



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGIA
ECOLOGIA

**Dinámica poblacional y evaluación del estado de conservación de un cactus endémico del
desierto Chihuahuense**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Tania Yanira Fernández Muñiz

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
Instituto de Ecología, UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dr. Carlos Martorell Delgado
Facultad de Ciencias, UNAM
Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa
Instituto de Ecología, UNAM

Ciudad Universitaria, CD.MX.

diciembre 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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGIA
ECOLOGIA

**Dinámica poblacional y evaluación del estado de conservación de un cactus endémico del
desierto Chihuahuense**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Tania Yanira Fernández Muñiz

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
Instituto de Ecología, UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dr. Carlos Martorell Delgado
Facultad de Ciencias, UNAM
Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa
Instituto de Ecología, UNAM

Ciudad Universitaria, CD.MX.

diciembre 2017

Lic. Ivonne Ramirez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted, que el Sucomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 31 de julio de 2017, aprobó el Jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del Posgrado en Ciencias Biológicas, de la alumna **FERNÁNDEZ MUNÍZ TANIA YANIRA** con número de cuenta **305126377** con la tesis titulada "**DINÁMICA POBLACIONAL Y EVALUACIÓN DEL ESTADO DE CONSERVACIÓN DE UN CACTUS ENDEMICO DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE**", bajo la dirección de la **DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ**

Presidenta:	DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
Vocal:	DR. ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Secretario:	DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA
Suplente:	DRA. MARIANA HERNÁNDEZ APOLINAR
Suplente	DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mex. a. 02 de octubre de 2017


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma por permitirme realizar los estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para los estudios de maestría.

Este trabajo se llevó a cabo gracias al financiamiento del proyecto CONACyT 221362 y del presupuesto operativo del Instituto de Ecología, UNAM, de la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez. Gracias por aceptarme en su grupo de trabajo, aceptar dirigir esta tesis, por apoyarme en campo y resolverme todas mis dudas . Gracias también por siempre hacer ver la demografía tan fácil .

A la Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa y al Dr. Carlos Martorell Delgado por aceptar formar parte de mi comité tutorial de maestría, por el tiempo que se tomaron para asistir a los tutorales y para revisar mi tesis, gracias por sus valiosas aportaciones y comentarios a este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la Dra. María Teresa Valverde Valdés, al Dr. Alejandro Zavala Hurtado y a la Dra. Mariana Hernández Apolinar por aceptar formar parte de mi jurado de tesis, por darse el tiempo para leerla y por sus valiosísimos comentarios y aportaciones para que este trabajo quedara cada vez mejor.

A la Dra. Mariana Rojas por toda su asesoría en el diseño de los experimentos de germinación y por su apoyo y paciencia en la logística para las salidas al campo y a la Lic. Anabel Domínguez Reyes por su apoyo en el laboratorio.

A Genaro Chávez y Florencio por facilitarnos y permitirnos trabajar en sus ejidos de la localidad El Agua de Ángel, municipio de Peñamiller, Querétaro.

Al laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México por prestar sus instalaciones para la realización del trabajo de gabinete.

A tooda mi familia. Por ser la mejor familia, siempre unidos y felices, apoyándome siempre y aceptando mis locuras.

A mis primos, por ser tan buena onda, los quiero mil :D

A mi amigas Pau, Miriam y Dafne por acompañarme en este camino y darme ánimos siempre, por todos esos cafés y bailes, las quiero mucho.

A Valeria, mi amiga de toda la vida. Gracias por tu amistad y buenos consejos. Te quiero mucho.

A mi amigui de maestría y ayudante en campo: Biól. José Antonio Aranda Pineda. Gracias por escucharme, hacerme reir y ayudarme siempre en mis dudas existenciales y de la tesis :)

A todos mis ayudantes de campo y amigos (tomentosos): M. en B. Oscar Sandino Guerrero Eloísa, M. en B. Esteban Omar Munguía Soto, Biól. Linda Mariana Martínez Ramos, Biól. Ma. Isabel Briseño Sanchez, Biól. Eder Ortíz, Biól. Mariana Cano, M. en B. Donají López, Biól. Jessica Tovar Reyes, P. De Biól. Alejandro Moyers, P. de Biól. Ilse Citalli, P. de Biól. Berenice Morales, P. de Biol. Bruño Saldaña, P. de Biól. Laura Gabriela García Becerril y la P. de Biól. Laura J. Rodas. Gracias por hacer más amenas las horas bajo el sol. Los quiero amiguis :)

A mis amigos y amigas de la facultad y que siempre han estado presentes: Ileana y Ale, trabajadores pero fiestadores jaja; Anaisa, ahora lejos pero en mi cora siempre; Omar Lagunas, con sus crisis de la vida pero siempre echandome ánimos.

A Lalo (Chore), me da mucho gusto haberte conocido al final de este camino de la tesis, gracias por echarme ánimos y hacerme reir con tus suspiros jaja. Te quiero.

A mis amigos Andrés y Sara, por ser un ejemplo a seguir y siempre hacerme reír muchísimo, gracias por darme ánimos siempre, los quiero mucho.

A mis amigas del Colectivo Taiyari, Karlita y Pilar. Gracias por esos momentos de desestrés y buenas pláticas, a seguirle dando!

A Aayín, por aguantar mis ausencias en las salidas de campo y darme calorcito siempre :3

A la música y la danza.

A la vida.

Dedicada a mi mamá y hermana.

Gracias por siempre apoyarme siempre y alentarme a seguir adelante.

Las amo!

INDICE

RESUMEN	9
ABSTRACT	10
I. INTRODUCCIÓN	11
1.1 LAS CACTÁCEAS EN MÉXICO	11
1.2 AMENAZAS QUE AFECTAN A LAS CACTÁCEAS	12
1.3 ESTATUS POBLACIONAL DE LOS CACTUS	13
1.3.1 Patrón de distribución espacial en cactáceas.....	14
1.3.2 Germinación y establecimiento	15
1.3.4 Banco de semillas	17
1.3.5 Ecología de poblaciones	19
1.4 DEMOGRAFÍA PARA LA CONSERVACIÓN.....	24
1.5 OBJETIVOS	27
OBJETIVO GENERAL	27
OBJETIVOS PARTICULARES	27
II. MÉTODOS.....	28
2.1 SITIO DE ESTUDIO	28
2.2 TAXÓN DE ESTUDIO	29
2.3 TRABAJO DE CAMPO Y LABORATORIO	32
2.3.1 Muestreo poblacional	32
2.3.2 Densidad poblacional y patrón de distribución espacial.....	32
2.3.3 Fenología reproductiva.....	33
2.3.4 Banco de semillas	34
2.4 ANÁLISIS DEMOGRÁFICO	36
2.4.1 Estructura poblacional	36
2.4.2 Análisis matricial.....	38
III. RESULTADOS.....	40
3.1 DENSIDAD POBLACIONAL Y PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL	40
3.2 FENOLOGÍA REPRODUCTIVA	40
3.3 BANCO DE SEMILLAS	41
3.3.1 Germinación en laboratorio	41
3.3.2 Determinación de la curva de hidratación (Hidropriming).....	43
3.3.3 Germinación en campo	44
3.4 ANÁLISIS DEMOGRÁFICO	44
3.4.1 Estructura poblacional.....	44
3.4.2 Análisis matricial.....	46
IV. DISCUSIÓN.....	53
4.1 DENSIDAD POBLACIONAL Y PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL	53
4.2 FENOLOGÍA REPRODUCTIVA	55
4.3 GERMINACIÓN Y BANCO DE SEMILLAS	57
4.4 ANÁLISIS DEMOGRÁFICO	58
4.4.1 Estructura poblacional.....	58
4.4.2 Tasa de crecimiento poblacional.....	60
4.4.3 Análisis de sensibilidad y elasticidad	62
V. CONCLUSIONES.....	70
VI. LITERATURA CITADA	71

RESUMEN

Thelocactus leucacanthus ssp. *schmollii* (Werderm.) Mosco & Zanovello (Cactaceae) es un taxón del cual no se cuenta con información de sus poblaciones y, además, no figura en las categorías de riesgo de extinción. Al ser una especie con distribución restringida, endémica de la región del semidesierto Queretano-Hidalguense, es importante evaluar el estado actual de su población y así poder proponer acciones para su manejo y conservación. El objetivo de este trabajo fue evaluar el estado de conservación de esta especie, usando modelos demográficos en una población ubicada en el Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro, México. La información demográfica se obtuvo mediante dos muestreos poblacionales (2015-2016) y se determinó el patrón de distribución espacial con el índice de Hopkins. Además, se realizaron experimentos *in situ* y *ex situ* para evaluar la germinación y estimar el establecimiento. La tasa de crecimiento poblacional (λ) se estimó con modelos matriciales y se usaron modelos prospectivos y simulaciones numéricas para conocer los procesos demográficos y tasas vitales a las que λ es más sensible. La densidad poblacional fue de 0.60 ind/m² (1 individuo en 1.7 m²) con una distribución espacial agregada. Las semillas son fotoblásticas positivas, presentaron una longevidad ecológica de por lo menos un año al germinar el 62.5% de las semillas 12 meses después de su colecta. La germinación aumentó conforme aumentó la edad de la semilla, indicando el potencial de formar un banco de semillas semipermanente: ≥ 1 a < 5 años. En el experimento de germinación en campo se registró un 1% de reclutamiento natural al año. La población se estructuró en cinco categorías de tamaño (i.e., altura en cm) y una para el estadio de semillas. El mayor número de individuos se encontró en la categoría A1 (6-10.4 cm, 35.9%). La mortalidad fue de 5.9% (41 individuos muertos en el periodo 2015-2016) y hubo 12 nuevos reclutamientos (plántulas). La tasa de crecimiento poblacional indicó que la población tiende a decrecer, pero el intervalo de confianza sugiere que está al equilibrio ($\lambda = 0.9926 \pm 0.026$). Hubo valores elevados en la sensibilidad de la transición de semillas a plántulas, así como en el crecimiento y permanencia de A2. El proceso demográfico de permanencia y la categoría A2 presentan los mayores valores de elasticidad. La evidencia indicó que la población se encuentra estable con una ligera tendencia al decrecimiento. Las simulaciones numéricas mostraron que el reclutamiento de plántulas es la etapa que limita el crecimiento poblacional, por lo que se propone la recolección de semillas de la misma población y su reintroducción como semillas y plántulas como principal estrategia de conservación, seguida del cuidado de los individuos reproductivos, asegurando de esta manera la persistencia de la población.

ABSTRACT

Thelocactus leucacanthus ssp. *schmollii* (Werderm.) Mosco & Zanovello (Cactaceae) is a taxon that is not listed under any risk category despite having no information of the status of its populations. Being a species with restricted distribution and endemic to the Queretano-Hidalguense semi-desert region, it is important to evaluate the current status of its population and thus be able to propose actions for its management and conservation. The objective of this work was to evaluate the conservation status of this species, using demographic models in a population located in Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro, México. The demographic information was obtained by two population samplings (2015-2016) and the spatial distribution pattern was determined with the Hopkins index. In addition, *in situ* and *ex situ* experiments were carried out to evaluate the germination rates and to estimate seedling establishment. The population growth rate (λ) was estimated with matrix models, Prospective models and numerical simulations were used to determine the demographic processes and vital rates to which λ is most sensitive. The population density was 0.61 ind/m² (1 individual in 1.6 m²) with an aggregated spatial distribution. The seeds are positive photoblastic and had an ecological longevity of at least one year since 62.5% of the seeds germinated 12 months after collection. Germination increased with seed age, indicating the potential to form a semipermanent seed bank: ≥ 1 to <5 years. In the field germination experiment, 1% of natural recruitment was registered per year. The population was structured in five size categories (i.e., height in cm) and one for the seed stage. The largest number of individuals was found in category A1 (6-10.4 cm, 35.9%). Mortality was 5.9% (41 individuals died in the 2015-2016 period) and there were 12 new recruitments (seedlings) during the study period. The population growth rate indicated that the population tends to decrease, but the confidence interval suggests that it is at equilibrium ($\lambda = 0.9926 \pm 0.026$). There were high values in the sensitivity of the transition from seeds to seedlings, as well as in the growth and permanence of A2. The demographic process of permanence and category A2 present the highest values of elasticity. Numerical simulations showed that seedling recruitment is the stage that limits population growth, so a strategy of seed collection and reintroduction as seeds and seedlings under protection from herbivores as the main conservation strategy, followed by the care of reproductive individuals is proposed, thus ensuring the persistence of the population.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Las Cactáceas en México

La familia Cactaceae es autóctona del continente americano, contiene aproximadamente 110 géneros y 2000 especies, las cuales se distribuyen principalmente en regiones áridas y semi-áridas desde Canadá hasta Argentina (Bravo-Hollis, 1978; Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Anderson, 2001). Actualmente existen muchas especies de cactus que han sido introducidas a otros países fuera de su área original de distribución, sin embargo, un estudio reciente muestra que solo 3% de especies (pertenecientes a 13 géneros) son reconocidas como especies invasoras, siendo Sudáfrica, Australia y España los países con mayor número de especies de cactáceas invasoras. Esta presencia está relacionada principalmente con el aumento y facilidad de movimiento de los humanos alrededor del mundo, lo cual facilita el transporte intencional o accidental de especies (Novoa *et al.* 2015).

