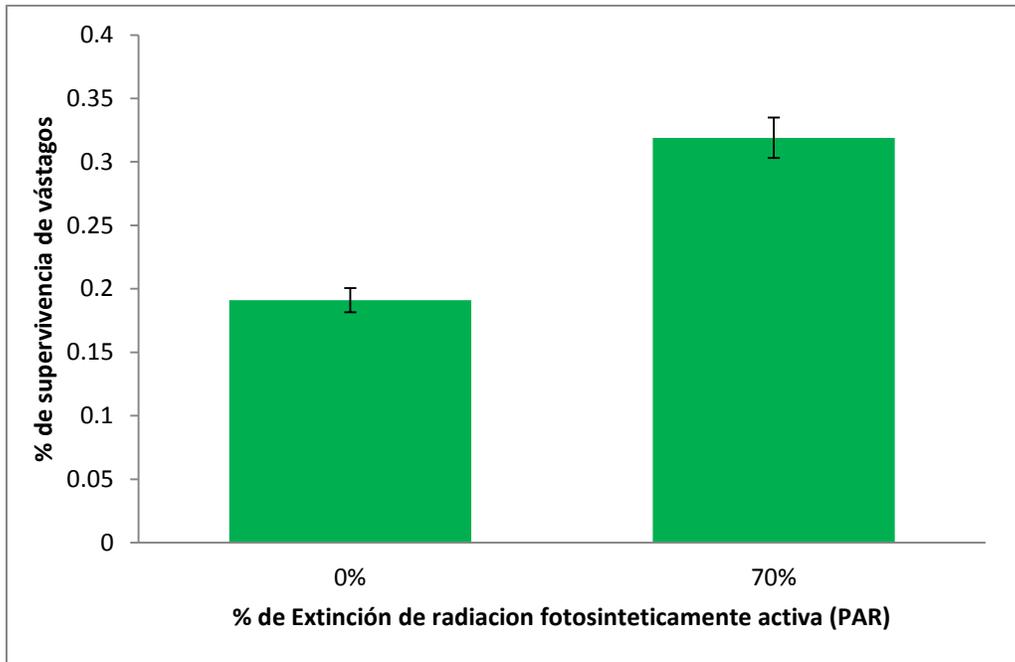


FIGURA 6. Promedio de supervivencia de vástagos de *Cyindropuntia imbricata* bajo el factor de luz directa  $\bar{X}_{0\% \text{extinción PAR}} = 0.191 \pm 0.039$ ,  $n=200$ ; Promedio de supervivencia de vástagos de *Cyindropuntia imbricata* bajo el factor sombra  $\bar{X}_{70\% \text{extinción PAR}} = 0.319 \pm 0.460$ ,  $n=200$ .

El GLM realizado indica que existe una relación significativa entre la supervivencia y las condiciones de luz, ( $\chi^2=12.78$ , gl;  $P=0.001$ ), la presencia de sombra es benéfica para la supervivencia de los tallos y las semillas.

Germinación de semillas y establecimiento de tallos bajo los factores de luz.

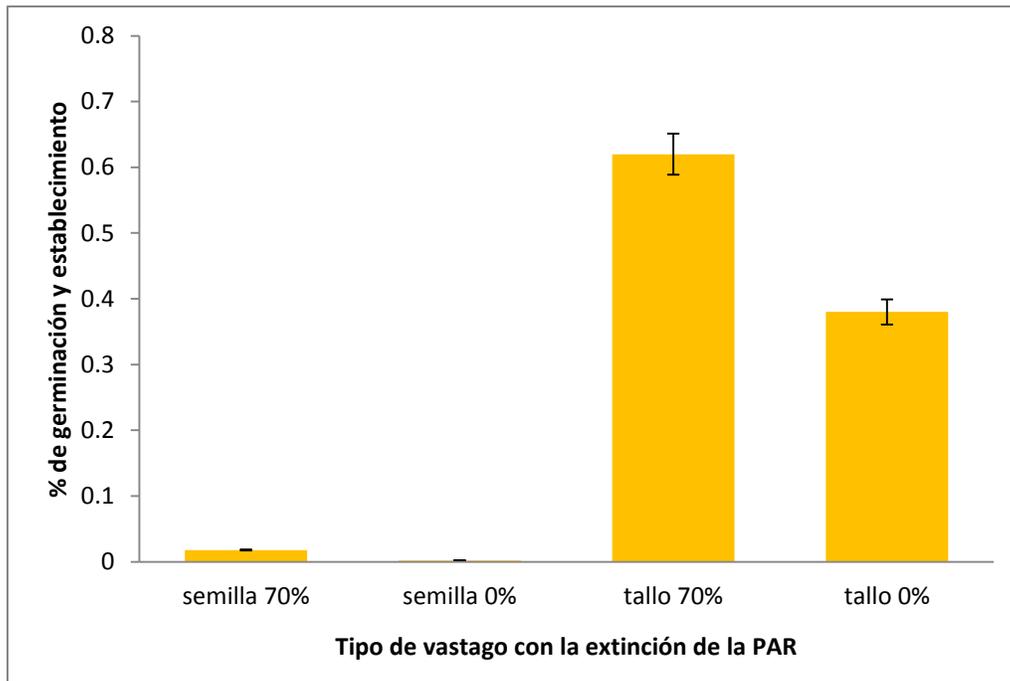


FIGURA 7. Proporciones de germinación de semillas y establecimiento de tallos de *Cylindropuntia imbricata* probado con el factor luz;  $\bar{X}_{\text{semilla/sombra}} = 0.018 \pm 0.006$ ,  $n=200$ ;  $\bar{X}_{\text{semilla/luz-directa}} = 0.002 \pm 0.002$ ,  $n=200$ ;  
 $\bar{X}_{\text{tallo/sombra}} = 0.62 \pm 0.069$ ,  $n=200$ ;  $\bar{X}_{\text{tallo/luz-directa}} = 0.38 \pm 0.069$ ,  $n=200$ .

Se observa (Fig. 7) que el establecimiento de los tallos es doblemente efectivo bajo condiciones de sombra, con una proporción de 0.62 tallos establecidos en las 200 unidades experimentales, que en las condiciones de luz directa, en la cual se estableció una proporción de 0.38 de los 200 tallos colocados. En cuanto a las semillas el promedio de germinación fue menor a 0.1 para los dos factores, teniendo más éxito bajo la condición de sombra que bajo la condición de luz directa, donde el promedio de germinación fue de 0.002, es decir de cada 100 semillas solo germinaron 2.

El GLM mostro que no hay interacción significativa entre la exposición a la luz y el tipo de vástago, ambos tipos de vástago tienen más posibilidades de sobrevivencia bajo el factor sombra (70% de extinción PAR) (Tabla 4).

Tabla de contingencia para el GLM

Parámetros	Estimados	Error Estándar	Ji Cuadrada	Valor de <i>P</i>
PAR	0.7981207	0.283387	12.783633	0.0003*
Vástago	-2.552956	0.283387	202.23038	<0.0001*
Luz×vástago	0.3085725	0.283387	1.4841272	0.2231

Tabla 4. Resultados del Modelo Lineal Generalizado con factor de luz controlando la extinción de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) (0% y 70%) y del tipo de vástago (clonal y sexual)  $n=200$ . \*=diferencia significativa

Los resultados del modelo lineal generalizado mostraron que el tipo de vástago es un factor determinante en el establecimiento de las plantas de *C. imbricata*, por su parte la incidencia de luz también afecta el establecimiento de los tallos y las semillas, aunque no es determinante, que también se ve afectada por el grado de exposición a la luz que los vástagos tienen.

#### 4.3. Estructura poblacional

Se marcaron 600 individuos diferentes durante la temporada de crecimiento y reproducción en la transición de 2012-2013 de la población de *C. imbricata* al suroeste del Jardín Botánico de Cadereyta de Montes Querétaro.

Con la información obtenida durante el censo anual del año 2012 se establecieron cinco categorías de tamaño utilizando el número de tallos como criterio de crecimiento, se observó que el 36% de la población se encuentra en la categoría de tamaño más pequeña, 1-19 tallos. Mientras que solo el 13% de la población se encuentra en la categoría de mayor tamaño, de 100 tallos en adelante (Figura 3). Los organismos reproductivos se duplicaron conforme aumentaba el tamaño.

Identificación de individuos en el periodo 2012-2013

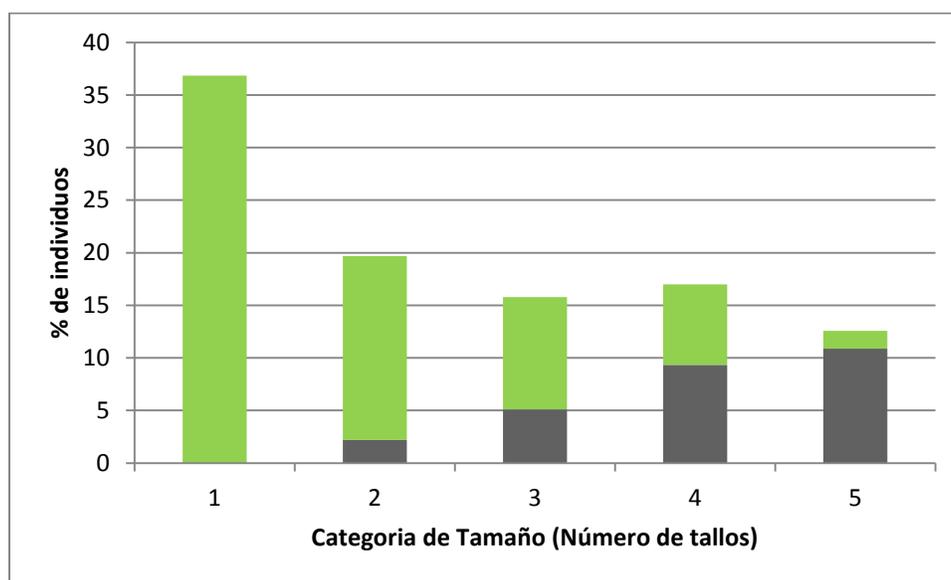


FIGURA 3. Estructura de la población con base en el número de tallos de *Cyindropuntia imbricata*, población aledaña al Jardín Botánico de Cadereyta de Montes (Qro.). Categoría 1:1-19 tallos; categoría 2: 20-39 tallos; categoría 3: 40-69 tallos; categoría 4: 70-100 tallos; categoría 5: 100 tallos en adelante. ■ individuos no reproductivos, ■ Individuos si reproductivos,  $N_0=600$ .

Se elaboró una matriz de frecuencias en la cual se introdujo el número de individuos presentes en cada categoría (Tabla 5). Esta matriz de frecuencias es la base de la matriz de transición por lo que para comenzar el ciclo de vida de la población se agregó una categoría S en la cual se integró el número de plántulas potenciales en la población, a partir del número de semillas promedio por fruto. Se encontró que la mayoría de la población se integra en las primeras categorías.

Matriz de Frecuencias del año 2012 a 2013

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	448356.48*	0	0	0	0	0
1	0	131	0	0	0	0
2	0	78	33	0	0	0
3	0	8	71	25	0	0
4	0	0	12	67	39	0
5	0	0	0	0	61	73

TABLA 5. Matriz de Frecuencias en 2013 para una población de *Cyindropuntia imbricata*. Categoría 1: 1-9 tallos, Categoría 2: 20- 39 tallos; Categoría 3: 40 a-69 tallos; Categoría 4:70-100 tallos; Categoría 5: más de 100 tallos. Se agrega el valor del \*Número de semillas presentes en el banco de semillas en la categoría S.

Se encontró que el número de vástagos clonales producidos durante el año de estudio por los individuos en la población (Fig. 5), fue mayor en la categoría 5 la cual cuenta con mayor número de tallos. Los vástagos clonales son tallos enraizados a las cercanías de las plantas madre con evidencia de un tallo en la base, al categorizarlos se encontraron en su mayoría dentro de la categoría 1 (1-19 tallos).

Frecuencia de vástagos clonales.

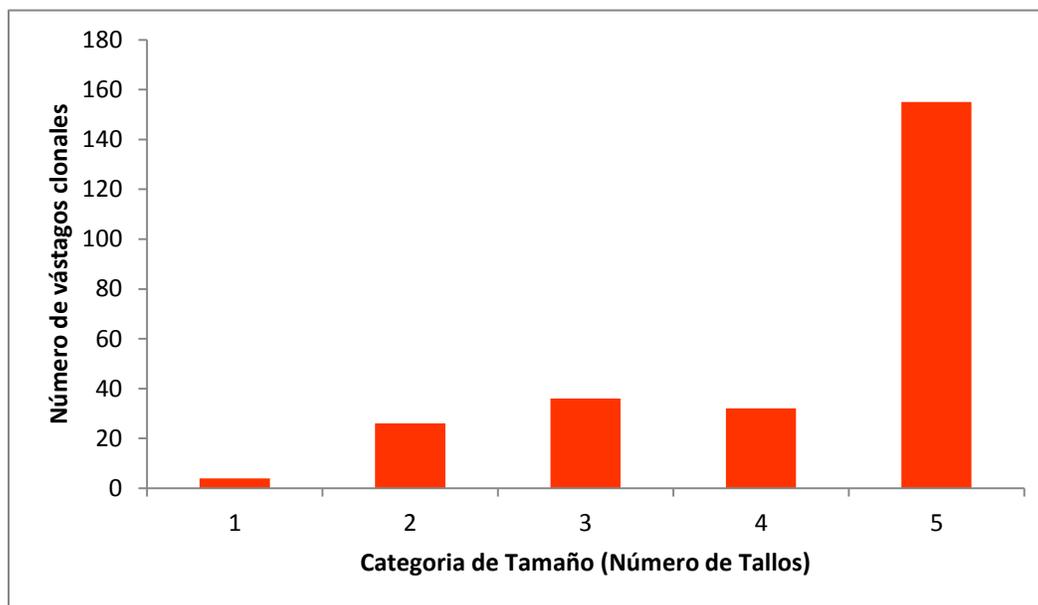


FIGURA 5. Número de vástagos clonales producidos en las categorías de tamaño, en la población de *Cylindropuntia imbricata* en el Jardín Botánico de Cadereyta en Qro. Categoría 1:1-19 tallos; categoría 2: 20-39 tallos; categoría 3: 40-69 tallos; categoría 4: 70-100 tallos; categoría 5: 100 tallos en adelante.

Siguiendo con la estructura de la población se calcularon los valores de fecundidad sexual y los valores de clonación para la población de *C. imbricata* (Tabla 6)

Procesos reproductivos

Vástago/Categoría	Semilla	1	2	3	4	5
Clonal (tallos)	0	0.0227	0.1926	0.3495	0.5926	1.1742
Sexual (semillas)	0	0	17.75	104.46	460.61	3523.46

TABLA 6 Valores calculados de las contribuciones de cada categoría de tamaño al proceso reproductivo sexual o clonal en la población de *Cylindropuntia imbricata* en el Jardín Botánico de Cadereyta en Querétaro, los datos fueron tomados del censo demográfico realizado entre 2013-2012. Los integrantes de la categoría S son las semillas, por lo que no aportan a la producción de vástagos

Se observa que las categorías más grandes son las que presentan un mayor aporte de propágulos sexuales y clonales (Tabla 6). La categoría en la que se presenta el mayor número de tallos enraizados y la mayor cantidad de semillas producidas es la 5, sin embargo, estos individuos son los menos abundantes ya que sólo es el 13% de la población. Se elaboró un ciclo de vida con las frecuencias y fecundidades encontradas en el censo del año 2012.

Ciclo de vida de *Cylindropuntia imbricata*

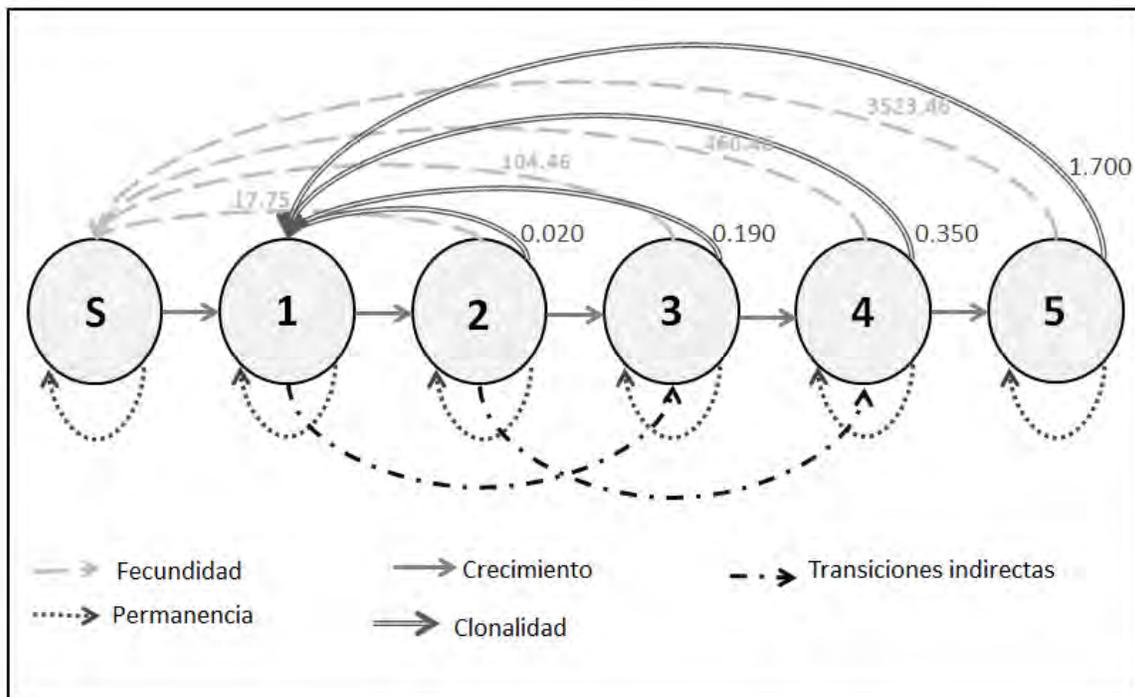


FIGURA 9. Ciclo de vida dinámico de *Cylindropuntia imbricata* en la transición de 2012-2013. Categoría S: semillas; Categoría 1: 1-19 tallos categoría 2: 20-39 tallos; categoría 3: 40-69 tallos; categoría 4: 70-100 tallos; categoría 5: 100 tallos en adelante.

El ciclo de vida de *C. imbricata* es dinámico (Fig. 9) representa gráficamente las probabilidades de transición entre categorías, se observaron dos procesos adicionales a la fecundidad y crecimiento, el primer proceso fue la permanencia de individuos en la misma categoría durante el tiempo de estudio, el segundo proceso fue el crecimiento a categorías superiores no inmediatas, es decir el paso de individuos de la categoría 1 a la categoría 3.

#### 4.4 Análisis poblacional con clonación

Se generó una primera matriz de transición **C** (Tabla 7), en la cual se incluyeron los procesos encontrados en campo, por lo tanto en el segundo renglón se encuentran los valores de clonación, estos valores aumentan conforme a la categoría de tamaño, en la fecundidad sexual la producción de semillas también aumenta con el tamaño de los individuos. Por otra parte al no encontrar plántulas en campo el valor de esta transición es igual a cero, sin embargo no es posible realizar un análisis poblacional sin la conexión entre la categoría de tamaño más pequeña y las siguientes categorías de tamaño.

Matriz de transición **C**

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	0.80	0.00	17.75	104.46	460.61	3523.46
1	<b>1.00E-08</b>	0.604	<b>0.020</b>	<b>0.190</b>	<b>0.350</b>	<b>1.700</b>
2	0.000	0.359	0.284	0.000	0.000	0.000
3	0.000	0.037	0.612	0.272	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.103	0.728	0.390	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.610	1.000

TABLA 7. Matriz de transición **C**, probabilidades de transición, fecundidad de las categorías de tamaño, incluye proceso de clonación, información obtenida de la población de *Cylindropuntia imbricata* de 2012-2013. Categoría S: semillas; categoría 1: 1-19 tallos; categoría 2: 20-39 tallos; categoría 3: 40-69 tallos; categoría 4: 70-100 tallos; categoría 5: 100 tallos en adelante. ■ Fecundidad; ■ Permanencia; ■ Clonalidad; ■ Crecimiento.

Con base en esta matriz se llevó a cabo el estudio poblacional para obtener los parámetros poblacionales como la estructura estable de tamaños ( $w$ ) el valor reproductivo ( $v$ ) y la tasa finita de crecimiento poblacional (Tabla 8).

Parámetros poblacionales con clonalidad

Categoría	w	v	$\lambda$
S	1	1	1.3478
1	0.000388	54782707	
2	0.000131	99220458	
3	8.78E-05	1.39E+08	
4	8.08E-05	11.91E+08	
5	0.000142	7.15E+08	

TABLA 8. Parámetros poblacionales calculados para la población de *Cylindropuntia imbricata*, Valores obtenidos a partir de la matriz de transición **C** (Tabla 7), se observan los valores de la estructura estable de edades (w), el valor reproductivo para cada categoría (v) y la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ).