México posee una alta riqueza de especies de cactus y es el país que alberga la mayor cantidad de especies de esta familia. De las 900 especies registradas, aproximadamente el 84% son endémicas (Bravo-Hollis, 1978; Guzmán *et al.* 2003; Novoa *et al.* 2015). La zona del Desierto Chihuahuense es la ecoregión que posee la mayor biodiversidad (324 especies) y endemismos de la familia Cactaceae (Bravo-Hollis, 1978; Martínez –Ávalos y Suzán-Azpiri, 2000; Hernández *et al.* 2001; Guzmán *et al.* 2003). Dicha zona se encuentra en la parte septentrional del altiplano mexicano entre los 1,000 y 2,200 m de altitud, comprendiendo los estados de Chihuahua, Nuevo León, Coahuila, Zacatecas, Durango, Tamaulipas, San Luis Potosí y Querétaro.

El desierto Chihuahuense abarca el 26.4% de la superficie del territorio nacional con una extensión de 507,000 km² y se le considera una de las tres ecoregiones desérticas más importantes del mundo (Polis, 1991; Dinerstein *et al.* 1999). Los tipos de vegetación dominantes son matorrales desérticos micrófilos, matorrales desérticos rosetófilos, matorrales crasicuales y pastizales (Rzedowski, 1968). En el sur de la zona árida Chihuahuense existen pequeñas áreas cuyas condiciones de aridez se deben, en gran parte, a las sombras orográficas de la Sierra Madre Oriental y de las numerosas serranías que allí existen, Rzedowski (1968) las considera en dos

categorías teniendo en cuenta tanto su fisiografía como su vegetación. Éstas son: los valles intermontanos de Tolimán, Cadereyta y Peñamiller, Querétaro y el Valle del Mezquital, Hidalgo donde se distribuyen varias especies de cactáceas como *Astrophytum ornatum*, *Coryphanta* sp., *Echinocactus platyacanthus*, *Lophophora diffusa*, *Mammillaria* sp., *Strombocactus disciformis* y *Thelocactus leucacanthus*, entre otras. A pesar de su alta diversidad, en el Desierto Chihuahuense también se encuentra el mayor número de especies amenazadas (Hernández y Bárcenas, 1995; Goettsch *et al.* 2015), sobre todo en la región perteneciente al semidesierto Queretano (Sánchez *et al.* 2006).

1.2 Amenazas que afectan a las cactáceas

La familia Cactaceae es uno de los grupos taxonómicos que se encuentran en mayor peligro dentro del Reino Plantae. Actualmente, un gran número de especies pertenecientes a esta familia se encuentran amenazadas (Hernández y Godínez, 1994; Hernández y Bárcenas, 1995; Hunt, 1992; Arias, 1993; Anderson & Taylor, 1994 y Anderson, 2001). Goettsch y colaboradoras (2015) calcularon que 31% de 1478 especies evaluadas están bajo algún peligro, lo que ubica a las cactáceas en el quinto grupo taxonómico (de los que han sido evaluados hasta ahora) más amenazado en el mundo. Las zonas donde existe la mayor cantidad de especies de cactáceas en peligro (*hotspots*) son, en Sudamérica, el sur de Brasil, algunas regiones de Chile y el noreste de Uruguay. En México, los *hotspots* de amenaza se encuentran en los estados de Querétaro, San Luis Potosí, Oaxaca y la zona de Tehuacán-Cuicatlán en Puebla (Goettsch *et al.* 2015).

Entre las principales amenazas a las cactáceas están la destrucción del hábitat por cambio de uso de suelo para agricultura y acuicultura, el desarrollo residencial y comercial, el ganado a pequeña escala, y la colecta excesiva de plantas y semillas para el comercio hortícola y colecciones privadas. Esta última actividad afecta al 47% de los cactus amenazados, convirtiéndose en su principal amenaza. Se ha encontrado, por ejemplo, que el 86% de las especies de cactus amenazados usados en horticultura se extraen de poblaciones silvestres (Arias, 1993; Sánchez *et al.* 2006; Goettsch *et al.* 2015). Las áreas donde actúan de manera conjunta la agricultura, el desarrollo residencial y comercial y la colecta de cactáceas para recursos biológicos (colecciones y madera), resultan ser las regiones donde se encuentran las

concentraciones más altas de especies vulnerables, como es el centro de México y el este de Brasil (Goettsch *et al.* 2015).

Actualmente, muchas especies de cactáceas están experimentando una marcada disminución de sus poblaciones debido a las amenazas antes citadas y a características propias de éstas, como su distribución geográfica restringida, su lento crecimiento, sus ciclos de vida largos, la alta mortalidad durante las fases juveniles, las bajas densidades poblacionales y bajas tasas de reclutamiento, las cuales limitan su capacidad de recuperarse después de un disturbio (Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Valverde *et al.* 2004; Ortega-Baes & Godínez-Álvarez, 2005; Arias *et al.* 2005; Valverde & Zavala-Hurtado 2006). Estos factores de riesgo han llevado a incluir a varias especies de cactáceas en diferentes categorías de riesgo de la IUCN: 99 (6.7%) especies se ha clasificado como *En Peligro Crítico* (CR), 177 (12%) como *En Peligro* (EN) y 140 (9.4%) como *Vulnerables* (VU). Además, muchas de ellas están en el Apéndice I del CITES y en México en la NOM-059-SEMARNAT (Hunt, 1999; Arias *et al.* 2005; IUCN, 2016; SEMARNAT, 2010; Goettsch *et al.* 2015).

En el semidesierto Queretano actualmente se reconocen 17 especies que están ubicadas en alguna categoría de amenaza de acuerdo con la NOM-059-SEMARNAT (SEMARNAT, 2010) y 6 taxa adicionales que podrían también estar incluidas en dicha lista de acuerdo con sus características demográficas y de hábitat. Estas 23 especies convierten a la zona del Desierto Chihuahuense en uno de los principales núcleos de especies amenazadas (Arias *et al.* 2005; Sánchez *et al.* 2006; Goettsch *et al.* 2015). Sin embargo, la inclusión de muchas especies en estas listas se ha basado solamente en algunas observaciones en lugar de sustentarse en datos empíricos sobre el comportamiento de las poblaciones (Arias *et al.* 2005; Goettsch *et al.* 2015).

1.3 Estatus poblacional de los cactus

Para poder evaluar cuantitativamente el estatus de las poblaciones de cactáceas, objetivo clave declarado en la Estrategia Global para la Conservación de Plantas 2011-2020 y que no logró cumplirse en la misma Estrategia de 2010 (Paton, 2011; Joppa, 2013) se necesitan estudiar varios aspectos de la biología de dichas poblaciones que nos brinden información suficiente sobre el

comportamiento de éstas y así poder ubicarlas en la categoría de riesgo adecuada. Algunos de estos aspectos se describen a continuación.

1.3.1 Patrón de distribución espacial en cactáceas

La distribución espacial y la abundancia de las plantas está dada por una gran variedad de factores bióticos y abióticos que imperan dentro del ecosistema. Entre los principales factores bióticos encontramos a la competencia, la herbivoría, la dispersión de semillas; y entre los factores abióticos, principalmente a la temperatura, la humedad y la luz (Krebs, 1985). El estudio de los patrones de distribución a nivel local permite comprender cuáles son los factores que determinan la presencia o ausencia de las especies en áreas o ecosistemas particulares (Piñero, 1976).

En organismos sésiles se conocen tres tipos de patrones de distribución espacial (Kershaw, 1973). La distribución aleatoria, que se presenta cuando la probabilidad de que un organismo ocupe cualquier punto en el espacio es siempre igual; la distribución regular, uniforme, homogénea o hiperdispersa, se produce, por ejemplo, cuando cada individuo “evita” a todos los demás individuos y de ésta manera, la distancia entre individuos tiende a ser semejante; y la distribución agregada, agrupada, contagiosa o subdispersa, que consiste en cúmulos de individuos cercanos y se presenta, por ejemplo, cuando los organismos sobreviven mejor en zonas específicas del medio, tienen una baja capacidad de dispersión o presentan reproducción vegetativa (Krebs, 1985).

El patrón de distribución más común en los cactus es el de tipo agregado. Este tipo de patrón de distribución espacial, donde el establecimiento ocurre alrededor de puntos o núcleos de desarrollo de la vegetación, frecuentemente es el resultado de lo que se conoce como “efecto nodriza” (Leirana-Alcocer & Parra-Tabla, 1999; Flores-Rivas *et al.* 2001; Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Callaway, 2007). La asociación de especies de cactáceas con plantas nodriza y, por consiguiente, la existencia de patrones de distribución agregados en este grupo de plantas está muy bien documentada. Algunos casos notables son *Neobuxbaumia tetetzo*, *Mammillaria magnimamma*, *Mammillaria pectinifera*, *Lophophora williamsii*, *Astrophytum myriostigma* y *Astrophytum ornatum* (Cuadro 7; McAuliffe, 1984; Franco y Nobel, 1988; Valiente-Banuet *et al.*

1991; Suzán *et al.* 1994; García-Naranjo, 2004; Valverde *et al.* 2004; Zúñiga *et al.* 2005; Esparza-Olguín *et al.* 2005; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; García-Naranjo y Mandujano, 2010; Zepeda-Martínez, 2010; López-Flores, 2012). En muchas especies de la familia Cactaceae, la fase de reclutamiento se ve limitada y/o determinada por la presencia o ausencia de nodrizas (McAuliffe, 1984; Franco y Nobel 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Cody, 1993), por lo que este factor es muy importante para comprender sus patrones de distribución espacial a nivel local.

1.3.2 Germinación y establecimiento

Los estudios de germinación proveen de información ecofisiológica sobre los requerimientos para la reproducción por semilla y, por consiguiente, del desarrollo y subsecuente establecimiento de plántulas (Bewley y Black, 1978a, b; 1985). Además de los factores antes mencionados, existen características propias de las cactáceas que resultan muy importantes y son clave para el mantenimiento de las poblaciones, tales como la germinación y el establecimiento de plántulas. La germinación es un proceso que comienza con la absorción de agua, el reinicio de la respiración, la síntesis de proteínas y otras actividades metabólicas dentro de la semilla, y finaliza cuando la radícula se extiende, y emerge a través la testa (Bewley y Black, 1978a,b; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado en Márquez *et al.* 2013). Se ha documentado que la germinación y el establecimiento de plántulas son las fases más críticas en el ciclo de vida de las plantas y, por lo tanto, en su dinámica poblacional (Mandujano *et al.* 2001). Una escasez de plántulas en una población podría reflejar un pobre o nulo reclutamiento durante largos periodos de tiempo. Esto se reflejaría en una estructura de tamaños con baja proporción de individuos pequeños (Mandujano *et al.* 2001; Godínez-Álvarez *et al.* 2003) y, consecuentemente, observaríamos un tamaño efectivo poblacional muy reducido (Rosas y Mandujano, 2002).

Un atributo que caracteriza a las semillas de una especie o población es su longevidad, la cual se define como el lapso en el que las semillas mantienen su viabilidad (funcionalidad que les permite germinar en las condiciones apropiadas para ello). Las características intrínsecas de la semilla determinan, en primera instancia, la duración de este periodo de viabilidad, aunque éste puede ser modificado por las condiciones ambientales en las que aquéllas se encuentren; por este motivo se ha definido como longevidad ecológica al tiempo en que las semillas permanecen

viabiles en condiciones naturales (formando un banco de semillas en el suelo), y como longevidad potencial al tiempo en que pueden permanecer viabiles en condiciones artificiales o controladas (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado en Márquez *et al.* 2013). Conocer ambos tipos de viabilidad de las semillas es muy importante para fines agrícolas, forestales y de conservación, así como para la restauración y la adquisición de conocimiento científico sobre la germinación de especies silvestres (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado en Márquez *et al.* 2013).

De acuerdo con lo anterior, la germinación requiere tanto de factores internos como externos, los cuales pueden interactuar entre sí e influir en el rompimiento de la latencia, conduciendo a la emergencia de la radícula. Cabe señalar que, la latencia y la viabilidad, factores internos determinados genéticamente, pueden ser modificados por factores externos como la luz (respuesta fotoblástica), la temperatura, el oxígeno, el dióxido de carbono, los nutrientes del suelo y la disponibilidad de agua (Bewley y Black, 1978b).