La tasa finita de crecimiento poblacional aumenta un 30% ( $\lambda=1.3478$ ) la matriz **C** muestra que la población se encuentra en crecimiento ( $\lambda>1$ ). Las matrices de proyección poblacional revelan que la capacidad clonal de la especie *C. imbricata* genera una dinámica poblacional compleja.

Se realizaron diferentes simulaciones modificando los valores de la permanencia de semillas, de la permanencia de individuos de la categoría 5 y del establecimiento de las semillas, se construyeron tres curvas de crecimiento de la población como función de los cambios en esas entradas de la matriz **C** (Fig. 10).

### Simulaciones de la tasa finita de crecimiento

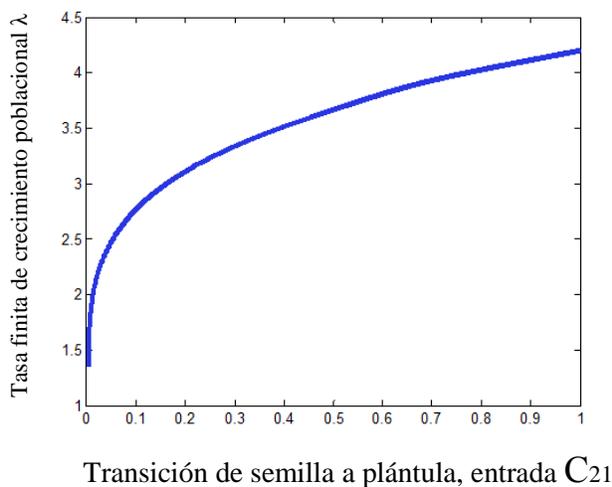
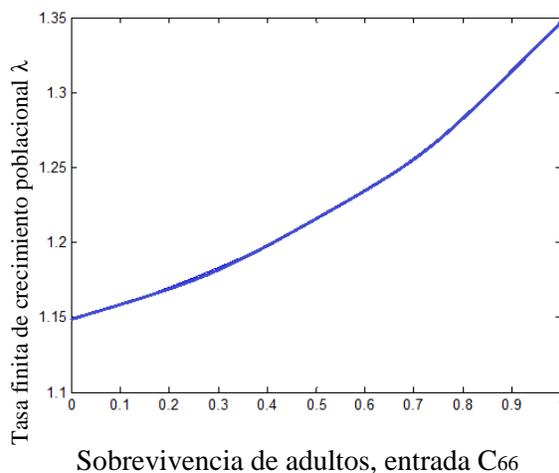
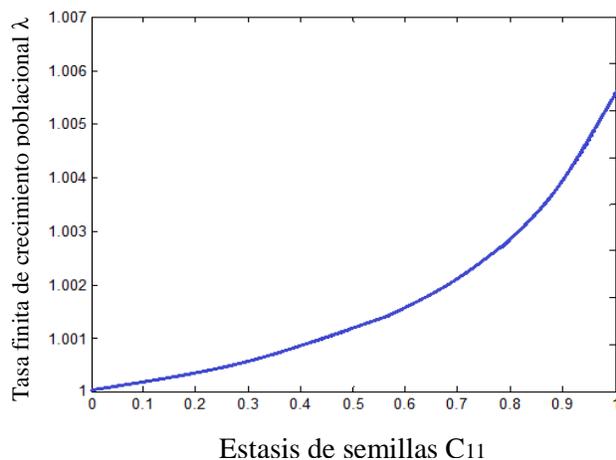


FIGURA 10. Crecimiento poblacional de *Cylindropuntia imbricata* modificando las permanencias de las categorías más pequeñas, más grandes y el establecimiento de las semillas, en la población de Cadereyta, Qro Simulaciones realizadas en el programa SimulaCambio, modificando los valores de las entradas de la matriz C.

Se observa que la permanencia de las semillas  $C_{11}$ , no incrementa el crecimiento de la población ya que con un valor de uno la tasa finita de crecimiento poblacional llega únicamente a uno ( $\lambda \approx 1.0006$ ), es decir que si permanecen todas las semillas producidas, la población sigue estable. En cambio al modificar la permanencia de los individuos más grandes la tasa finita de crecimiento poblacional crece en un 35%, lo que significa que los individuos de mayor categoría provocan un crecimiento de la población. ( $\lambda = 1.35$ ). En cuanto a la entrada de la matriz  $C_{21}$  se observó que los valores cercanos a cero en la germinación aumentan el crecimiento de manera exponencial, si germinaran todas las semillas producidas, la población crecería cuatro veces más de lo que crece actualmente.

#### 4.5 Análisis de sensibilidad y elasticidad

Los parámetros poblacionales mostraron que la tasa finita de crecimiento poblacional es mayor a uno con el proceso de clonación, lo que significa que la población está creciendo, es importante determinar cuál de los procesos demográficos aporta más a dicho crecimiento y en qué medida contribuye cada una de las categorías al valor de  $\lambda$ .

Se llevó a cabo un análisis de sensibilidad (Tabla 9) y elasticidad (Tabla 10), para describir a detalle las contribuciones realizadas por cada proceso y cada categoría a la tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ) con la matriz de transición **C** (Tabla 7).

El análisis de sensibilidad encontró valores bajos en el proceso de fecundidad sexual, este proceso tiene un menor efecto en la tasa de crecimiento poblacional. Mientras que la transición de la primera categoría a la segunda, es decir el paso de semilla a plántula, es el valor más alto en la matriz de sensibilidad, lo que significa que un cambio en esta categoría puede provocar grandes efectos en la tasa de crecimiento poblacional. Este análisis señala cuál de las categorías se encuentra bajo presiones de selección afectando su sobrevivencia, se identificó que la transición de semillas a plántulas es un proceso crítico para la población de la que se ocupa este estudio ( $S_{21}=549.4185$ ).

Matriz de sensibilidad para la matriz **C**.

Sensibilidad	S	1	2	3	4	5
S	1.00E-05	<b>3.89E-09</b>	<b>1.31E-09</b>	<b>8.80E-10</b>	<b>8.10E-10</b>	<b>1.42E-09</b>
1	<b>549.4185</b>	0.213019	0.071885	0.048219	0.044379	0.07783
2	995.0869	0.385812	<b>0.130196</b>	0.087333	0.080378	0.140963
3	1390.166	0.538991	0.181888	<b>0.122007</b>	0.112291	0.19693
4	1910.972	0.740916	0.25003	0.167715	<b>0.154359</b>	0.270707
5	2685.377	1.041165	0.351353	0.23568	0.216912	<b>0.380409</b>

TABLA 9. Matriz de sensibilidad para la matriz **C**, valores altos de sensibilidad denotan dificultades para sobrevivir, bajo las condiciones ambientales actuales. Categoría S: semillas; categoría 1: 1-19 tallos; categoría 2: 20-39 tallos; categoría 3: 40-69 tallos; categoría 4: 70-100 tallos; categoría 5: 100 tallos en adelante.

■ Fecundidad; ■ Permanencia; ■ Clonalidad; ■ Crecimiento.

El análisis de elasticidad (Tabla 10) mostró que la contribución relativa de la permanencia en la categoría 5 de la matriz **C** contribuye en mayor medida a la tasa finita de

crecimiento poblacional que el resto de las transiciones ( $E_{55}=0.2822$ ), a su vez el crecimiento de la categoría 2 también aporta a la tasa finita de crecimiento poblacional en menor medida que la permanencia de adultos ( $E_{21}=0.1027$ ).

Matriz de elasticidad para la matriz C.

Elasticidad	S	1	2	3	4	5
S	5.95E-06	0	1.73E-08	6.82E-08	2.77E-07	3.71E-06
1	4.08E-06	0.09546	0.001067	0.006797	0.011524	0.098166
2	0	<b>0.102763</b>	0.027434	0	0	0
3	0	0.014796	0.082589	0.024622	0	0
4	0	0	0.019107	0.090588	0.044665	0
5	0	0	0	0	0.09817	<b>0.282238</b>

TABLA 10. Matriz de elasticidad, esta matriz da los valores proporcionales del aporte que hace cada categoría a  $\lambda$ , los valores más altos están en negritas; elaborado con la matriz C. Categoría S: semillas; categoría 1: 1-19 tallos; categoría 2: 20-39 tallos; categoría 3: 40-69 tallos; categoría 4: 70-100 tallos; categoría 5: 100 tallos en adelante. ■ Fecundidad; ■ Permanencia; ■ Clonalidad; ■ Crecimiento.

Se elaboró un triángulo demográfico con las sensibilidades de la matriz C (Silvertown et al., 1993), para esto se sumaron las elasticidades de cada transición en los procesos de: fecundidad ( $F$ ), sobrevivencia ( $L$ ) y crecimiento ( $G$ ), la reproducción clonal se sumó al proceso de crecimiento (Fig. 11).

Triángulo demográfico de *Cylindropuntia imbricata*

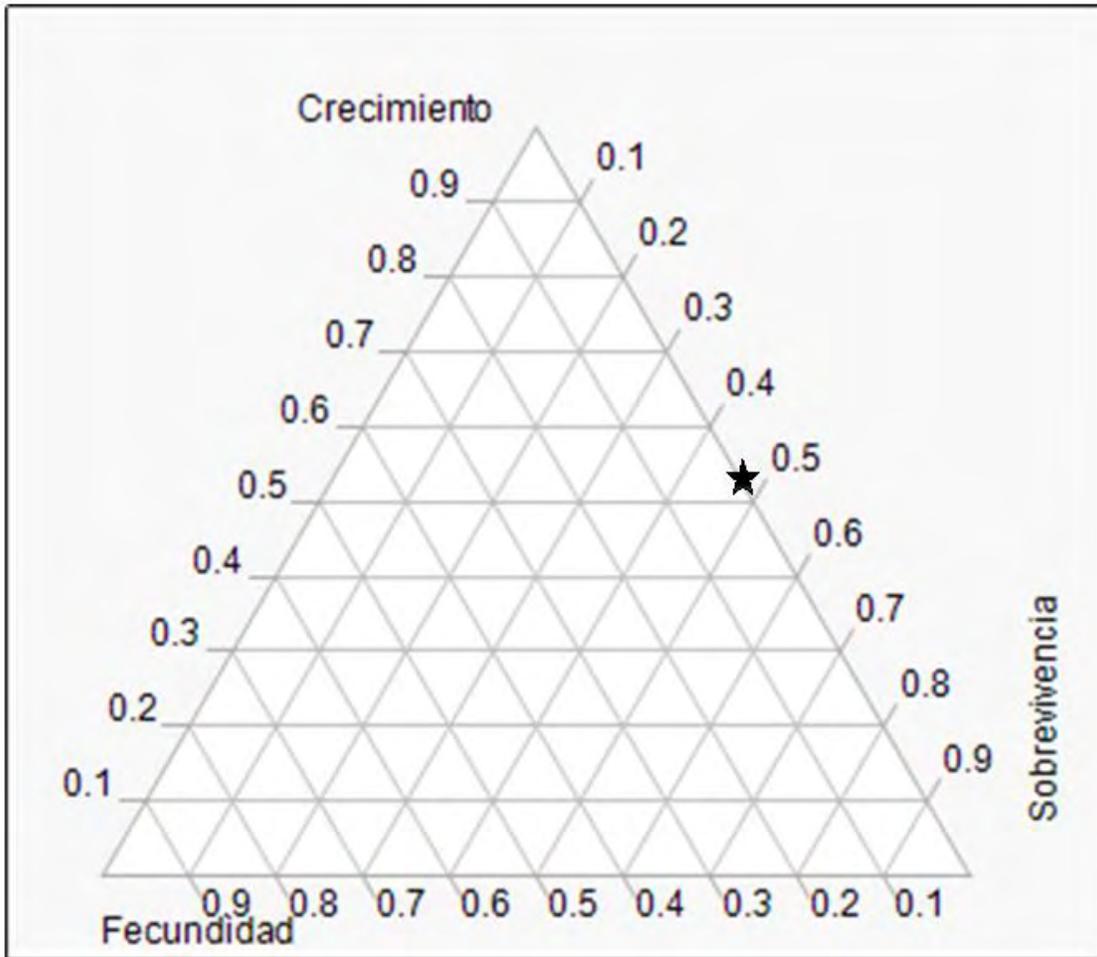


FIGURA 11. ★ Ubicación en el triángulo demográfico (Silvertoen et al.) de la población de *Cylindropuntia imbricata*, Cadereyta Querétaro,

El triángulo demográfico muestra que el crecimiento y la permanencia de los individuos son los procesos que contribuyen en mayor proporción a la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), mientras que la fecundidad tiene una contribución nula en el periodo estudiado.

#### 4.6 Análisis poblacional sin clonalidad

Se realizaron los análisis poblacionales de nueva cuenta, esta vez se omitieron los valores de clonalidad para conocer la dinámica poblacional de la población sin este proceso, que pasa en la población si la estrategia reproductiva de *C. imbricata* se lleva a cabo únicamente por la vía sexual. Se construyó la matriz de transición **A** (Tabla 11) muestra las transiciones entre las categorías, los valores más altos se encuentran en el proceso de fecundidad sexual localizado en el primer renglón, el proceso de transición de semilla a plántula es el valor más bajo de la matriz, es decir las probabilidades de pasar de la categoría de semilla a la categoría de plántula es de 0.00000008, únicamente 8 de cada diez millones podrá establecerse y seguir su crecimiento. Otro valor importante en la matriz **A** es la permanencia de los individuos más grandes, la probabilidad de que estos individuos de gran tamaño permanezcan es de 1, es decir una planta que llegue a tener 100 tallos o más va a permanecer por el resto del tiempo.

Matriz de transición **A**

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	0.8	0	17.75	104.46	460.61	3523.46
1	1E-08	0.604	0	0	0	0
2	0	0.359	0.284	0	0	0
3	0	0.037	0.612	0.272	0	0
4	0	0	0.103	0.728	0.39	0
5	0	0	0	0	0.61	1

Tabla 11. Matriz de transición **A**, probabilidades de transición y fecundidad de las categorías de tamaño, información obtenida de la población de *Cylindropuntia imbricata* de 2012-2013. Categoría S: semillas; Categoría 1: 1-19 tallos categoría; 2: 20-39 tallos; categoría 3: 40-69 tallos; categoría 4: 70-100 tallos; categoría 5: 100 tallos en adelante. ■ Fecundidad; ■ Permanencia; ■ Clonalidad; ■ Crecimiento.

Se calcularon los parámetros poblacionales de la matriz **A**, la estructura estable de tamaños (**w**), el valor reproductivo de cada categoría (**v**) y por último la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ )

Parámetros poblacionales para la matriz **A**.

Categoría	$w$	$v$	$\lambda$
S	1	1	1.0002
1	2.52E-08	20017560	
2	1.27E-08	20023426	
3	1.19E-08	20055647	
4	1.64E-08	20060341	
5	5.68E-05	4.48E-10	

TABLA 12. Parámetros poblacionales calculados para la población de *Cylindropuntia imbricata*, Valores obtenidos a partir de la matriz de transición **A** (Tabla 11), se observan los valores de la estructura estable de edades ( $w$ ), el valor reproductivo para cada categoría ( $v$ ) y la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ).

Se encontró que la producción de vástagos sexuales se presentó en los individuos de mayor tamaño. Los parámetros poblacionales indican que la especie se mantiene constante ( $\lambda=1.0002$ ) omitiendo el proceso de clonación, esto difiere al escenario con clonación ya que en aquel la población se encuentra en crecimiento.

Simulaciones de la tasa finita de crecimiento

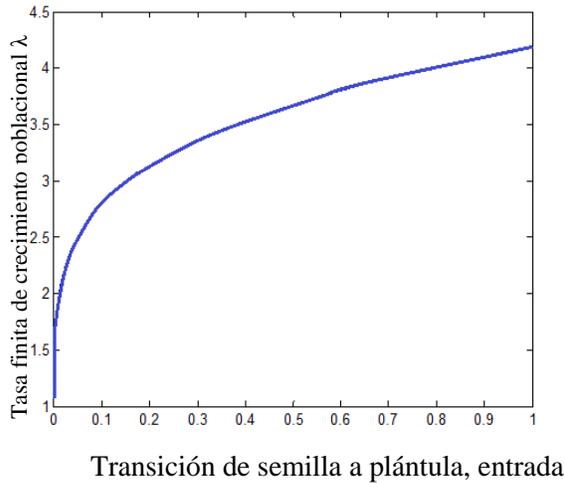
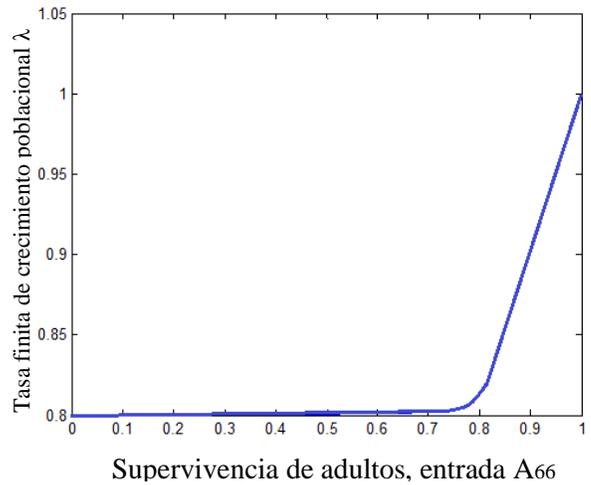
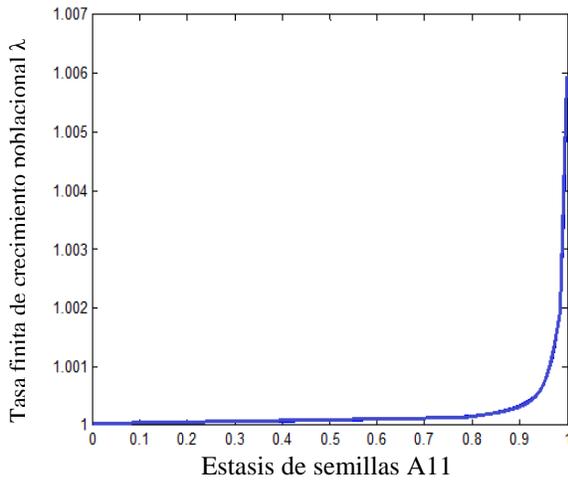


FIGURA 12. Crecimiento poblacional de *Cylindropuntia imbricata* modificando las permanencias de las categorías más pequeñas, más grandes y el establecimiento de las semillas, en la población de Cadereyta, Qro Simulaciones realizadas en el programa SimulaCambio, modificando los valores de las entradas de la matriz A.

Se observa que la permanencia de las semillas  $A_{11}$ , no incrementa el crecimiento de la población, con valores cercanos a uno en la permanencia de las semillas la tasa finita de crecimiento poblacional no sobrepasa el valor de 1.007; es decir que si permanecen todas las semillas producidas y no se presenta la clonación, la población se encontraría estable. Por otro lado al modificar la permanencia de los individuos más grandes  $A_{66}$  la tasa finita de crecimiento poblacional no logra presentar un crecimiento, con valores de uno en la permanencia de individuos de mayor tamaño, la tasa finita de crecimiento poblacional tiene un valor de 1, y con valores de la permanencia menores a 0.8 la tasa finita de crecimiento poblacional es igual a 0.8, lo que significa que la población estaría decreciendo ( $\lambda < 1$ ). Por

último al modificar la entrada  $A_{21}$ , es decir la transición de semillas a plántulas la población presentaría un crecimiento cuatro veces mayor del crecimiento actual.

#### 4.7. Análisis de sensibilidad y elasticidad

Se realizaron los análisis de sensibilidad y elasticidad de la matriz de transición A (Tabla 11) para observar cuál de los procesos demográficos contribuye en mayor medida a la tasa finita de crecimiento poblacional.

Se encontró en el análisis de sensibilidad valores bajos en el proceso de fecundidad sexual, este proceso tiene un menor efecto en la tasa de crecimiento poblacional. En esta matriz al igual que en la matriz C la transición de la primera categoría a la segunda, es decir el paso de semilla a plántula, es el valor más alto lo que significa que un cambio en esta categoría puede provocar grandes efectos en la tasa de crecimiento poblacional. ( $S_{21}=17524.95$ ). Eliminar el proceso de clonalidad en la población estudiada, provoca que la permanencia de los individuos de mayor tamaño cobre mayor importancia para la tasa finita de crecimiento poblacional ( $S_{66}=0.997964$ )

Matriz de sensibilidad para la matriz A

Sensibilidad	S	1	2	3	4	5
S	0.000875	<b>2.21E-11</b>	<b>1.11E-11</b>	<b>1.04E-11</b>	<b>1.43E-11</b>	<b>4.97E-08</b>
1	<b>17524.95</b>	0.000442	0.000222	0.000209	0.000287	0.995587
2	17530.08	0.000442	<b>0.000222</b>	0.000209	0.000287	0.995878
3	17558.29	0.000443	0.000222	<b>0.000209</b>	0.000287	0.997481
4	17562.4	0.000443	0.000222	0.000209	<b>0.000287</b>	0.997714
5	17566.8	0.000443	0.000222	0.000209	0.000287	<b>0.997964</b>

TABLA 13. Matriz de sensibilidad para la matriz A, valores altos de sensibilidad denotan dificultades para sobrevivir, bajo las condiciones ambientales actuales. Categoría S: semillas; Categoría 1: 1-19 tallos; categoría 2: 20-39 tallos; categoría 3: 40-69 tallos; categoría 4: 70-100 tallos; categoría 5: 100 tallos en adelante.