En el desierto, las lluvias son esporádicas, estacionales y poco predecibles; por lo mismo, el contenido de humedad en el suelo es bajo y en ocasiones casi nulo y la tasa de evapotranspiración es alta; por esta razón, las semillas que están en el suelo se humedecen periódicamente, pero también pierden humedad entre cada periodo húmedo. Por lo tanto, en condiciones naturales cuando las semillas son liberadas de la planta madre y caen al suelo, experimentan uno o varios ciclos de hidratación y deshidratación (HD-DH). Durante cada periodo de hidratación, la semilla se va preparando para la germinación, mientras que en las deshidrataciones se detiene momentáneamente el proceso hasta el siguiente periodo de humedad (Guterman, 1993). Este fenómeno se puede reproducir en el laboratorio como un tratamiento pre-germinativo conocido como “seed hydropriming” o preparación de la semilla utilizando agua, en el que se somete a las semillas a ciclos de hidratación-deshidratación (HD-DH). Este tratamiento permite la absorción de una cantidad suficiente de agua como para iniciar los eventos tempranos de la germinación, pero sin llegar a la fase de la salida de la radícula, seguido del secado de las semillas. Las semillas tratadas de esta manera aumentan su capacidad germinativa, sincronizan su germinación y las plántulas son más vigorosas y resistentes (Hegarty, 1978; Sánchez *et al.* 2001). Además, resulta un método sencillo, barato y de fácil aplicación para cualquier especie (Fujikura *et al.* 1993; Sánchez *et al.* 2001).

Los tratamientos de “priming” (o precondicionamiento) están siendo utilizados en el mejoramiento de programas de reforestación y conservación de especies amenazadas, para incrementar la supervivencia de las plántulas en condiciones adversas (González-Zertuche *et al.* 2001, 2002; Caseiro, 2004). En cactáceas se ha observado que el precondicionamiento mejora la germinación y la supervivencia de plántulas en algunas especies como en *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Stenocereus alamosensis*, *S. thurberi* var. *thurberi* y *Myrtillocactus geometrizans* (Dubrosky, 1996, 1998; Bardo *et al.* 2005; Bautista, 2007). Al encontrarse la mayoría de las especies de la familia Cactaceae en alguna categoría de riesgo, estos tratamientos resultan de gran importancia pues se podría aplicar este método en programas de conservación *ex situ* o de reclutamiento asistido.

1.3.4 Banco de semillas

En los cactus, las semillas producidas pueden ser retenidas en la planta madre (serotinia) o pueden ser dispersadas al medio por agua, viento o animales (hidrocoria, anemocoria y zoocoria, respectivamente; Fenner, 1985). En cualquiera de los dos casos, tarde o temprano se depositan las diásporas en el suelo y la germinación de las semillas puede darse, entonces, inmediatamente al llegar al suelo o demorarse por un periodo indefinido. En este último caso, las semillas viables que se encuentran en el suelo forman un banco de semillas (Fenner y Thompson, 2005). Los bancos de semillas son fundamentales en la dinámica, regeneración y conservación de las poblaciones de plantas (Harper, 1977; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado en Márquez *et al.* 2013); además, mantienen la variabilidad genética de la especie, constituyen una forma de permanencia de los individuos a largo plazo, y son capaces de sobrevivir durante periodos de adversidad, lo que puede disminuir el riesgo de extinción local de las poblaciones (Harper, 1977; Fenner y Thompson, 2005).

Para la formación de un banco de semillas se requiere que las semillas persistan en el suelo, es decir, que las semillas sobrevivan desde que son liberadas de la planta madre hasta que germinen o mueran (Long *et al.* 2015). Dicha persistencia es la expresión de varias características de la semilla que incluyen la latencia, la longevidad y la defensa (ante depredadores o patógenos). A su vez, estas características cambian según el ambiente al que esté expuesta la semilla. Bakker *et al.* (1996) y Thompson *et al.* (1997) proponen una clasificación de los bancos de semillas

según su longevidad en el suelo: a) transitorios (< 1 año), b) semi-permanentes o de corta duración (≥ 1 a < 5 años) y c) permanentes o de larga duración (≤ 5 años).

La entrada de semillas al banco se da en el momento de la dispersión natural de cada especie y las semillas que lo conforman pueden ser parte del banco latente o activo (Harper, 1977). Las semillas del banco latente presentan, como su nombre lo indica, algún tipo de latencia y no germinarán hasta que el estado de latencia se pierda; éstas pueden perderse o salir del banco de semillas por depredación o muerte (envejecimiento), lo que lleva a que no todas las semillas germinen bajo el mismo estímulo ambiental y propicia la estructura de edades en el banco de semillas (Mandujano *et al.* 1996). Por otro lado, el banco activo lo conforman las semillas que se encuentran en estado de quiescencia (semillas viables que no germinan simplemente porque las condiciones ambientales no son adecuadas) y que germinarán cuando las condiciones sean propicias, abandonando de esta manera el banco de semillas; estas semillas también pueden sufrir depredación y morir por envejecimiento o patógenos si nunca aparecen las condiciones adecuadas para germinar. De esta forma, las semillas pueden transitar del banco activo al banco latente de manera dinámica, dependiendo de las condiciones ambientales en las que se encuentran (Harper, 1977).

A pesar de la importancia de los bancos de semillas en la dinámica de poblaciones de zonas áridas y semiáridas, existen pocos estudios al respecto (Kigel, 1995; Rojas Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Cano-Salgado *et al.* 2012). Se ha sugerido que las semillas de cactáceas presentan diversas características para la formación de un banco de semillas semi-permanente o permanente, tales como el fotoblastismo, el tamaño y la longevidad (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001; Ordoñez, 2016). Algunos ejemplos de presencia de banco de semillas transitorio es *Carnegiea gigantea* (Bowers, 2005); ejemplos de bancos de semillas semi-permanentes son los de *Ferocactus wislizeni*, *Opuntia rastrera*, *O. tomentosa*, *F. haemathacanthus*, *Harrisia fragans*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Pachycereus schottii* y *Stenocereus stellatus* (Bowers, 2000, 2005; Montiel y Montaña, 2003; Olvera-Carrillo *et al.* 2009; Vázquez-Quesada, 2013; Goodman *et al.* 2012; Cano-Salgado *et al.* 2012; Holland y Molina-freaner, 2013; Álvarez Espino *et al.* 2014); y se han descrito bancos de semillas permanentes en *Mammillaria grahamii* y *Polaskia chende* (Bowers, 2005; Ordoñez, 2016).

En este trabajo, se abordan los temas del fotoblastismo y la longevidad ecológica para inferir si hay la posibilidad de que la especie en estudio forme un banco de semillas, en particular, para saber si la categoría de semillas debe incorporarse en la gráfica del ciclo de vida que representa el flujo de individuos en la población entre los tiempos t y $t+1$. En la realización de los modelos matriciales resulta importante tomar la decisión correcta sobre si considerar o no la categoría de semillas pues esto puede afectar la tasa de crecimiento poblacional. Por ejemplo, en un estudio demográfico realizado por Werner y Caswell en 1977 con *Dipsacus sylvestris* se encontró que las semillas forman una parte importante de su ciclo de vida, pues pueden germinar de inmediato o permanecer en el banco de semillas hasta 2 años. Estos autores utilizaron un intervalo de proyección de un año y notaron que la tasa de crecimiento poblacional obtenida disminuía cuando incluían la categoría de semillas pues no se tomaba en cuenta a las semillas que germinaban inmediatamente, por lo que la reproducción estuvo mal representada en el modelo, hizo falta la inclusión de la fracción de plántulas que se generaba en el mismo año de la proyección. Lo anterior muestra la importancia de considerar los detalles sobre el ciclo de vida de la especie a estudiar, así como el intervalo de proyección que se maneje en el modelo (Caswell, 2001).

1.3.5 Ecología de poblaciones

La ecología de poblaciones se encarga de estudiar la dinámica de los grupos de organismos de la misma especie, es decir, los cambios numéricos de éstos a través del tiempo y del espacio, así como su interacción con el ambiente (Krebs 1989; Begon *et al.* 2006). Para estudiar la dinámica de una población se realizan análisis demográficos, para lo que frecuentemente se utilizan matrices de proyección poblacional. En estas últimas, los individuos de una población se clasifican en categorías de edad (en el caso de animales), tamaño (en el caso de la mayoría de plantas) o etapa del desarrollo y se estudia el paso de los individuos de una categoría a otra en un intervalo de tiempo definido (Leslie, 1945; Lefkovitch, 1965; de Kroon *et al.* 2000; Caswell, 2001).

La categorización de los individuos debe reflejar adecuadamente la demografía de la especie y puede hacerse en función de criterios biológicos (Horvitz *et al.* 1997) o por métodos puramente numéricos (Moloney, 1986). Usar un número pequeño de categorías puede llevar a

juntar en una sola categoría a individuos demográficamente diferentes. Por otro lado, al tener un número alto de categorías se reduce el tamaño de la muestra en cada categoría a partir de las cuales se estiman las tasas vitales y sus varianzas (Morris *et al.* 1999). También existen análisis matriciales en los que no se trabaja con categorías de ningún tipo, sino que la variable de estado se maneja como una variable continua (i.e., los modelos integrales de proyección poblacional (Easterling, 1998; Easterling *et al.* 2000).

El primer paso a seguir para la construcción de un modelo matricial es definir el gráfico del ciclo vital de la población, en éste se representan las tasas vitales de cada categoría reconocida en la población (Fig. 1). Al gráfico del ciclo de vida se asocia una matriz de transición (o proyección) que contiene todos los eventos demográficos de una población que han tenido lugar en un determinado periodo de tiempo (Picó, 2002; Brigham y Thomson, 2003).

Una matriz de proyección poblacional (**A**) consiste en un arreglo bidimensional de números ordenados en igual número de filas y columnas. Dichos números se conocen como entradas de la matriz de transiciones (a_{ij}) y representan la contribución de cada clase (j) a otras clases (i) a través de los distintos procesos demográficos. Estos procesos son la fecundidad (F), que se ubica en el primer renglón, las permanencias en la misma categoría (P), que se encuentran en la diagonal principal, el crecimiento (C) que se encuentra en las sub-diagonales y las retrogresión o achicamiento (R), situada en las supra-diagonales (Fig. 1; Gotelli, 2001; Caswell, 2001).

En la Ecología de Poblaciones existen dos tipos de modelos matriciales: las matrices de Leslie y las de Lefkovitch. Las primeras representan ciclos de vida sencillos en los que los individuos están categorizados por edad y tienen entradas positivas sólo en la fecundidad (F) y las transiciones a las siguientes categorías de edad (C), pues el intervalo de proyección es el mismo que la duración de cada categoría. Las matrices de tipo Lefkovitch, por su parte, permiten representar ciclos de vida más complejos. En ellas los individuos se pueden clasificar por categorías de tamaño, estadio o edad, y se pueden incluir entradas matriciales que reflejan permanencia (individuos que se mantienen en la misma categoría de t a $t+1$), crecimiento de una categoría a cualquier otra y retrogresiones (cuando los individuos regresan a alguna categoría

anterior). Una generalización de las matrices de Lefkovitch permite clasificar a los individuos por edad y talla simultáneamente, haciendo matrices anidadas dentro de la matriz principal (Caswell, 2001). Cuando se trabaja con plantas, generalmente se utilizan las matrices de Lefkovitch pues permiten representar ciclos de vida complejos en los que un individuo puede permanecer por un tiempo en cierta categoría de tamaño si es que presenta una tasa de crecimiento lenta o retroceder a una categoría anterior por una disminución en su tamaño ya sea por herbivoría o condiciones climáticas adversas (achicamiento), generando un proceso conocido como retrogresión (*R*)(Fig. 1).

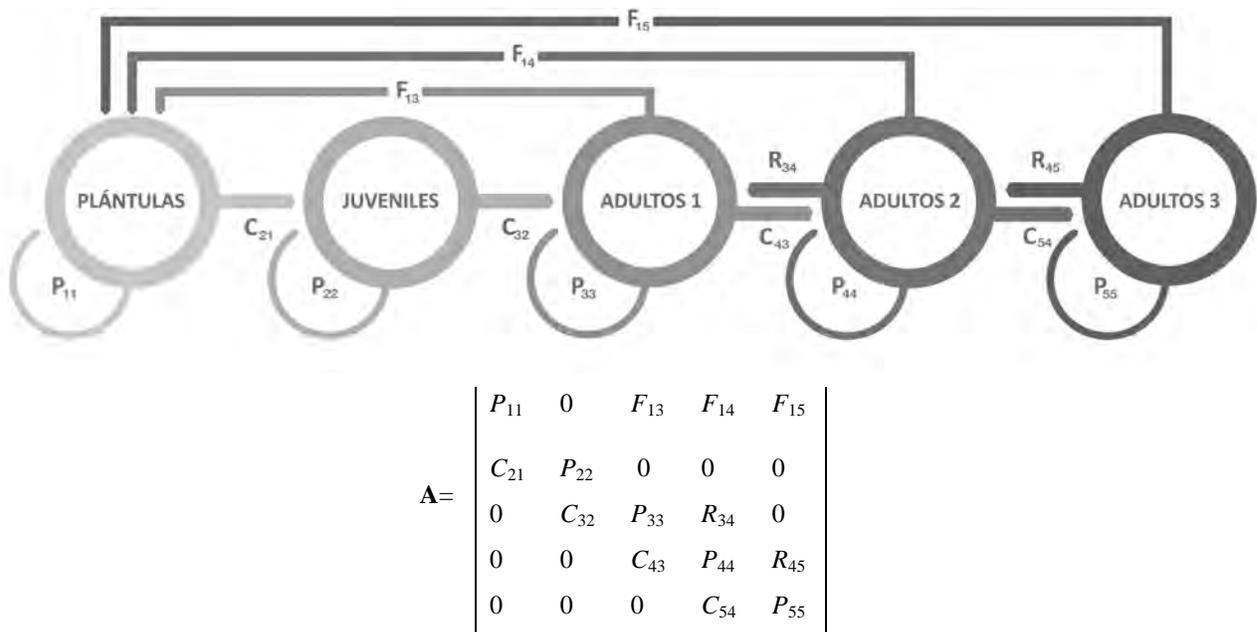


Figura 1. Ejemplo de un gráfico del ciclo de vida para un organismo hipotético en el que se reconocen cinco categorías de estado, con su matriz de proyección asociada. Los nodos (círculos) son las categorías o clases de tamaño y las flechas indican la transición entre clases indicadas con letras y subíndices, a_{ij} (los cuales se refieren a a transición o contribución de la categoría j a la i entre t y $t+1$); las transiciones se dividen por proceso demográfico: la fecundidad (F), el crecimiento a categorías superiores (C), la permanencia en la misma categoría (P) y la retrogresión a categorías anteriores (R).

A partir de un análisis matricial se puede obtener la tasa finita de crecimiento poblacional λ , esto utilizando la fórmula: $\mathbf{n}_{(t+1)} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t$, donde \mathbf{n} es el vector de densidad poblacional en el tiempo t y $t+1$ y \mathbf{A} es la matriz de proyección poblacional; al proyectar esta fórmula hasta alcanzar la estructura estable de edades o tamaños se estima $\lambda = \mathbf{n}_{(t+1)} / \mathbf{n}_t$ y también se obtiene la estructura estable de edades o tamaños (w) y al aplicar esta fórmula usando el transpuesto de la matriz \mathbf{A} , se obtiene el vector de los valores reproductivos para cada categoría (v). Cuando λ es menor que uno, se puede concluir que la población de estudio está decreciendo, si λ es igual que uno, la población está numéricamente estable y si λ es mayor que uno, se puede concluir que la población está creciendo (Caswell, 2001). La estructura estable de la población es un vector que representa la estructura que tendría la población al estar creciendo a una tasa igual a λ , y en el que la proporción de individuos en cada categoría se mantiene constante a través del tiempo. El vector de los valores reproductivos contiene una medida de la contribución a la descendencia futura que se espera que haga un individuo en cada categoría (Gotelli, 1998; Caswell, 2001).

Posteriormente se pueden realizar los análisis de perturbación prospectiva de sensibilidad y elasticidad (De Kroon *et al.* 1986; Caswell, 2001). El análisis de sensibilidad es una medida absoluta de los cambios producidos en λ por una modificación en cada elemento de la matriz (De Kroon *et al.* 1986) Esta medida se expresa en una matriz de sensibilidad $\mathbf{S}=\{s_{ij}\}$ la cual se obtiene por medio de la ecuación:

$$s_{ij} = \frac{v_i w_j}{w \cdot v}$$

En donde v_i y w_j corresponden al i -ésimo y al j -ésimo elemento de los vectores propios, v y w .

Por su parte, el análisis de elasticidad cuantifica los cambios proporcionales en λ originados por cambios en cada uno de los elementos de la matriz y se expresa en una matriz de elasticidades $\mathbf{E}=\{e_{ij}\}$ la cual se obtiene por medio de la ecuación (Caswell, 2001):

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \times s_{ij}$$

Donde a_{ij} corresponde a cada elemento de la matriz de transición \mathbf{A} y s_{ij} corresponde a cada uno de los elementos de la matriz de sensibilidad \mathbf{S} .

Los modelos matriciales poseen algunas limitaciones (Lemos *et al.* 2005), por ejemplo, requieren que la población se divida en categorías, lo que algunas veces constituye una división artificial que puede verse reflejada en el aumento o disminución de los valores reales de las tasas vitales. Esto último no necesariamente afecta el valor de tasa de crecimiento poblacional (λ), tal como lo demostraron Rojas-Sandoval y Meléndez-Ackerman (2013) siguiendo un algoritmo para cambiar las dimensiones de la matriz; sin embargo, si puede afectar los valores de w y v , y por tanto los valores de las elasticidades y sensibilidades. Por otra parte, el modelo más sencillo es el modelo matricial determinístico, el cual no considera la estocasticidad demográfica al suponer que los parámetros demográficos de nacimiento y mortalidad en cada categoría permanecen constantes en el tiempo, lo que no ocurre en la vida real, pues en la naturaleza los recursos son limitados y las condiciones ambientales son variables, lo que determina que haya variación en el comportamiento demográfico de los individuos. Por otro lado, se parte de la base de que las poblaciones son sistemas cerrados en los que no existen procesos migratorios (Gotelli, 1998; Caswell, 2000). Los modelos matriciales más simples tampoco toman en cuenta la proporción de sexos, característica que influye directamente en la reproducción y que, por lo tanto, pueden afectar el crecimiento de las poblaciones (Caswell, 1989).

Sin embargo, a pesar de las limitaciones que presentan, los modelos matriciales tienen grandes ventajas y son una herramienta muy útil en la evaluación del estado de conservación de las poblaciones, pues permiten ordenar información biológica, muchas veces compleja, de una manera estructurada y nos arroja resultados con significado biológico para hacer comparaciones entre especies (o entre poblaciones, o entre sitios, o entre años), sin necesidad de conocer la estructura genética de la población en estudio (Caswell, 2001; Lemos *et al.* 2005, Salguero-Gómez y de Kroon, 2010). Además, por medio de estos análisis es posible identificar a los elementos de la matriz con el mayor efecto de los principales procesos demográficos (permanencia, crecimiento y fecundidad) sobre el crecimiento poblacional a través de los análisis de sensibilidad y elasticidad, así como con los análisis retrospectivos. De esta manera, se pueden explorar los efectos a largo plazo de diferentes estrategias de manejo sobre la viabilidad poblacional (Caswell, 1989; Silvertown *et al.* 1993b, Brighman y Thomson, 2003; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006).

1.4 Demografía para la conservación

Desarrollar conocimiento general de las especies y de los sistemas que se requiere conservar es muy importante, pues para saber qué factores son los que determinan su distribución y abundancia debemos conocer información básica sobre su biología y ecología (Krebs, 1989). Entonces, si se toma en cuenta la alta diversidad de especies de cactáceas en México y la gran amenaza bajo la que se encuentran, resulta sorprendente que hasta el momento se hayan realizado pocos análisis demográficos con este tipo de enfoque en este grupo de plantas (Godínez-Álvarez *et al.* 1999; Mandujano *et al.* 2001; Contreras y Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006).

Los modelos demográficos son herramientas esenciales en la conservación y el manejo de poblaciones debido a que la mayoría de los problemas que se observan en su manejo involucran de una u otra forma a las tasas vitales. Para proteger especies en peligro de extinción siempre se busca incrementar la supervivencia y la fecundidad para con esto aumentar la tasa de crecimiento de la población y reducir así la probabilidad de extinción (Caswell, 2001). Para evaluar el funcionamiento o estado de alguna población sujeta a distintos procesos demográficos (i.e. estocasticidad ambiental, densodependencia, entre otros) se utilizan diversos índices, de los cuales la tasa de crecimiento poblacional es el más utilizado y juega un rol central en la evaluación (Caswell, 2001).

Existen varias organizaciones que hacen uso de datos sobre la tasa de crecimiento poblacional y, por lo tanto, de modelos de matrices de proyección poblacional para evaluar el estatus de las poblaciones. Una de estas organizaciones es la IUCN (International Union for the Conservation of Nature), que clasifica a las especies en diversas categorías de riesgo (Caswell, 2001). A pesar de que se han realizado esfuerzos para la protección de algunas especies de cactáceas en este contexto, muchas de éstas continúan siendo vulnerables debido a que a los planes de conservación y manejo les hace falta información clara sobre su biología poblacional. Un ejemplo de la importancia de conocer la biología poblacional de la especie es en *Opuntia rastrera*, una especie con reproducción tanto clonal como sexual, donde se encontró que la variación espacio-temporal afectaba diferencialmente a los individuos de la población según su

estadio promoviendo la reproducción clonal o la sexual, lo que repercutía en la tasa de crecimiento de la población (Mandujano *et al.* 2001; Esparza *et al.* 2002).

Es muy importante seguir llevando a cabo estudios demográficos en cactáceas, pues éstos nos pueden hablar sobre el estado actual de las poblaciones y lo que puede coadyuvar en la toma de decisiones en materia de conservación. No obstante, hay que recordar que los resultados obtenidos de estos análisis siempre se deben tomar con cautela y las decisiones que se tomen a raíz de su análisis estarán sujetas a un determinado nivel de incertidumbre (Picó, 2002). Es evidente que se requiere la aplicación de medidas de control y vigilancia más estrictas por parte de las autoridades competentes, además de un programa de manejo integral.

Realizar simulaciones numéricas a partir de los resultados de modelos matriciales, en las cuales se modifican los valores de celdas en la matriz y se analice su efecto sobre λ , puede ser útil para buscar imitar las condiciones de sistemas biológicos complejos. Sin embargo, a diferencia de la naturaleza, las matrices pueden ser manipuladas de formas que en los sistemas naturales serían imposible o indeseable. De esta manera, las simulaciones numéricas juegan un rol importante al darnos una guía acerca de los datos que resultan más importantes para trabajar experimentalmente y nos ayudan a modelar con matrices los efectos de las tasas vitales sobre datos generados en periodos cortos de tiempo y con hipótesis concretas (Peck, 2004).

Algunos ejemplos en donde se han realizado simulaciones para la conservación es en *Mammillaria huitzilopochtli* y en *Neobuxbaumia polylopha*, en las cuales se encontró que se debe aumentar el reclutamiento de plántulas para evitar la extinción de dichas especies; en *Mammillaria crucígera* y *Neobuxbaumia macrocephala* las simulaciones indicaron que debe incrementarse simultáneamente la fecundidad y el reclutamiento de plántulas; en *Astrophytum capricorne* se concluye que debe aumentarse también el reclutamiento de plántulas y reducir la mortalidad de adultos y en *Mammillaria humboldtii* debe aumentarse el establecimiento de plántulas y la supervivencia de adultos (Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Flores-Martínez *et al.* 2010; Mandujano *et al.* 2015; Arroyo-Cosultchi *et al.* 2016; Martínez-Ramos *et al.* 2016).

En el presente trabajo se analiza la dinámica poblacional de una población de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* ubicada en la localidad Agua del Ángel, municipio de Peñamiller, en el estado de Querétaro. Para ellos se utiliza un modelo matricial de proyección poblacional de tipo Lefkovitch. El presente estudio es relevante debido a que no existe información a nivel demográfico de ninguna especie del género *Thelocactus*, además de la falta de conocimiento del número real de las poblaciones de esta especie. Por lo tanto, con este estudio demográfico se recalca la importancia de este tipo de estudios, se contribuye al conocimiento general de la ecología de la familia Cactaceae y se crea un panorama para la conservación de esta especie.

1.5 OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar el estado de conservación de una población de la especie de cactácea *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii*, mediante el uso de modelos demográficos matriciales, con la finalidad de evaluar su estado de conservación y poder proponer acciones para su manejo y conservación.

Objetivos particulares

- Conocer la estructura poblacional y estimar la fecundidad de la población en un ciclo anual (2015-2016).
- Analizar si la especie puede formar banco de semillas en el suelo y evaluar el impacto de este proceso en la dinámica poblacional.
- Estimar la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de edades (w) y el vector de los valores reproductivos (v).
- Identificar los procesos demográficos y tasas vitales a los que la tasa de crecimiento poblacional es más sensible.
- Definir los atributos poblacionales más importantes para la elaboración de un plan de manejo y conservación de la especie.

II. MÉTODOS

2.1 Sitio de estudio

Este estudio se realizó en la localidad llamada Agua del Ángel, en Querétaro. Esta zona es parte del semidesierto Queretano-Hidalgense la cual es una región discontinua perteneciente al Desierto Chihuahuense que comprende algunas zonas disyuntas en el sur, abarcando parte de los estados de Guanajuato, Querétaro e Hidalgo (Fig. 2). Esta región se caracteriza por un clima semiárido poco extremo y destaca por su gran diversidad y alta frecuencia de endemismos de cactáceas (Hernández, 2006). De hecho, la familia Cactaceae está representada en la región por alrededor de 100 especies, de las cuales una quinta parte se encuentran clasificadas como especies amenazadas (Scheinvar, 2004; Sánchez-Martínez *et al.* 2006).