■ Fecundidad; ■ Permanencia; ■ Clonalidad; ■ Crecimiento.

Matriz de elasticidad para la matriz A

Elasticidad	S	1	2	3	4	5
S	<b>0.0007</b>	0	1.97E-10	1.09E-09	6.59E-09	0.000175
1	0.000175	<b>0.000267</b>	0	0	0	0
2	0	0.000159	<b>6.30E-05</b>	0	0	0
3	0	1.64E-05	0.000136	<b>5.69E-05</b>	0	0
4	0	0	2.29E-05	0.000152	<b>0.000112</b>	0
5	0	0	0	0	0.000175	<b>0.997789</b>

TABLA 14. Matriz de elasticidad, esta matriz da los valores proporcionales del aporte que hace cada categoría a  $\lambda$ , los valores más altos están en negritas; elaborado con la matriz A. Categoría S: semillas; categoría 1: 1-19 tallos; categoría 2: 20-39 tallos; categoría 3: 40-69 tallos; categoría 4: 70-100 tallos; categoría 5: 100 tallos en adelante. ■ Fecundidad; ■ Permanencia; ■ Clonalidad; ■ Crecimiento.

El análisis de elasticidad (Tabla 14) mostró que la contribución relativa a la tasa finita de crecimiento poblacional recae en su mayoría en la permanencia de los individuos en la categoría 5 de la matriz A ( $E_{55}=0.997789$ ).

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1. Distribución espacial

Las plantas clonales presentan un arreglo caracterizado por la incorporación de los tallos debido a su reducida capacidad de dispersión (Mandujano *et al.*, 2010). Esto lo han reportado Carrillo-Ángeles y Mandujano (2011) con *Opuntia microdasys*, en 2012 Ruíz González con *Echinomastus unguispinus* y, por su parte, en el mismo año López Flores en su trabajo con *Astrophytum miriostigma*. En todos estos trabajos se encontró una relación entre la capacidad de dispersión de las especies y su estrategia reproductiva.

Los patrones de distribución hallados en la población de *C. imbricata* coinciden con los de los trabajos anteriores, ya que los valores obtenidos para la prueba de Hopkins son cercanos a la unidad ( $IH=0.9104$ ) por lo cual la hipótesis de aleatoriedad queda descartada y se confirma que la población presenta una distribución agregada. Este comportamiento puede ser atribuido a que la población presenta mayor establecimiento de tallos que de semillas, los tallos no se dispersan a largas distancias, por lo que se esperaría que los individuos cercanos se correspondan con la misma planta madre (Handel, 1985; Carrillo-Ángeles y Mandujano 2011). Por ejemplo, la distribución agregada de *Ariocarpus kotschoubeyanus* se ha relacionado con una alta especificidad edafológica (Aguilar-Morales *et al.* 2011). Otro proceso frecuentemente descrito en la familia que da lugar a la distribución espacial agregada es la relación nodriza-protégido (asociación de los cactus con plantas de diferentes especies), ya que los cactus se agregan bajo la sombra de arbustos (Valiente-Banuet *et al.* 1991; Mandujano *et al.* 2002). No obstante, también se ha mostrado que hay una baja dispersión de semillas y puede presentarse agregación por la reducida dispersión de propágulos clonales y también sexuales (Carrillo-Ángeles *et al.*, 2011).

Godínez (2000) realizó un estudio de distribución espacial de cactáceas y encontró que el arreglo espacial más común es de tipo agregado. Sin embargo, en muchos de los estudios donde se reporta una distribución agregada se trabaja con cactáceas que presentan plantas nodriza. Flores y Jurado (2003) por su parte realizaron una revisión del año 1910 hasta 2002, en la cual encontraron que la mayoría de las plantas protegidas por nodrizas pertenecían a la familia *Cactaceae*. Para las poblaciones de *C. imbricata* no se han reportado, ni tampoco parecen requerir, de plantas nodrizas en campo. Los microambientes

formados por la presencia de plantas nodriza no son un factor determinante para el establecimiento de sus tallos, aunque son favorables para la supervivencia de las semillas y sus primeros estadios de plántulas juveniles (Suzán *et al.*, 1996; Godínez *et al.*, 2003), en este caso se observa una gran cantidad de semillas y posibles microambientes, pero la posibilidad de que éstas se establezcan es mínima dadas las condiciones adversas y el bajo porcentaje de germinación de la especie (Ayala 2014).

La forma de crecimiento debe de considerarse al determinar el tipo de distribución que presentan los individuos. Carrillo-Ángeles y Mandujano (2011) retoman la clasificación hecha por Tiffney y Niklas (1985), quienes identifican cuatro tipos diferentes de propagación: la primera es el crecimiento establecido, donde cualquier tipo de propágulo (clonal o sexual) da origen a un nuevo individuo; la segunda es el crecimiento restaurativo, donde se reparan daños locales en los individuos; la tercera es el crecimiento regenerativo donde se vuelven a formar órganos completos de los individuos; y la última forma es el crecimiento reproductivo, que se refiere a la clonalidad de un individuo. Además, Carrillo-Ángeles y Mandujano (2011) proponen una clasificación del crecimiento reproductivo, que se refiere al ligamento de la planta hija en la planta madre, estos patrones resultan en diferentes grados de agregación espacial dados por la capacidad de movilidad de los propágulos.

En el caso de las Cactáceas la forma de crecimiento puede ser de tipo columnar, globoso, arbustivo y cespitoso (Bravo-Hollis, 1978). *C. imbricata* presenta una forma de crecimiento arbustivo. Si la catalogamos según la clasificación Tiffney y Niklas (1985), en el crecimiento-establecido y en el crecimiento reproductivo, la planta es capaz de generar nuevos individuos de forma sexual, por medio de semillas, o de manera clonal, desprendiendo uno de los tallos que la forman. Estas dos maneras no están ligadas a la planta madre, lo que significa que los dos propágulos son capaces de sobrevivir sin mantener una conexión (por ejemplo, estolones) con la planta madre. La producción de semillas es alta, sin embargo, no se observaron plántulas en campo, mientras que el establecimiento de tallos sí fue observado, por lo que la evidencia demográfica de corto plazo señala que la probabilidad de clonar es mayor que la del establecimiento por semillas. Por tanto podemos decir que el crecimiento modular de *C. imbricata* propicia la clonación, ya que puede desprenderse de tallos sin causar repercusiones en la planta madre.

Se llevó a cabo un censo, a partir del cual se puede observar cuál es la distancia que existe entre un organismo y otro, de manera directa. Este tipo de muestreo en cactáceas fue utilizado por Carrillo-Ángeles y Mandujano (2011) y Ruíz González (2012), debido a que es adecuado para analizar y comparar la estructura espacial clonal, porque permite detectar el arreglo radial de distintos individuos.

El reclutamiento de tipo clonal puede traer consecuencias negativas en la diversidad genética de la población. Sin embargo la clonalidad puede mantener altos niveles de entrecruza e incrementar las probabilidades de reclutamiento sexual si los tallos se dispersan hacia vecindarios genéticamente variables (Carrillo-Ángeles y Mandujano, 2011). La población de *C. imbricata* utilizada para este estudio es pequeña y se encuentra aislada por la urbanización de Cadereyta (obs. pers.), por lo que puede estar sujeta a problemas de endogamia. Se necesitan de estudios más profundos para saber si la población tiene una pérdida de variabilidad. López (2012) menciona que los análisis de patrones de distribución espacial pueden ser útiles para evaluar otros aspectos del ciclo de vida de las especies clonales, como el efecto de una variación persistente en la producción de propágulos clonales y sexuales, los cuales afectan directamente la dinámica de la población.

La población de *C. imbricata* estudiada se encontraba en una zona de paso ganadero por lo que ocasionalmente las plantas se encontraban bajo condiciones estresantes, que durante este estudio no fueron tomadas en cuenta. Esto también puede ser un factor determinante. Por ejemplo, Erickson (1988) refiere que la reproducción de tipo clonal responde directamente a ambientes estresantes. En dado caso sería necesario evaluar el nivel de deterioro presente en la población y si este ambiente genera que la reproducción clonal funcione como un mecanismo de persistencia más que una elección reproductiva.

## 5.2. Comparación entre establecimiento clonal y sexual

Como vimos, el establecimiento clonal y el sexual fueron significativamente diferentes: las semillas mostraron bajos porcentajes de germinación, mientras que los tallos enraizaron de manera considerable en ambas condiciones.

*C. imbricata* tiende a retener frutos en los tallos (Ayala 2015), provocando que la dispersión de esas semillas se vea limitada y generando bancos aéreos persistentes. Por otra

parte al ser dispersadas las semillas se encuentran sitios seguros que protejan a las plántulas de las altas temperaturas, las semillas tienen probabilidades más altas de germinación (De la Barrera, 1997).

Los resultados muestran que los vástagos de *C. imbricata* se establecen tres veces más en la sombra que bajo la incidencia de luz directa, lo cual coincide con lo reportado por Aranda (2015) para *Echinocereus enneacanthus* y por Mandujano *et al.* (1998) para *Opuntia rastrera*. Ambas especies son reportadas como plantas con requerimiento de nodriza. Sin embargo, al tener semillas fotoblásticas positivas, la posibilidad de que formen un banco incrementa, y solamente las semillas de *C. imbricata* que se encuentran en la superficie tienen probabilidad de germinar, a diferencia de las que son enterradas, y que posiblemente no alcanzarían a emerger del suelo antes de que se agoten sus reservas (de la Barrera, 1997).

En el trabajo de Mandujano *et al.*, (1998) se analiza la contribución de la propagación clonal con la especie *Opuntia rastrera*; por su parte Arizaga y Ezcurra (2002) analizan esta contribución en una especie de agave. Estos trabajos coinciden con los resultados obtenidos, ya que los vástagos clonales (tallos) presentaron una mayor contribución al establecimiento de nuevos individuos. Esto puede deberse a que una de las ventajas que presentan las especies clonales es que pueden establecerse en diferentes ambientes sin tener que pasar por una fase de plántula (Mandujano *et al.*, 2010). Debido a que los tallos de las cactáceas se caracterizan por tener capacidad fotosintética, pueden caer al suelo y producir la energía que le permite desarrollar nuevas estructuras (Mandujano *et al.*, 1998).

Los estudios con plantas de la familia *Cactaceae* indican que, las semillas sin tratamientos previos muestran una germinación prolongada. Se ha reportado un 87.5% de germinación para *Ferocactus wislizenii* después de 17 meses de almacenamiento (Bowers, 2000). En el caso de *C. imbricata* la germinación comenzó a los 43 días; el porcentaje final de germinación fue de 0.01% y está relacionado con su estructura, que incluye una cubierta seminal dura y un endospermo abundante, lo que coincide con los valores reportados por Ayala (2014) quien el grupo de control tuvo un porcentaje de 2.2%. Ello propicia que la germinación de esta especie sea de forma escalonada, garantizando la existencia de semillas, en disímiles condiciones ambientales (Torres *et al.*, 2003).

La competencia entre las semillas y tallos por encontrar sitios seguros de establecimiento es reportada por Carillo-Ángeles (2011), quien plantea que las condiciones ambientales y del sustrato pueden afectar el establecimiento de los propágulos. Asimismo, en 1995, Schupp realizó los primeros trabajos donde se analizó a profundidad la existencia de un conflicto a la hora de elegir un sitio seguro para germinar y sobrevivir como plántula, marcando los diferentes requerimientos en las diferentes categorías de crecimiento (Mendoza, 2010). En el experimento realizado, las semillas de *C. imbricata* tuvieron bajos porcentajes de germinación con 10 semillas de 100 unidades experimentales mientras que los tallos alcanzaron un porcentaje de establecimiento mayor con 59 tallos por 100 unidades experimentales. Las diferencias fisiológicas entre el tallo y la semilla provocan diferencias en el establecimiento, las semillas a pesar de ser fotoblásticas positivas no soportaron la incidencia de luz directa, mientras que los tallos no sufren daños. Cabe señalar, sin embargo, que los sitios seguros no son permanentes, ni constantes en el tiempo y en el espacio por lo que la sobrevivencia es diferencial entre semillas y plántulas. En ambientes estables se esperaría que se presenten la misma cantidad de adultos como de semillas (Schupp, 1995). Sin embargo, en la población de *C. imbricata* estudiada esto no es así, debido a las condiciones requeridas por las plántulas de los cactus, entre las que destaca el lento desarrollo de las estructuras de protección, así como un constante amortiguamiento de la incidencia de luz y calor. Un factor importante en la sobrevivencia de las plántulas son los posibles depredadores, pues las semillas y plántulas son un blanco fácil para ellos, en cambio los tallos caídos de una planta madre no lo son, ya que cuentan con mecanismos de defensa (espinas). Queda por evaluar experimentalmente el beneficio extra de la protección de las espinas a los tallos, en relación al mayor reclutamiento que fue cuantificado vía clonal en condiciones naturales. En la población estudiada fue difícil encontrar sitios que permitieran desarrollar semilla y plántula, y que se mantuvieran para pasar a la siguiente categoría, a pesar de que en las condiciones de laboratorio no existía la depredación, aun así las semillas y plántulas no lograron establecerse en mayor medida.

La alta radiación y los cambios drásticos de temperatura contribuyen al bajo porcentaje de germinación y reclutamiento de plántulas en cactáceas ( Godínez *et al.*, 2003). Por su parte, mencionan que *C. imbricata* presenta requerimientos ambientales

específicos, además de tratamientos previos para la germinación y establecimiento de las plántulas de cactáceas presentan una baja supervivencia (Ayala, 2014; Zepeda, 2010).

Los resultados proveen un marco ecológico y evolutivo donde la especie tiene una estrategia para determinadas condiciones tales como luz, humedad y nutrientes (Torres Arias *et al.*, 2000). En el caso de esta población de *C.imbricata* encontramos los resultados del experimento realizado muestran que el tipo de vástago es determinante para el establecimiento y que las condiciones de luz influyen en el reclutamiento pero no limitan el establecimiento. Por ello, son los tallos establecidos los que contribuyen en mayor medida al establecimiento de nuevos individuos.

Con esta información sabemos que el crecimiento de la población depende de los tallos ya que los requerimientos de establecimiento son mucho más especializados y restrictivos para las semillas.

### 5.3. Análisis Demográfico

En *Cylindropuntia imbricata* la floración y fructificación ocurren antes del periodo de lluvias, en tanto que la maduración de frutos y la germinación de las semillas están asociados al inicio de la estación lluviosa (Aguilar, 2005).sin embargo este estudio se llevó a cabo después del periodo de lluvias y no se observaron plántulas de reclutamiento sexual; esto junto con los bajos valores de germinación obtenidos en el invernadero y la alta mortalidad de plántulas son factores que afecta el reclutamiento de nuevos individuos.

López (2012) menciona que las primeras categorías del ciclo de vida de las cactáceas presentan las tasas de mortalidad más altas, pero una vez que se supera la fase crítica de plántula, la probabilidad de sobrevivencia es relativamente constante para el resto de las categorías, a menos que ocurra un evento de perturbación. Este patrón de mortalidad también se ha reportado para cactáceas globosas como *Mammillaria crucigera* (Contreras y Valverde, 2002), cactáceas columnares como *Pterocereus gaumeri* (Méndez *et al.*, 2004) y para *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza–Olguín *et al.*, 2002), y en cactáceas arbustivas como *Opuntia rastrera* (Mandujano *et al.*, 1998).

Los cactus presentan ciclos de vida largos y tasas de crecimiento poblacional cercanas a la unidad, (Ruiz, 2012, Meli y Rosa Mancilla ). La tasa finita de crecimiento de la población estudiada fue mayor cuando se consideró el establecimiento clonal ( $\lambda=1.34$ ),

comparado con el establecimiento sexual ( $\lambda=1.0002$ ). Con esto podemos decir a que la población se encuentra en crecimiento por el establecimiento de los tallos y en equilibrio considerando el reclutamiento sexual. La tasa de crecimiento solo considerando clones es similar a otra especies clonales como *Opuntia rastrera* (Meandujano *et al.*, 1998).

En el análisis de sensibilidad realizado para la matri **A** y **C** el valor más alto fue el de la entrada que corresponde al la transición de semilla a plántula en la matriz de transición original. esto quiere decir que un cambio por pequeño que sea causa un gran efecto en la tasa de crecimiento. Esto se observa con mayor claridad en las simulaciones realizadas, por ejemplo un reclutamiento simulado de 0.5 resultaría en una tasa de crecimiento  $\lambda \approx 3.5$  (Fig. 6). Por el contrario los cambios realizados en categorías menos sensibles, como la supervivencia de los adultos (entrada  $a_{66}$ ) no provocan un efecto considerable sobre lambda (Fig. 6). Jiménez Guzmán (2012) realizó un experimento de establecimiento en campo con *Mammillaria parkinsonii* y cual encontró un porcentaje de establecimiento en plántulas igual a 0.03%, este bajo porcentaje fue relacionado con una alta mortandad de las semillas, y se reportó a las menores categorías como las más sensibles para los programas de conservación; por su parte Mandujano *et al.*(2007) evaluaron la dinámica poblacional de *Ariocarpus scaphirostris*, un cactus amenazado, para el que encontraron establecimiento de plántulas igual a 0.0338 ( $a_{ij}=0.0338$ ).

De manera general, en los cactus el aumento de tamaño implica un aumento en la fecundidad, es decir que el valor reproductivo ( $v$ ) aumenta con el tamaño (Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Zavala-Hurtado y Valverde, 2006). En *C. imbricata* los individuos son más productivos en las categorías de mayor tamaño, con  $F=4539.03331$  para la producción de semillas y  $F=1.1742$  para la producción de clones en la categoría cinco. Un caso similar fue reportado para *Opuntia rastrera*, especie en la que las categorías de mayor tamaño cuentan con un valor reproductivo mayor en la producción de semillas y aún mayor para la producción de clones (Mandujano *et al.*, 2001).

En el análisis de elasticidad realizado para la matri **A** y **C** la permanencia de los individuos más grandes fue el proceso demográfico con mayor contribución al valor de  $\lambda$ , particularmente en el caso de los individuos con más de 100 tallos, lo cual es consistente con las tendencias reportadas para la familia *Cactaceae* y para otras especies de vida larga (Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Mandujano *et al.*, 2007). Los resultados indican la

importancia de proteger a los individuos reproductivos (sexual y clonalmente), en caso de que la población comience a experimentar una baja en las densidades. Esta protección también está relacionada con la producción de semillas, ya que los adultos más grandes producen más flores, más frutos, más semillas y más tallos. Los esfuerzos de conservación también deben incluir la preservación del ambiente donde habita esta especie, a fin de mantener los microhábitats óptimos para la germinación y supervivencia de plántulas como sugiere Cervera (2006)., *Cylindropuntia* es un género enlistado como peligroso porque contiene especies invasoras o potencialmente invasoras en Sudáfrica, Australia y España (Novoa *et al.*, 2014). En los casos en que se comporte como una maleza invasora se debe considerar que hay un banco de semillas persistente que puede prolongar la amenaza por largos intervalos de tiempo, así como el control sobre el crecimiento y producción de tallos, porque este es el mecanismo que le permite a la población un crecimiento acelerado.

De acuerdo a los resultados obtenidos, la población de *C. imbricata* puede mantenerse en el tiempo sin tener reclutamiento sexual dado ue hay una permanencia alta de plantas establecidas que producen vastagos por via clonal, los cuales son 3 veces más exitosos en su reclutamiento. El incremento de las actividades humanas puede afectar de manera directa a los procesos demográficos, debido a la fragmentación de los hábitats como resultado del cambio de uso del suelo, lo que influye no sólo en el tamaño de las poblaciones sino en el incremento de la reproducción clonal, pues el constante paso de animales de pastoreo como vacas y borregos, así como de personas, ha generado la fragmentación de los individuos adultos, provocando la caída, dispersión y enraizamiento de los tallos (Bravo Hollis y Scheinvar, 1995; Obs. Personales)

En ambientes áridos, la dinámica de las poblaciones vegetales es muy variable debido a temperaturas extremas y los eventos de lluvia impredecibles (Mandujano *et al.*, 2001). Parker y Hamrick (1992) y Mandujano *et al.*,(2001), han indicado que estas condiciones a menudo conducen a tasas bajas de reclutamiento de plántulas (incluso cuando las semillas viables están disponibles estacionalmente), mientras que la reproducción clonal es a menudo un mecanismo exitoso en las poblacion. En esta población de *C. imbricata*, la fecundidad calculada para la reproducción sexual fue mucho mayor que la calculada para la reproducción clonal. A pesar de esto el establecimiento de los tallos contribuye más al crecimiento de la población que el potencial establecimiento de las semillas, porque este

tipo de propagación es menos susceptible a los cambios en el ambiente. Además, el valor reproductivo es muy alto en los clones, porque nacen de un tamaño mayor y consecuentemente alcanzan a su vez la talla reproductiva (sexual y clonal) en menor tiempo (Mandujano et al., 2001; 2007). Es importante hacer notar, que los vástagos clonales de *C. imbricata* ingresan directamente en un tamaño que ya inicia la reproducción en ambas estrategias.