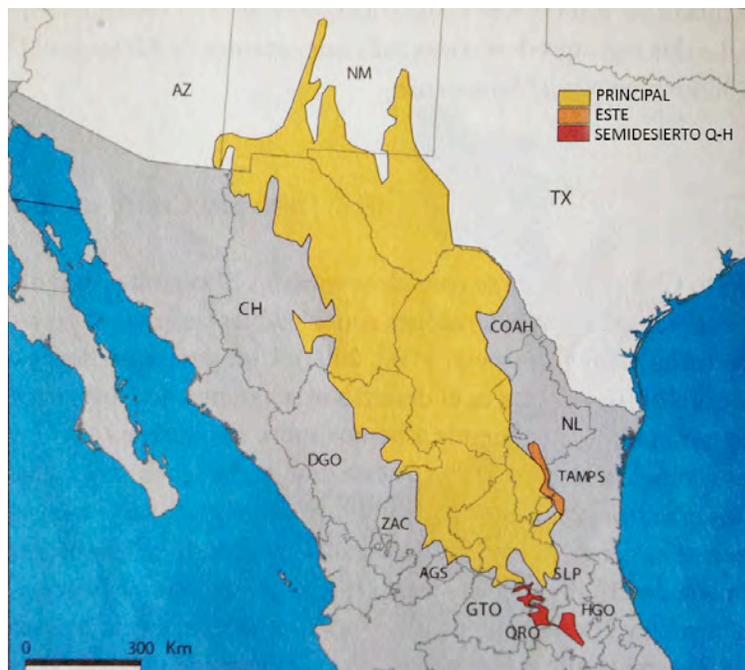


Figura 2. Subregiones del Desierto Chihuahuense. En amarillo se muestra la región principal, en naranja la región este y en rojo la región perteneciente al semidesierto Queretano-Hidalgense. Modificado de Hernández (2006).

La localidad Agua del Ángel pertenece al Municipio de Peñamiller y se ubica entre las coordenadas 20° 57' y 21° 14' de latitud Norte y 99° 42' y 100° 02' de longitud Oeste, a una altitud de 1420 msnm (Fig. 3). De acuerdo a la Estación Meteorológica (CEA) y según la clasificación de Köppen modificada por García (1988) (INEGI, 2002), el clima predominante en este sitio es semicálido-semiseco con lluvias en verano (BS₁hw). Presenta una temperatura promedio anual de 21.9 °C; una máxima de 25.2 °C en el verano y una mínima de 17.6 °C en el invierno; la precipitación anual es de 456 mm. El tipo de vegetación predominante es el matorral xerófilo, en este caso caracterizado por la presencia de arbustos micrófilos de talla baja, con o sin espinas. Algunas de las especies predominantes son *Larrea tridentata* (gobernadora), *Fouquieria splendens* (ocotillo), *Cylindropuntia leptocaulis*, *Acacia* sp., *Hechtia glomerata* y *Prosopis juliflora* (mezquite) y con un suelo de tipo regosol (INEGI, 2015).



Figura 3. Vista panorámica de Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro. Foto: T. Fernández-Muñiz.

2.2 Taxón de estudio

En este trabajo se estudió a *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* (Werderm.) Mosco & Zanovello (Fig. 4). El género al que pertenece este taxón (*Thelocactus*) comprende 12 especies, las cuales se distribuyen principalmente en el desierto Chihuahuense, desde Texas hasta México (Anderson, 2001; Guzmán *et al.* 2003; Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2011). Éstas se caracterizan por tener tubérculos levantados, angulares o hexagonales; el tallo tiene forma de globo, corto y cilíndrico, de aproximadamente 15 cm de altura, aunque hay dos especies que alcanzan los 25 cm. Los tallos son solitarios pero en algunas especies se agrupan en racimos de varios tallos. Las costillas están claramente marcadas y a veces se tuercen en espiral. Pueden tener de 8 a 20 costillas. Las areolas se presentan en un surco sobre el que crecen las espinas dorsales y puede haber hasta 20 espinas radiales. Las espinas pueden ser de color blanco, gris,

amarillo o rojo-marrón. Las flores, diurnas, crecen a partir de las nuevas areolas formando “embudos” de hasta 7.5 cm de diámetro. Los frutos son pequeños. Dentro del género, la especie *Thelocactus leucacanthus* cuenta con dos subespecies, la subespecie *leucacanthus* y la subespecie *schmollii*, las cuales se diferencian por el color de la flor; en la subespecie *leucacanthus* la flor es amarilla.

Thelocactus leucacanthus ssp. *schmollii* es un cacto de tallo cilíndrico, de hasta 25 cm de altura y hasta 7 cm de diámetro y casi siempre forma grupos, pues presenta propagación clonal y los hijuelos se quedan unidos a la planta madre (Fig. 4b). El tallo tiene una epidermis verde amarillenta y presenta de 7 a 14 costillas con tubérculos verticales espiralados bien definidos; areolas de 6 mm de largo, con 6 a 20 espinas radiales de 5 a 7 mm. La subespecie *schmollii* tiene flores magenta de 25 a 50 mm de longitud, que crecen en la parte apical y produce frutos verdes, que secan al madurar y se abren en la parte basal, liberando las semillas. Este taxón es microendémico de la parte sur del Desierto Chihuahuense, en el estado de Querétaro (Fig. 4).

Actualmente, la especie *Thelocactus leucacanthus* está considerada como una especie en peligro (EN) por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2015). Además está incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies de Flora y Fauna Silvestres (CITES, 2015) junto con todas las cactáceas; y en México está incluida en la NOM-059-SEMARNAT-2010 como una especie bajo protección especial (Pr). Esta categoría incluye a especies que podrían encontrarse amenazadas por factores que inciden negativamente en su viabilidad poblacional, por lo que se enfatiza la necesidad de propiciar su recuperación y conservación, o bien la recuperación y conservación de poblaciones de especies asociadas. Sin embargo, la subespecie *schmollii* no figura específicamente en ninguna categoría de protección a pesar de su distribución restringida solamente al estado de Querétaro, pues se carece de información sobre el comportamiento de sus poblaciones. Aún así, este taxón está protegido en alguna medida al ser parte de la especie *Thelocactus leucacanthus*.

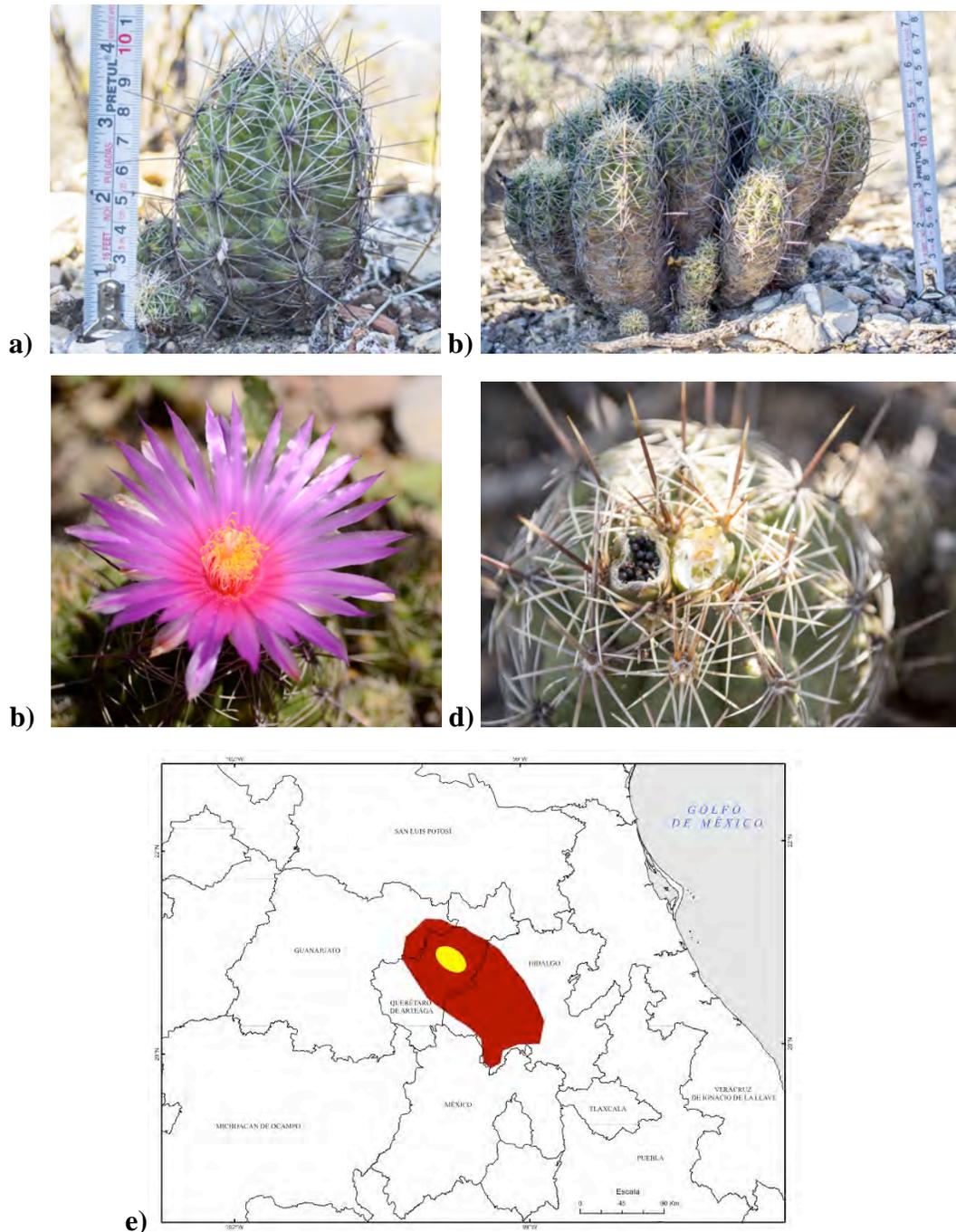


Figura 4. Ejemplares y distribución de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* (Werderm.) Mosco & Zanovello en Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro, México. a) Planta adulta que presenta un solo tallo. b) Planta adulta que presenta varios tallos. c) Flor en antesis. d) Tallo con dos frutos depredados, uno de ellos con semillas en su interior. e) Mapa de distribución de *Thelocactus leucacanthus* indicada en rojo y de la ssp. *schmollii* indicada en amarillo. Mapa modificado de CONABIO, 2016 (http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/layouts/theleuc_gcagw). Fotos: T. Fernández-Muñiz, junio 2016.

2.3 Trabajo de campo y laboratorio

2.3.1 Muestreo poblacional

En agosto de 2015 se localizó una población de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* en Agua del Ángel, donde se ubicaron 11 parcelas, 10 de 10 × 10 m y una de 10 × 13 m, cubriendo un área de 1130 m² en total. Todos los individuos que se encontraron dentro de las parcelas se mapearon mediante el registro de sus coordenadas en el plano cartesiano (x, y). Posteriormente, todos los individuos se etiquetaron con chaquiras de vidrio de acuerdo con un código de colores (0-ámbar, 1-azul, 2-amarillo, 3-verde oscuro, 4-blanco, 5-naranja, 6-negro, 7-gris, 9-verde claro), las cuales se insertaron en un hilo de cobre y se ataron a un clavo que se enterró al lado de cada planta. De acuerdo con la descripción botánica de la especie, un individuo puede tener uno o más tallos, por lo que una vez etiquetado, a cada individuo se le contó el número de tallos y se le tomaron medidas de tamaño (altura y diámetros [cm]) y se registró la presencia de estructuras reproductivas (botón floral, flor y fruto). En agosto de 2016 se llevó a cabo nuevamente el conteo de tallos, las medidas de talla del individuo y su condición reproductiva, con el objeto de llevar a cabo los análisis demográficos.

2.3.2 Densidad poblacional y patrón de distribución espacial

La densidad de la población estudiada (D) se determinó con un método de área, que consiste en estimar el número de individuos (N) en un área determinada (A): $D = N/A$ (Krebs, 1985). Se estimó la densidad poblacional con base al área de cada parcela (m²), contabilizando el número de individuos de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* presentes en cada una y dividiendo el número total de individuos entre el área total y de cada parcela. Posteriormente, se obtuvo el promedio y la desviación estándar de la densidad en las 11 parcelas censadas.

El patrón de distribución espacial de la población estudiada se determinó por medio de la prueba de Hopkins para cada parcela, la cual se basa en medidas de distancia entre los individuos. Dicho índice sugiere que los individuos están agrupados, si las distancias desde un punto aleatorio a un organismo son significativamente mayores con respecto a las distancias de un organismo a otro. El índice de Hopkins se aproxima a 1 al aumentar el nivel de agrupamiento. Si

el patrón de distribución es uniforme el índice se aproximará a 0; y bajo la hipótesis nula de aleatoriedad, el índice sería cercano a 0.5 (Krebs, 1989).