En la población de *C. imbricata* estudiada en este trabajo se encontró una  $\lambda = 1.34$  al incluir la producción de ramets., lo que indica que, bajo las condiciones actuales, la población se encuentra con el potencial de crecimiento demográfico debido a que presenta un crecimiento del 35%, por parte de los individuos que la conforman. Nuestro valor de  $\lambda$  es bastante alto si se lo compara con otras especies de cactáceas, como las dos especies clonales *Opuntia rastrera* con  $\lambda = 1.03$  y *Opuntia macrocentra* con  $\lambda = 1.0$  (Mandujano et al., 2001), y la especie clonal *Opuntia microdasys* con una tasa finita de crecimiento poblacional en promedio de 1 ( $\lambda = 1.0$ , en ladera), reportado por Carrillo-Ángeles (2011). El valor obtenido es también mayor al reportado para especies abundantes y de amplia distribución como *Pachycereus pringlei* con  $\lambda = 1.01$ , registrada por Silva (1999) y *Neobuxbaumia tetetzo* con  $\lambda = 1.00$ , estudiada por Godínez y otros (1999).

En 1991 Valiente y Ezcurra realizaron un estudio con *Neobuxbaumia tetetzo* y encontraron que el establecimiento es un cuello de botella para el crecimiento de la población y es resultado directo de la selección natural. Al respecto, algunos autores proponen que las plantas en ambientes estresantes han diversificado las formas en las cuales se pueden reclutar nuevos individuos y así mantener a la población. Como se vio en este estudio, *C. imbricata* produce tallos que se desprenden y enraízan en la época de lluvias, como muchas otras especies clonales (Eriksson, 1993) tiene una tasa de fecundidad baja y poco reclutamiento de plántulas.

Los análisis de sensibilidad mostraron que la categoría con mayor presión de selección es la transición de semilla a plántula  $a_{21}$  lo cual concuerda con los datos reportados por Ruiz (2010) en su estudio con *Echinomastus unguispinus*, que igualmente coinciden con los datos de Valverde y Zavala (2005), en un estudio realizado con *Mammillaria spp.* en los que se observa una presión de selección mucho mayor en las primeras transiciones de la población, debido a que los cactus presentan tasas de

crecimiento lentas, lo que las hace vulnerables en sus primeros años de vida ya que no tienen las estructuras necesarias para sobrevivir bajo las condiciones de aridez. El lento crecimiento, la ausencia de clonalidad y un reducido rango de distribución geográfica han sido identificados como causas de bajo éxito demográfico, reducido riesgo de convertirse en especies invasoras y alto riesgo de extinción en cactáceas (Novoa *et al.*, 2014). Por el contrario, cuando existe la clonalidad las especies suelen presentar amplio rango de distribución, alta tasa de crecimiento y elevado riesgo de ser o son especies invasoras (Novoa *et al.*, 2014).

Los análisis de elasticidad demuestran que conforme el tamaño de los individuos incrementa, éstos contribuyen en mayor proporción a la tasa de crecimiento poblacional. Dicho resultado coincide con el trabajo de Rosas y Mandujano (2002) y Godínez-Álvarez *et al.*, (2003), quienes obtuvieron las elasticidades de diferentes poblaciones de cactáceas y observaron que las contribuciones a  $\lambda$  (en estas poblaciones la permanencia de los individuos de mayor tamaño es el proceso que más aportaba a  $\lambda$ ). Al comparar el espacio en el triángulo demográfico de *C. imbricata* con el reportado para la especie clonal *Opuntia rastrera* (Rosas y Mandujano; 2002), encontramos que la población estudiada en este trabajo presenta una mayor contribución a  $\lambda$  por parte del crecimiento que otras especies clonales, y que la sobrevivencia también tiene un valor alto. Estos dos procesos tienen un efecto mucho mayor que la fecundidad, lo que sugiere que la asignación diferencial de la energía en *C. imbricata* va encaminada a la producción de tallos, como forma tanto de crecimiento como de reclutamiento. Muchas especies arbustivas, colonizadoras y con rápido crecimiento tienen este patrón de elasticidades (Silvertwon *et al.*, 1993).

## 6. CONCLUSIONES

- A. La población de *Cylindropuntia imbricata* aledaña al Jardín Regional de Cadereyta de Montes presentó una estrategia combinada en la cual hay producción de vástagos sexuales (semillas) y clonales (tallos).
- B. La población se encuentra en crecimiento con una tasa finita de crecimiento de  $\lambda=1.33$  en presencia de ambas estrategias reproductivas, y esta tasa es mayor a la que podría presentar si únicamente tuviera la opción de reproducción sexual ( $\lambda=1$ ).
- C. Los valores reproductivos aumentan conforme aumenta la categoría de tamaño,
- D. El tipo de vástago determina de manera significativa el establecimiento de nuevos individuos, siendo los clonales significativamente más exitosos.
- E. La incidencia de luz afecta el establecimiento de cualquier tipo de vástago, en condiciones de sombra se alcanzan mayores valores de germinación y de establecimiento que los vástagos bajo la luz directa
- F. Se encontró una distribución agregada, siendo una evidencia indirecta de que los individuos más reclutados en la población son de origen clonal, teniendo mayores dificultades en la dispersión.
- G. Las categorías que más aportan al crecimiento poblacional son el crecimiento y permanencia de los individuos más grandes.
- H. La población recibe mayor presión de selección en la categoría de semillas a plántulas.
- I. La población mostró una mayor asignación de recursos al crecimiento y sobrevivencia, en contraste a otras especies de cactáceas que incrementan la supervivencia.
- J. Las poblaciones clonales presentan un dinamismo energético entre el reclutamiento sexual y clonal, esto puede depender de muchos factores tanto ambientales como bióticos. La combinación de estrategias le permite un potencial de crecimiento a la especie.

## 7. LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W. 1980. Demography and vegetative reproduction. In O.T. Solbrig(ed.) Demography and Evolution in Plant Population. University of California Press, Berkeley/ Los Angeles, pp.89-104.
- Aguilar, D. 2005. *Cylindropuntia imbricata*. Cactáceas y suculentas de México Vol. 50 Núm. 3
- Agrawal, A. 1998. Induced response to herbivory and increased plant performance. Science 279(5354): 1201
- Allessio, L. Thomas, P. y Robert, L. 1989. Ecology of Soil Seed Banks. Academic Press Inc. Pp 53-65.
- Álvarez, . 1961. Provincias fisiográficas de la República Mexicana. Bol. Soc. Geol. Mex. 3: 20-24.
- Altesor, A. Ezcurra, E. y Silva, C. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. Oecologia 13: 777–785.
- Anthony, M. 1954. Ecology of *Opuntia* in the Big Bend region of Texas . Ecology 35: 334-347
- Antonovics, J. y Ellstrand, N. 1984 Experimental Studies of the Evolutionary Significance of Sexual Reproduction. I. A Test of the Frequency-Dependent Selection Hypothesis. Evolution 38: 103-115.
- Auge, H. y Brandl, R. 1997. Seedling recruitment in the invasive clonal shrub, *Mahonia aquifolium* Pursh (Nutt.). Oecologia 110: 205–211.
- Augspurger, C. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platydictyon elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. Journal of Ecology 71: 759-771.
- Aranda P. 2015. Establecimiento de plántulas de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango, México. Facultad de Ciencias, UNAM
- Arizaga, S. y Ezcurra, E. 2002. Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. American Journal of Botany 89(4): 632-41.
- Ayala, O. 2014. Ecología y dinámica del banco de semillas aéreo de *Cylindropuntia imbricata* (Cactaceae): Banco artificial creado de poblaciones del desierto Chihuahuense. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.
- Bazzaz, F. 1991. Habitat selection in plants. American Naturalist 137:S1 16- S130 (Suplement).
- Benson, L. 1963. The cacti of Arizona, Tucson. The University of Arizona Press. Tucson.
- Bierzychudek P (1982) The demography of jack-in-the pulpit, a forest perennial that changes sex. Ecol Monogr 52:335-351

- Bowers, J. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank?. *Journal of Arid Environments* 45: 197-205.
- Bravo-Hollis. y Sánchez-Mejorada. 1987. Las Cactáceas de México. Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM.
- Bravo, H. y Scheinvar, L. 1995. El interesante mundo de las Cactáceas. CONACYT- FCE, México.
- Bravo, Y. 2011. Estudio Demográfico de *Astrophytum capricorne* (A. Dietrich) Britton & Rose en Cuatro Ciénegas Coahuila, México. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 56 p.
- Burger, J. y Louda, S. 1995. Interaction of Diffuse Competition and Insect Herbivory in Limiting Brittle Prickly Pear Cactus, *Opuntia fragilis* (Cactaceae). *American Journal of Botanic* 82:1558–1566.
- Calderon G. y Rzedowski J. 2003. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes, 2° edición, INECOL.
- Caldwell, M. y Pearcy, R. 1994. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. *Ecophysiological processes above and below ground*. Academic Press, San Diego, C A.
- Callaghan, T. Carlsson, B. Jónsdóttir, I. Svensson, B. y Jonasson, S. 1992. Clonal Plants and Environmental Change: Introduction to the Proceedings and Summary. *OIKOS* 63 No3 : 341-347
- Carrillo- Angeles, I. 2011. Efectos de la estructura clonal sobre la dinámica poblacional y la reproducción de *Opuntia microdasys*, Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México Capitulo 5 pp146-200
- Caswell, H. 1985. The evolutionary demography of clonal propagation. En *Population biology and evolution of clonal organisms*. Jackson J. Buss L y Cook R. Yale University Press. Connecticut, USA.
- Caswell H. 2001 *Matrix Population Models: Contrution, analysis, and interpretation*, Second Edition, Sinauer Associates, Inc. pp 1-33.
- Cayuela L. 2010 *Modelos lineales generalizados (GLM)* Centro Andaluz, Universidad de Granada, España
- Cervera JC., Andrade J. Graham E. Simá J 2006. Microhabitats, germination and establishment for *Mammillaria gaumeri* (Cactaceae), a rare species form Yucatan. *International Journal of Plant Sciences* 167: 311-318
- Charpentier A. 2002 Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology* 15:51-530.