El índice de patrón de distribución o índice de Hopkins (I_H) se calculó con la ecuación (Krebs, 1989):

$$I_H = \frac{h}{1 + h}$$

donde:

h = estadístico de Hopkins para aleatoriedad, calculado como $h = \Sigma(x_i^2) / \Sigma(r_i^2)$

x_i = distancia desde un punto al azar i al organismo más cercano

r_i = distancia desde un organismo al azar i hasta su vecino más cercano

2.3.3 Fenología reproductiva

Se realizaron observaciones mensuales durante dos años (2015-2017) del estado fenológico de los individuos de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii*. Se anotó la presencia de botones, flores y frutos, para estimar con detalle la fecundidad per cápita en las diferentes categorías de tamaño definidas (ver más adelante) y distinguir si la población tiene una o dos temporadas reproductivas. Además, se contabilizó el porcentaje de plantas reproductivas, y el número promedio de flores y frutos por individuo reproductivo y se estimó el número promedio de semillas por fruto y su desviación estándar, ($n = 35$) como medida de la fecundidad.

Finalmente, con los datos obtenidos de fenología, en el programa Excel se calculó la sincronía floral utilizando el índice de Marquis (1988), el cual estima la sincronía tomando en cuenta tanto la intensidad como la duración de la floración, dada como:

$$S = \frac{\sum_{t=0}^n x_t}{\sum_{t=0}^n X_t} \cdot p_t$$

donde:

X_t es el número de flores que florecen durante el tiempo t (cada mes),

$$\frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t}$$

es la proporción de flores que florecen durante el tiempo t del número total de flores que florecen en ese año,

n es el número de observaciones por año y

p_t es la proporción de individuos observados en floración durante el tiempo t .

2.3.4 Banco de semillas

En agosto de 2015 se recolectaron 35 frutos del taxón en estudio. La colecta se llevó a cabo en individuos que estuvieran fuera de las parcelas que se utilizaron para muestrear a la población, para no alterar la dinámica poblacional. Con estas semillas se realizaron experimentos de germinación en laboratorio y en la zona de estudio, como se describe a continuación.

2.3.4.1 Germinación en laboratorio

Las semillas recolectadas se usaron en un experimento para evaluar el efecto de la luz con dos niveles (luz y oscuridad) utilizando en ambos casos 10 cajas de petri con sustrato de agar bacteriológico simple al 1% por cada tratamiento y colocando 10 semillas por caja. Para el tratamiento de oscuridad las cajas petri fueron cubiertas con papel aluminio inmediatamente después de haberse sembrado las semillas. Ambos tratamientos se colocaron en una cámara de germinación en el Instituto de Ecología, UNAM (Ciudad de México), a una temperatura de 25 °C bajo un fotoperiodo 12:12. La germinación se monitoreó cada tres días durante 35 días, cuantificando en cada ocasión el número de semillas que habían germinado. Al término de este periodo se destaparon las cajas de petri cubiertas con papel aluminio y se contaron las semillas germinadas.

Por otra parte, se realizó un experimento para examinar la longevidad de las semillas y de esta forma poder inferir la posibilidad de que el taxón forme un banco de semillas en el suelo. Para esto, se utilizaron semillas colectadas en Agosto de 2015, las cuales fueron almacenadas en el laboratorio en una bolsa de papel a temperatura ambiente, se colocaron en 4 cajas petri con agar bacteriológico simple al 1% (10 semillas en cada caja) y se repitió el experimento cada tres meses durante un año y medio, de tal manera que la edad de las semillas iba aumentando. Una

vez en la cámara de ambientes controlados, las semillas se revisaron cada tercer día durante un mes y se registró el número de semillas que germinó tomando como criterio la emergencia de la radícula (Bewley y Black, 1985). Para ver la relación entre la probabilidad de germinación y la edad de las semillas, se construyó un modelo lineal generalizado (GLM), utilizando una función de enlace *logit* y un error binomial en el programa JMP 9.

2.3.4.2 Determinación de la curva de hidratación (Hidropriming)

Se llevo a cabo un experimento de hidropriming para evaluar si esta técnica de preacondicionamiento de las semillas facilita la germinación en el taxón de estudio. El tiempo de hidratación que debía aplicarse a las semillas que se sembraron en campo en este tratamiento se determinó en un experimento de laboratorio donde se utilizaron 10 cajas petri con 5 semillas en cada una, utilizando papel filtro como sustrato; posteriormente se agregó 1 ml de agua para simular un ciclo de hidratación. Se registró el peso de cada semilla al inicio del experimento y posteriormente, cada hora, junto con su observación al microscopio. En el momento en que se observó la emergencia de la radícula en la primera semilla, las demás se secaron (deshidratación) cambiando el papel filtro por uno seco y se siguió registrando su peso cada hora (Jeller, 2003). El tiempo (horas) que tardó la primera semilla en germinar fué el tiempo de hidratación que se aplicó en las semillas que se sembraron en campo en el experimento que se describe a continuación.

2.3.4.3 Germinación en campo

El porcentaje de germinación de semillas en campo se evaluó en un experimento que inició en octubre de 2015, en el cual se consideraron dos factores que influyen en la germinación: la depredación de semillas y el tratamiento pre-germinativo de hidropriming (experimento factorial de 2 vías con 2 niveles para cada factor). Para montar el experimento se utilizaron 100 contenedores de celulosa de 4 × 4 cm cada uno con una mezcla de tierra negra y tepojal (aprox. 20 g de mezcla 1:1) y se colocaron 4 semillas en cada contenedor. Para el tratamiento de depredación se le colocó una malla de tela tul en la parte superior de los contenedores para evitar que las semillas fueran comidas por hormigas y para el tratamiento de hidropriming las semillas fueron previamente hidratadas antes de colocarse en el contenedor. Al final, los tratamientos consistieron de 25 contenedores con semillas sometidas a hidropriming, sin la malla; 25

contenedores con semillas sometidas a hidropriming y protegidos con malla; 25 contenedores con semillas sin hidratar, protegidas con malla; y 25 contenedores con semillas sin hidratar y sin la protección de malla. Todos los contenedores se colocaron cercanos a un individuo adulto marcado de la población en estudio y bajo la copa de alguna planta nodriza pues durante el primer muestreo se observó que la mayoría de los individuos (85.4%) se encontraban bajo alguna planta potencialmente nodriza. Este experimento se revisó cada mes durante un año cuantificando el número de semillas germinadas y registrando al final el porcentaje de semillas que germinaron de acuerdo con el tratamiento.

2.4 Análisis demográfico

En este estudio el estado de conservación de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* se evaluó mediante un modelo matricial de proyección poblacional (Caswell, 2001; Mandujano *et al.* 2007). El modelo se construyó con la información de los muestreos poblacionales realizados en agosto de 2015 y 2016. Las probabilidades de transición de los individuos en distintas categorías de tamaño y la construcción de las matrices de Leftkovich para estimar la tasa de crecimiento de la población (Caswell, 2001) se basan en las tasas vitales (supervivencia, crecimiento o permanencia de los organismos en las diferentes clases de tamaño en las que se estructura la población).

2.4.1 Estructura poblacional

Las matrices de Lefkovich se construyeron primero clasificando a los individuos en categorías de tamaño. Para esto también se tomó en cuenta la relación entre la fecundidad y el tamaño, la cual se evaluó con análisis de correlación entre la fecundidad (estructuras reproductivas) y el tamaño medido como la altura, la cobertura [área de un círculo basada en los diámetros perpendiculares, cm^2], y el número de tallos de cada individuo. Los registros de la producción de estructuras reproductivas se obtuvieron en agosto de 2015. Estos análisis sirvieron para determinar la variable de tamaño más adecuada para la clasificación de la población y poder construir la gráfica del ciclo de vida de la población (Caswell, 2001). Como la altura y diámetro son variables continuas y el número de tallos es una variable discreta, se realizaron correlaciones no paramétrica de Spearman entre éstas variables y la fecundidad. La altura fue la variable de tamaño que mostró una mayor correlación con la fecundidad ($\rho = 0.63$, $p = 0.001$), por lo que, a

partir de esta variable se hicieron las categorías de tamaño de los individuos. A su vez, las variables que se usaron para medir el tamaño de los individuos se correlacionaron entre sí para describir las relaciones entre los diferentes estimadores de la talla en esta población, pues no necesariamente la altura del individuo se relaciona con el número de tallos y/o con el área al presentarse individuos solitarios y coloniales (Cuadro 1).

La población se clasificó en cinco categorías de tamaño (altura, cm) y una de semillas, se infiere la posibilidad de formación de banco de semillas de acuerdo al experimento realizado en laboratorio sobre longevidad de las semillas. Cada individuo de la población se asignó a una categoría de acuerdo con su altura en el tiempo t (Cuadro 1). Las categorías se establecieron de acuerdo con criterios biológicos de la siguiente manera: las plántulas corresponden a individuos menores de 1 cm, al considerar que hasta esa altura el individuo aún depende de los nutrientes del endospermo y aún no tiene presencia de espinas; los juveniles son individuos menores de 6 cm y que no presentan reproducción; y los adultos son individuos reproductivos mayores de 6 cm de altura (tamaño mínimo en el cual se encontró presencia de estructuras reproductivas).

Cuadro 1. Clases utilizadas para clasificar a la población de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* en la localidad Agua del Ángel, Querétaro, México. Los intervalos de tamaño (altura, número de tallos y cobertura) se muestran para cada clase.

Clase	Estado de desarrollo	Categoría de tamaño		
		Altura (cm)	Número de tallos	Cobertura (cm ²)
1	Semilla (S)	0.0-0.1	-	-
2	Plántula (Pl)	0.2-1.0	1-2	0.24-2.25
3	Juvenil (J)	1.1-5.9	1-12	1-255
4	Adulto 1 (A1)	6.0-10.4	1-30	4-792
5	Adulto 2 (A2)	10.5-15.0	1-65	4-2160
6	Adulto 3 (A3)	>15.0	3-73	54-2050

2.4.2 Análisis matricial

El análisis demográfico de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* se realizó con un modelo matricial de proyección poblacional de tipo Lefkovitch (Lefkovitch, 1965; Caswell, 2001). Para poder calcular la tasa de crecimiento y las probabilidades de transición, supervivencia y fecundidad de los individuos en las distintas categorías, se utilizaron los datos del primer y segundo muestreo con el fin de obtener los valores de permanencia, crecimiento y retrogresión.

La fecundidad promedio de los individuos de cada categoría (F_i) se obtuvo de la siguiente manera (Caswell, 2001):

$$F_i = \frac{\text{Número promedio de semillas por fruto} \times \text{Número de frutos de la categoría } i}{\text{Número total de individuos en la categoría } i}$$

El valor de permanencia en el banco de semillas (celda a_{11}) se obtuvo del experimento de germinación en laboratorio tomando en cuenta el valor de germinación inicial. El valor de la transición de semilla a plántula (celda a_{21}) se obtuvo del número de plántulas nuevas (reclutamiento natural) encontradas en el segundo muestreo. Con estos datos se elaboró primero el diagrama del ciclo de vida de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii*, posteriormente se construyó la matriz de frecuencias (Caswell, 2001) y a partir de ésta se generó la matriz de probabilidades de transición.

El programa R ver. 3.2.2 (R Development Core Team, 2007) y el paquete popbio (Stubben y Milligan, 2007) se utilizaron para calcular la tasa finita de crecimiento de la población (λ) y sus intervalos de confianza (IC), éstos últimos se calcularon por el método de bootstrap con 1,000 iteraciones; la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}) y el vector de los valores reproductivos específicos por categoría (\mathbf{v}) (Caswell, 2001). Además, se realizó una prueba de χ^2 y de residuos estandarizados para determinar si existe una diferencia estadísticamente significativa entre la estructura poblacional observada y la estructura estable calculada (Caswell, 2001).

Se calcularon además las matrices de sensibilidad y elasticidad para estimar la contribución relativa de cada entrada de la matriz a la tasa finita de crecimiento poblacional y

para conocer el proceso demográfico que contribuye en mayor medida a ésta (Caswell, 2001). Para esto se sumaron las entradas de la matriz de elasticidades correspondientes a cada proceso y se graficaron en una superficie triangular según el método propuesto por Silvertown *et al.* (1993b).

Por último, se realizaron una serie de simulaciones numéricas modificando algunas entradas de la matriz de proyección poblacional obtenida con el fin de simular escenarios distintos en la dinámica poblacional. Se modificó la transición de semilla a plántula o reclutamiento (a_{21}) y el crecimiento de A2 a A3 (a_{65}), pues éstas fueron las entradas con mayores valores en la matriz de sensibilidad, lo cual indica que están sujetas a una alta presión de selección natural y por lo tanto un cambio en su valor afectaría en gran medida al crecimiento poblacional. Además, se decidió modificar la permanencia de A3 (a_{66}) para medir teóricamente el efecto de saqueo y/o mortalidad de los adultos con mayores niveles de reproducción, pues se ha visto que en la mayoría de las especies de cactáceas estudiadas que la permanencia de los individuos en las categorías adultas es uno de los procesos más relevantes para el aumento o disminución de la tasa finita de crecimiento poblacional. También se modificó la entrada del banco de semillas (a_{11}) para evaluar su contribución al crecimiento de la población. Todo lo anterior se realizó tomando como base los valores originales de las entradas de la matriz de proyección poblacional y simulando en el programa R todos los posibles valores que podían tomar dichas celdas. Los valores obtenidos en los experimentos de germinación realizados en campo y laboratorio únicamente se indicaron en los gráficos correspondientes a las simulaciones de banco de semillas y reclutamiento.

Estimar el efecto que tiene la modificación de estas entradas en la tasa de crecimiento, resultará útil en la toma de decisiones para llevar a cabo estrategias de conservación y/o manejo.

III. RESULTADOS

3.1 Densidad poblacional y patrón de distribución espacial

En la población de *T. leucacanthus* ssp. *schmolli* se muestrearon 680 individuos en un área de 1,130 m², por lo que la densidad poblacional estimada en el sitio de estudio fue de 0.60 ind/m² (1 individuo en 1.7 m²). El promedio del número de individuos por parcela (10 × 10 m) fue de 62.3±52.4 (d.e.). La variación observada mostró que en algunas parcelas la densidad era marcadamente mayor que en otras, en la parcela con mayor densidad se contabilizaron 166 individuos y en la parcela con menor densidad hubo 16 individuos.

El índice de agregación obtenido con la prueba de Hopkins ($I_H = 0.78$) indicó que el patrón de distribución espacial de los individuos de *T. leucacanthus* ssp. *schmolli* en la zona de estudio tendió a la agregación, pues su valor fue cercano a 1. El 85.4 % de los individuos se encontraron bajo alguna de las siguientes especies, consideradas potencialmente como sus nodrizas: *Fouquieria splendens*, *Mimosa* sp., *Dalea bicolor*, *Larrea tridentata*, *Cylindropuntia leptocaulis*, *Cylindropuntia kleiniae*, *Acacia farnesiana*, *Prosopis* sp. y *Karwinskia humboldtiana*.

3.2 Fenología reproductiva

Las plantas de *T. leucacanthus* ssp. *schmolli* comienzan a reproducirse generalmente a los 6 cm de altura; sin embargo, no todos los individuos por encima de dicha altura se reproducen anualmente. En 2015 se observó que 36% de las plantas de talla adulta se reprodujeron, mientras que en el 2016 fue un 30.3%. Los individuos reproductivos produjeron en promedio 2.3 ± 2.1 (d.e.) flores, con un máximo de 13 y un mínimo de una flor por individuo y un promedio de número de frutos de 2.3 ± 2.2 (d.e.), con un máximo de 13 y un mínimo de uno por individuo. El número promedio de semillas por fruto, calculado a partir de 35 frutos, fue de 80.2 ± 29.6 (d.e.) con un mínimo de 44 y un máximo de 177 semillas por fruto.

La floración de *T. leucacanthus* ssp. *schmolli* en el sitio de estudio comenzó en marzo y terminó en noviembre. Este patrón presentó dos picos de floración, el más grande en mayo-junio y otro en agosto-septiembre (Fig. 5). El índice de Marquis (1988) indicó que la población tiene

una floración asincrónica, con un valor de $S = 0.14$, lo que indica que las fenofases no tienen la misma duración y no se presentan al mismo tiempo en todos los individuos de la población. La producción de frutos ocurre de abril a diciembre, con un pico de producción en junio-julio y otro pequeño en septiembre-octubre (Fig. 5).

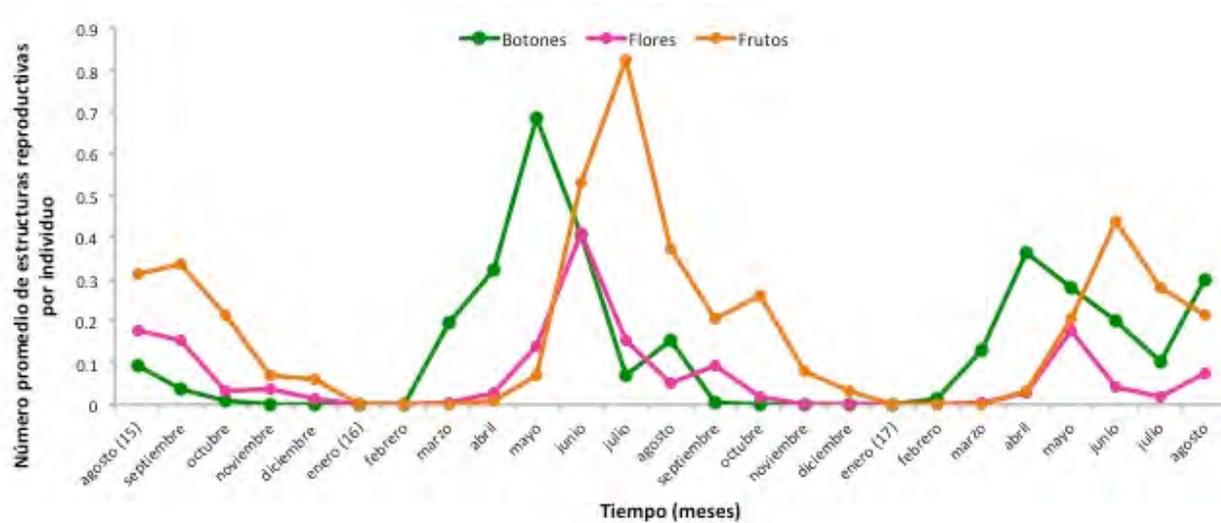


Figura 5. Fenología reproductiva de una población de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmolli* en la localidad Agua del Ángel, Peñamiller, Qro., México ($N= 680$ individuos). El periodo de registro fue de agosto de 2015 a agosto de 2017.

3.3 Banco de semillas

3.3.1 Germinación en laboratorio

No se obtuvo germinación de semillas en el tratamiento de oscuridad, lo que indica que las semillas son fotoblásticas positivas. La germinación inicial (con semillas de un mes de edad) fue de $35 \pm 7.2\%$ (d.e.), las semillas comenzaron a germinar entre el tercero y el cuarto día. Los experimentos posteriores de germinación mostraron un incremento en el porcentaje de germinación conforme las semillas envejecieron (Cuadro 2). El modelo lineal generalizado (GLM) indicó un efecto significativo en el porcentaje de la germinación de las semillas conforme aumenta su edad ($n = 34$, $X^2 = 42.96$, $gl = 6$, $p < 0.0001$). Las pruebas de contraste de

proporciones indicaron que los tratamientos (experimentos con semillas de diferentes edades) 1, 2 y 4 se agrupan (**a**), al igual que el 5, 6 y 7 (**b**) al no tener diferencias significativas; sin embargo entre estos dos grupos si existen diferencias significativas, en el tratamiento 3 no se observaron diferencias significativas respecto a otro tratamiento. Lo que indica que las semillas de nueve meses y menor edad germinan en menor porcentaje (40%) que las semillas de 12 a 18 meses de edad (72.5%)(Cuadro 2).

El incremento en la germinación con el paso del tiempo puede deberse a que éstas requieren de un periodo de postmaduración y se sugiere que es un indicador indirecto de la posible presencia de un banco de semillas. Este resultado es importante en la construcción de la gráfica del ciclo de vida de este taxón, y su implicación inmediata es que las semillas pueden permanecer en el suelo de un año a otro formando un banco. Por lo tanto, se decidió incluir a la categoría de semillas en la gráfica del ciclo de vida, así como una probabilidad de permanencia en esa categoría.

Cuadro 2. Porcentaje de germinación de semillas de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmolli* bajo condiciones controladas. Semillas colectadas en agosto de 2015. Las letras en negritas indican diferencias significativas entre tratamientos de acuerdo al modelo lineal generalizado (GLM).

Experimento	Día de siembra	Número de semillas (10 x caja)	Edad de las semillas (meses)	Porcentaje de germinación	Día a la primera germinación
1	09/09/15	100	1	35 % a	3
2	23/11/15	40	3	40 % a	4
3	25/02/16	40	6	57.5% ab	3
4	27/05/16	40	9	45% a	3
5	26/08/16	40	12	62.5% b	3
6	25/ 11/16	40	15	70% b	3
7	28/02/16	40	18	85% b	3

3.3.2 Determinación de la curva de hidratación (Hidropriming)

Las semillas aumentaron de peso conforme aumentaron las horas de hidratación. El pico de hidratación fue a las 9 h de comenzar la hidratación, tiempo al cual comenzaron a germinar (emergencia de la radícula). Posteriormente, al colocar las semillas en un papel filtro seco, éstas se deshidrataron y su peso disminuyó hasta alcanzar el peso inicial. De esta manera, se determinó que el tiempo que debían hidratarse las semillas que se someterían a un tratamiento de hidropriming antes de llevarse al campo sería de 8 horas de inmersión en agua, seguido de un periodo de deshidratación de 8 horas, tiempo en que las semillas regresaron a su peso inicial (Fig. 6).

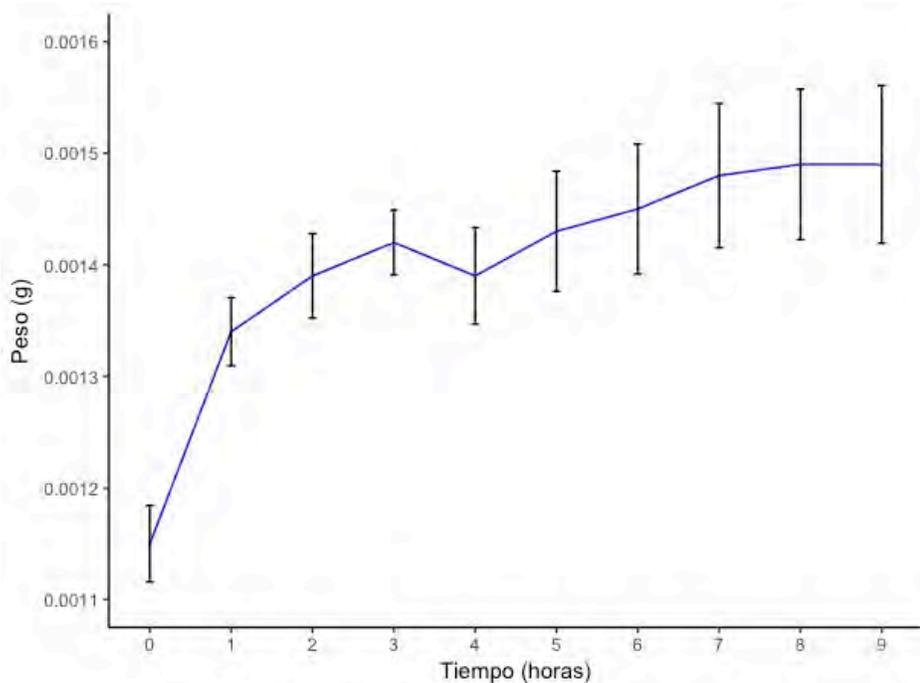


Figura 6. Curva de imbibición de las semillas de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* en el tratamiento pre-germinativo de Hidropriming. En la curva se observa el promedio del peso de las semillas y su desviación estándar en cada hora durante un periodo de 9 horas. El peso de las semillas se estabiliza a las ocho horas. Las semillas que se usaron se recolectaron de 35 plantas en 2015 ($n= 50$ semillas) y tenían una edad de un mes al momento de iniciar el experimento.

3.3.3 Germinación en campo

En el campo se registró la germinación solamente de dos semillas (1%), ambas bajo el tratamiento de exclusión de herbívoros (malla) e hidropriming. Por otro lado, debe mencionarse que se perdió el 38 % de los contenedores colocados, que fueron volteados por el viento o mordidos, presumiblemente por depredadores que buscaban alimentarse de las semillas. La proporción de contenedores que se perdió fue ligeramente mayor en el tratamiento sin malla. De esta manera, los resultados sobre la proporción de semillas germinadas en el campo no son concluyentes. No obstante, es importante notar que la germinación mostró un retraso considerable respecto a lo observado en laboratorio porque la germinación de las semillas, en algunas unidades experimentales que no se perdieron, se presentó al año de haber sido introducidas en el sitio de estudio.