- Clark-Tapia R. y Molina-Freaner F. 2004. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran desert. *Plant Systematics and Evolution* **247**:155-164.
- Contreras C. y Valverde T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51:89-102.
- Cook R. 1979. Asexual reproduction: a further consideration. *American Naturalist* 113: 769-772
- Cook, R. 1985. Growth and development in clonal plant populations. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Collins, S. 1990. Habitat relationships and survivorship of tree seedlings in hemlock-hardwood forest. *Canadian Journal of Botany* 68: 790-797.
- Drezner, T. 2004. Saguaro recruitment over their American range: a separation and comparison of summer temperature and rainfall. *Journal of Arid Environments* 56, 509-524.
- Eckert, C. 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology*:501-520.
- Eguiarte, L. E., J. Larson-Guerra, J. Nuñez-Farfán, A. Martínez-Palacios, K. Santos del Prado y H.T. Arita 1999 Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoria-reginae* en el desierto de Chihuahua, México. *Revista Chilena de Historia Natural*. 72: 475-492
- Eriksson, O. 1988. Ramet behaviour and Population Growth in the Clonal Herb *Potentilla anserina*. *Journal of Ecology* 76:522-536.
- Esparza, O. Valverde, T. Vilchis, A. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103:349-259.
- Flores, J. Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *J. Veget. Sci.* 14: 6. International Association for Vegetation Science
- Gibson, A. y Nobel, P. 1986. *The First Cactus*. Harvard Univ. Press 286.
- Gisel, A., Barella, S., Hempel, F. D. y Zambryski, P. C. 1999. Temporal and spatial regulation of symplastic trafficking during development in *Arabidopsis thaliana* apices. *Development* 126, 1879-1889.
- Glaforo, J. y Rahim F. 2008. Antiguos grupos étnicos en el Norte de Nuevo León y el uso de flora nativa. *Ciencias UANL Vol. XI Núm. 002*.
- Godínez, A. H. Valiente, B. A. Valiente B. L. 1999 Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico, *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208

- Godínez, H. Valverde, T. y Ortega, P. 2003. Las tendencias demográficas de las cactáceas. Bot. Rev. 69:173–203.
- Guzman H. M. y Cortes J. 2001 Changes in reef community structure after fifteen years of natural disturbance in the eastern Pacific (Costa Rica) Bull Mar. Sci. 69: 133149.
- Handel, S. 1985. The Intrusion of Clonal Growth Patterns on Plant Breeding Systems. The American Naturalist 125:367-384.
- Harper J. 1977, Population biology of plants, Academic, Londres. Pag.buscar paginas
- Harper, J. 1985. Modules, branches and the capture of resources. En J. B. C. Jackson, L. W. Buss, and R. E. Cook (eds.), Population biology and evolution of clonal organisms, pp. 1–35. Yale University Press, New Haven.
- Hernández, H. y Godínez, H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas, Acta Botánica Mexicana 26: 33-52.
- Hicks, D. y Mauchamp A. 1999. Population structure and growth patterns of *Opuntia echios* var. *gigantea* along an elevation gradient in the Gala'pagos Islands. Biotropica 32: 235–243.
- Honey, O. Coartt, E. Butaye J, Adriaens, D. Van Glabeke, D. y Roldan Ruiz 2006. Low impact of present and hidtorical landscape configuration on the genetics of fragmented *Anthyllis vulneraria* populations. Biological Conservation, 127: 411-419.
- Hulme, P. 1996. Herbivory, Plant Regeneration, and Species Coexistence, Journal of Ecology, Vol 84: 609-615.
- Huenneke, L. y Marks, P. 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incana* ssp. *Rugose*: transition matrix models. Ecology 68:1234-1242.
- Klimes, L. Klimesová, J. Hendriks, R. y Van Groenendael J. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. En: de Kroon H. y van Groenendael J. Eds.The Ecology and Evolution of Clonal Plants, pp. 1–29.
- Leek M. A., Parker V.T. y Simpson R.L. 1989. Ecology of soil seed Banks, Academic Press, San diego.pp280-305
- Mandujano MC. Montaña C y Eguiarte L. 1996 Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahua desert: why are sexually derived recruitments so rare. Am. J Bot 83: 63-70
- Mandujano, M.C. Montaña, C. Méndez I. y Golubov, J.1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. Journal of Ecology 86:911-921.
- Mandujano, M. C. Montaña, C. Franco, M. Golubov, J. y Flores-Martínez A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. Ecology 82: 344-359.

- Mandujano M.C. Verhulst J.A.M, Carrillo-Angeles I. y Golubov J. 2007 Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): evaluating the status of a threatened species. *Int J Plant Sci* 168:1035-1044
- Mandujano, M.C. Carrillo Angeles, I. Martínez Peralta, C. y Golubov, J. 2010. Chapter 10 pp.197-230 Reproductive Biology of Cactaceae . En Ramawak KG ed. *Desert plant Biology and Technology*, Springer.
- Martínez, R. y Álvarez B. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70: 555-558.
- Mauchamp, A. Janeau, J.L. and Train, G. 1990. The soil characteristics of vegetation stripes in northern Mexico and their influences on the system hydrodynamics: an experimental approach. *Cantea* 37:165-173
- McDonnell, M . y Stiles, W. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56: 109-116.
- Méndez, M., Durán R., Olmsted. I., y Oyama K. 2004 Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico, *Biotropica* 36: 492-504
- Morlans MC. 2004. *Introducción a la ecología de poblaciones*, Editorial Científica Universitaria
- Mogie, M. and Hutchings, M. J. 1990. Phylogeny, ontogeny and clonal growth in vascular plants. En *Clonal growth in plants: regulation and function*. Ed Van Groenendael y de Kroon, pp3-22. The Hague: SPB Academic Publishing
- Nault, A. y Gagnon, D. 1993 Ramet demography of *Allium tricoccum*, a spring ephemeral, perennial forest herb. *Journal of Ecology* 81: 101-119.
- Novoa, A., Le Roux, J. J., Robertson, M. P., Wilson, J. R. U. y Richardson, D. M. 2014. Introduced and invasive cactus species: a global review. *AoB PLANTS*. 7:1-14. plu078; doi:10.1093/aobpla/plu078
- Palleiro, N. Mandujano, M.C. y Golubov, J. 2006. Aborted fruits of *Opuntia microdasys* (Cactaceae): insurance against reproductive failure. *American Journal of Botany*, 93 (4): 505-511.
- Paker, K.C. y Hamrick J.L. 1992. Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany* 79:86-96.
- Primack, B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:409-430.
- Reusch, T.B., Hukriede, W., Stam W.T. y Olsen J.L. 1999. Differentiating between clonal growth and limited gene flow using spatial autocorrelation between microsatellites. *Heredity* 83: 120-126.

- Rojas, A. y Batis, A. 2001. Las semillas de cactáceas...¿forman bancos en el suelo? Cactaceas y Suculentas Mexicanas. Tomo XLVI Núm 4: 73-83.
- Rojas- Aréchiga M y Vázquez-Yanes C 2000. Cactus seed germination:a review. J Arid Environ 44:85-104
- Rosas, M. y Mandujano, M.C. 2002. La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 47 (2):33-41.
- Romero, M. y Hernández, E. 2002 Notas preliminares sobre la respuesta a la herbivoría de la Cactácea *Astrophytum myristigma* Lem en la Sierra El Sarnos, NAKARI Vol. XIII, Núm. 3
- Ruggieiro, M. Capone, S. Pirozzi, P. Reusch, T. y Trocaccini, G. 2005. Mating system and clonal architecture: a comparative study in two marine angiosperms. Evolutionary Ecology 19: 487-499.
- Ruiz Gonzales, 2012 Características demográficas y de historia de vida de *Echinomastus unguispinus*, un cactus raro del norte de México, Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autonoma de México
- Rzedowski, J. Calderón, G. y Zamudio S. 2012. La flora vascular endémica en el estado de Querétaro. Análisis numéricos preliminares y definición de áreas de concentración de las especies de distribución restringida. Acta Botánica Mexicana 99: 91-104.
- Schneider, R. y Sharitz, R. 1988. Hydrochory and regeneration in bald cypress-water tupelo swamp forest. Ecology 69: 1055-1063.
- Schupp, E. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. Oikos 51: 71-78.
- Schupp, E. W. y Frost, E. J. 1989. Differential prudential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. Biotropica 21:200-203.
- Schupp, E. 1995. Seed-Seedling Conflicts, Habitat choice and Patterns of Plant Recruitment. American Journal of Botany 82(3):399-409.
- Silvertow J.M., Franco M., Pisanty I. y Mendoza, A: 1993 Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in Woody and herbaceous perennials. J Ecol 81: 465-476.
- Sork, V. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. Ecology 68: 1341-1350.
- Steenbergh, W. y Lowe, C. 1983. Ecology of the Saguaro: III: Growth and Demography. National Park Service Scientific Monograph Series No. 17. National Park Service, Washington DC.

- Suzán-Azpiri H, Malda G, Caiceros A, Sánchez A, Chevara A & Carcía O. 2011. Spatial analysis for management and conservation of Cactaceae and Agavaceae species in central Mexico. *Procedia Environ Sci.* 7:329-334.
- Suzán, H. Nabhan, G. y Patten, D. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran desert. *Journal of Vegetation Science* 7:635–644.
- Tiffney, B. y Niklas, K. 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. En: Jackson J.B.C., Buss L.W. y Cook R.E. Eds. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*, pp. 35–66.
- Torres, E., Iriondo, J. M., Escudero, A. y Pérez, C. 2003. Analysis of within-population spatial genetic structure in *Antirrhinum microphyllum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 90: 1688-1695.
- Turner, R. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran Desert site. *Ecology* 71, 464-477.
- Valiente, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a Cause of the Association Between the Cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the Nurse Plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* Vol 79(4).
- Valverde, P. y Zavala, H. 2005. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber(Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán Cuicatlán region in central Mexico. *Journal of Arid Environments* 64:193-208.
- Van Groenendael, J. y Slim P. 1988. The contrasting dynamics of two populations of *Plantago lanceolata* classified by age and size. *Journal of ecology* 76: 585-599.
- Van Groenendael, J. Klimes, L. Klimesová, J. y Hendriks, R. 1996. Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions of Royal Society of London* 351:1331–1339.
- Vázquez, Y. y Orozco, S. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos*. *Rev. Biología Tropical* 35 (Supl. 1):85-96.
- Winter K. Smith, A. West-Eberhard, M. J. 2011 Photosynthesis, Reorganized. *Science* 332: 311-312.
- Wijesinghe, D. K. y Hutching, M. J. 1997. The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on growth of a clonal plant: an experimental study with *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* 87:860-872
- Willson, M. y Whelan, C. 1990. Variation in post dispersal survival of vertebrate dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57: 191-198.
- Zavala-Hurtado, J. A. y P. L. Valverde. 2003. Habitat restriction in *Mammillaria pectinifera*, a threatened endemic Mexican cactus. *Journal of Vegetation Science* 14:891-898.

Zepeda, M 2010. Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protegido de *Astrophytum ornatum* (DC.) FAC. Weber ex Britton&Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de licenciatura Facultad de Ciencias.