3.4 Análisis demográfico

3.4.1 Estructura poblacional

La relación entre las variables de tamaño (altura, cobertura [área] y número de tallos) fueron significativas (altura vs. área, $r^2 = 0.0004$, $P < 0.001$; altura vs. número de tallos, $r^2 = 0.039$, $P < 0.001$; y número de tallos vs. área, $r^2 = 0.04$, $P < 0.001$). Las variables que mostraron una relación más intensa (según el valor de r^2) fueron el número de tallos y la cobertura o área del individuo, lo cual es evidente, pues a mayor número de tallos, mayor es el área que ocupa una planta. La variable que se utilizó para asignar a los individuos en las cinco categorías de ciclo de vida fue la altura (ver cuadro 1 en Métodos); además, se añadió la categoría de semillas. Adicional al tamaño se incluye un equivalente en estado de desarrollo que contiene un estadio de juvenil y 3 estadios de adultos (Cuadro 1). En ambos años la categoría mejor representada fue la de adultos A1 (35.9% y 34.7%, de la población para 2015 y 2016 respectivamente), seguida de la de adultos A2 (27.6% y 31.5%, para 2015 y 2016 respectivamente) (Fig. 7). El 33.7% de las plantas marcadas en la población son individuos solitarios y el 66.3% son coloniales o racimos. En el tiempo t_{+1} (2016) se registraron 41 individuos muertos y 12 reclutas que entraron a la primera categoría de tamaño (Plántulas).

Con la información anterior, se construyó el diagrama del ciclo de vida de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* (Figura 8), que denota que el ciclo de vida de este taxón es complejo, pues los individuos pueden permanecer en el mismo tamaño o estado de desarrollo, reducir su tamaño o crecer en más de una categoría, es decir brincar a una talla mayor que la inmediata superior en el intervalo de un año.

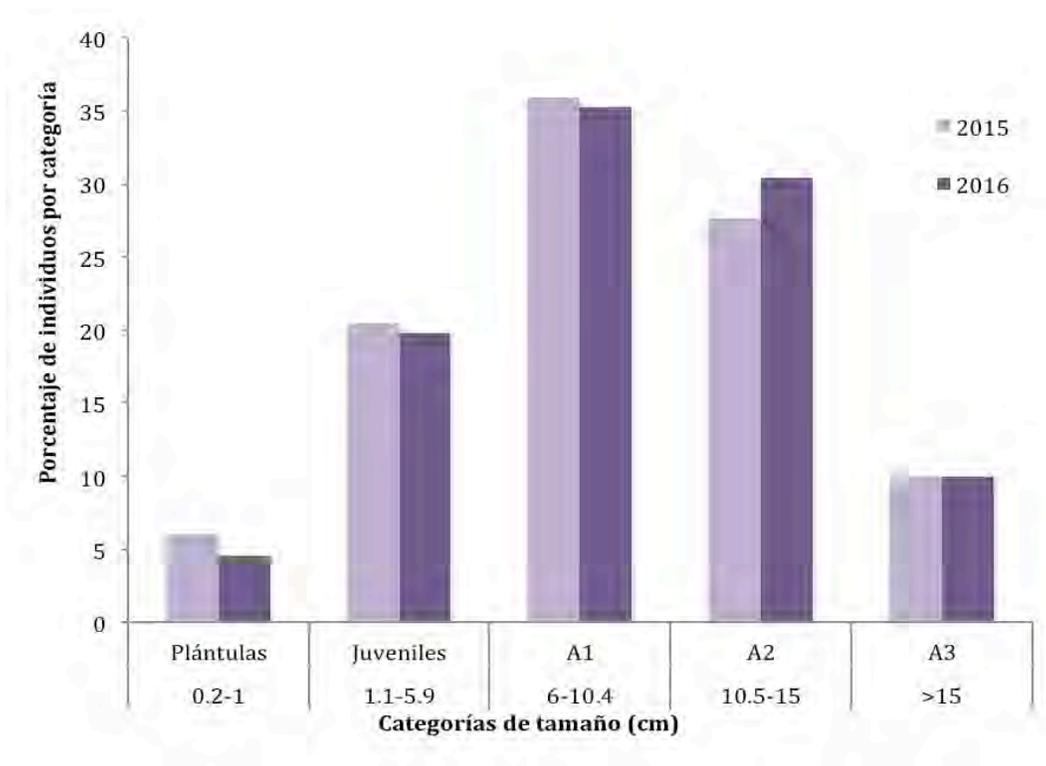


Figura 7. Estructura poblacional de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* en 2015 ($n = 680$) y 2016 ($n = 651$). Los individuos se clasificaron por la altura de su tallo más alto (cm). En el eje horizontal se indica el intervalo de tamaño (cm) correspondiente a cada categoría.

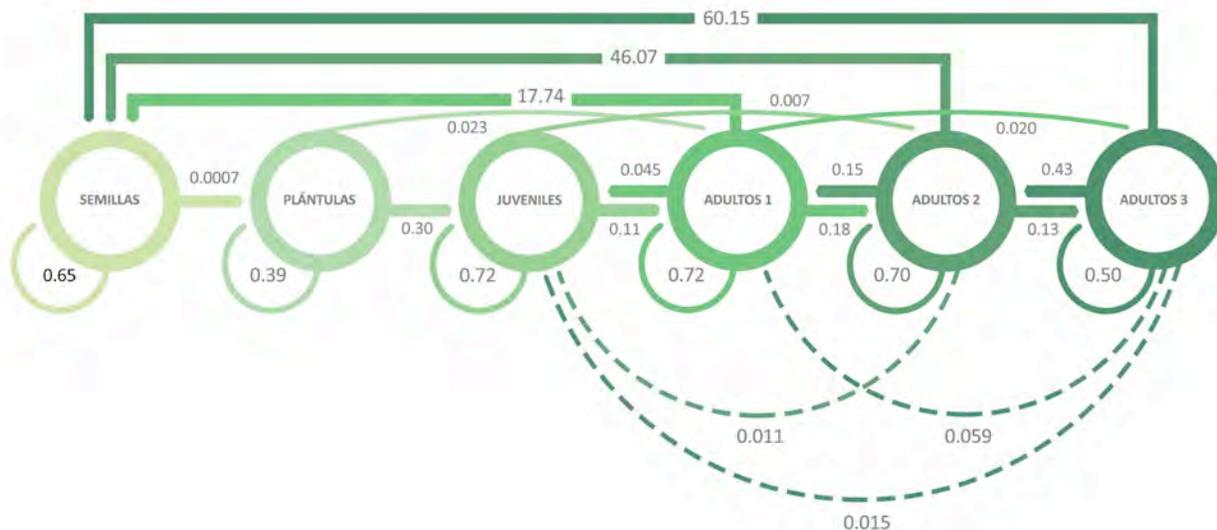


Figura 8. Diagrama del ciclo de vida de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii*. La tasa finita de crecimiento poblacional fue de una $\lambda = 0.993 \pm 0.026$ (2015-2016). Los nodos representan las categorías de semilla y las categorías de tamaño. Plántulas (Pl, 0.2-1 cm), Juveniles (J, 1.1-5.9 cm), Adultos 1 (A1, 6-10.4 cm), Adultos 2 (A2, 10.5-15 cm) y Adultos 3 (A3, >15 cm). Las flechas entre los nodos indican crecimiento o retrogresión entre categorías, las flechas en el mismo nodo indican la permanencia y las flechas en la parte superior indican los valores de fecundidad de cada categoría.

3.4.2 Análisis matricial

Se obtuvo un cuadro de frecuencias (Cuadro 3) de los valores de transición entre categorías. Se puede observar que un mayor número de individuos permaneció en su propia categoría entre t y $t+1$ (67.6%), seguido de los individuos que transitaron a la siguiente categoría (15.03%). Se observó esto principalmente en los adultos 1 (A1) y adultos 2 (A2). El porcentaje de mortalidad fue de 5.9% de la población; hubo un mayor número de muertes en la categoría de juveniles, seguida de la de plántulas. Finalmente las retrogresiones se dieron en 11.4% de los individuos de la población. A partir de este cuadro de frecuencias se obtuvo la matriz de transiciones **A** (Cuadro 4), en el que se representan proporciones (valores de 0 a 1) del destino de los individuos de una a otra categorías entre los tiempos t y $t+1$. Además, se incluyó la categoría de semillas (semillas que no germinaron en el experimento de laboratorio [65%], indicando su permanencia en el banco de semillas) y la fila correspondiente a la fecundidad de cada categoría (dada en unidades de semillas). La probabilidad de transición de semilla a plántula se estimó a partir del número de

plántulas encontradas en el segundo muestreo (12 plántulas), que se dividió entre el número de semillas producidas (17,082.6) durante el intervalo de un año.

Cuadro 3. Cuadro de frecuencias de la población de *Theolocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* de 2015 a 2016. Aquí no se presenta la categoría de semillas. Los valores en negritas muestran la permanencia (P) y los señalados en cursiva muestran el número de muertos en la clase, *M*. Las categorías son Plántulas (PI, 0.2-1 cm), Juveniles (J, 1.1-5.9 cm), Adultos 1 (A1, 6-10.4 cm), Adultos 2 (A2, 10.5-15 cm) y Adultos 3 (A3, >15 cm). n_i = número total de individuos en cada categoría. n_t y n_{t+1} = número de individuos en cada categoría de tamaño en el tiempo t y $t+1$, respectivamente.

		Categoría (n_t)				
		PI	J	A1	A2	A3
Categoría (n_{t+1})	PI	17	0	0	0	0
	J	13	100	11	2	1
	A1	1	15	177	29	4
	A2	0	1	43	132	29
	A3	0	0	5	25	34
	<i>M</i>	12	21	8	0	0
n_i		43	137	244	188	68

Cuadro 4. Matriz de transiciones **A**, estructura estable de tamaños (**w**) expresada como proporción de individuos de la población y valor reproductivo (**v**) (semillas) de *Theolocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* de 2015 a 2016. q = tasa de mortalidad en cada categoría de tamaño, es decir, la proporción de individuos que murieron de t a $t+1$. n_i = número total de individuos en cada categoría de tamaño. Las celdas que se muestran vacías tuvieron valores de cero. Se resaltan en negritas los valores más altos. Las categorías son Plántulas (PI, 0.2-1 cm), Juveniles (J, 1.1-5.9 cm), Adultos 1 (A1, 6-10.4 cm), Adultos 2 (A2, 10.5-15 cm) y Adultos 3 (A3, >15 cm). n_t y n_{t+1} = número de individuos en cada categoría de tamaño en el tiempo t y $t+1$, respectivamente.

		Categoría (n_t)						w	v
		S	PI	J	A1	A2	A3		
Categoría (n_{t+1})	S	0.65			17.749	46.072	60.150	0.987	1
	PI	0.0007	0.395					0.001	487.754
	J		0.302	0.730	0.045	0.011	0.015	0.002	822.992
	A1		0.023	0.109	0.725	0.154	0.059	0.004	1828.181
	A2			0.007	0.176	0.702	0.426	0.004	2197.259
	A3				0.020	0.133	0.500	0.001	2267.127
q			0.270	0.140	0.030	0	0		
n_i		17082.6	43	137	244	188	68		

A partir de esta matriz de transiciones se obtuvo una $\lambda = 0.993 \pm 0.026$. Es decir, que la población se encuentra estable con una leve tendencia al decrecimiento si tomamos en cuenta los intervalos de confianza (0.967-1.018). Se obtuvo la estructura estable de tamaños (**w**), en la cual el valor más alto fue en la categoría de semillas. Se encontraron diferencias significativas entre la estructura poblacional observada y la estructura estable calculada ($\chi^2 = 14.37$, $g.l=4$, $p= <0.01$). El valor reproductivo (**v**) aumentó al aumentar la categoría de tamaño, es decir, a mayor tamaño, mayor fue la contribución reproductiva de la categoría. (Cuadro 4).

El análisis de sensibilidad mostró que el valor más alto que se obtuvo fue la transición de semillas a plántulas, seguido del crecimiento y permanencia de adultos A2 y A1 (Cuadro 5). En el análisis de elasticidad los valores más altos correspondieron a la permanencia de los adultos en las categorías A1, A2 y A3 (Cuadro 6), la categoría A2 fue la que realizó una mayor contribución a λ , seguida de la categoría de A1 (Fig. 9). En cuanto a los procesos demográficos, este modelo indicó que la permanencia (P) fue el proceso demográfico al que λ resultó ser más sensible, seguido del crecimiento y una frecuencia importante de achicamiento o retrogresión en la población (Fig. 10A). Las elasticidades en el gráfico ternario de elasticidad ubican a la población hacia el eje de permanencia, lo que indica que la permanencia es el proceso que contribuye en mayor proporción a λ con el 0.80 de elasticidad total. (Fig. 10B).

Cuadro 5. Matriz de sensibilidades para *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii*. Se resaltan en negritas los valores más altos obtenidos en el análisis. Se presentan sólo los valores correspondientes a entradas positivas en la matriz A. Las entradas que se muestran como 0.000 tuvieron valores positivos, pero menores de 0.001. Las categorías son Plántulas (PI, 0.2-1 cm), Juveniles (J, 1.1-5.9 cm), Adultos 1 (A1, 6-10.4 cm), Adultos 2 (A2, 10.5-15 cm) y Adultos 3 (A3, >15 cm). n_t y n_{t+1} = número de individuos en cada categoría de tamaño en el tiempo t y $t+1$, respectivamente.

Categoría (n_{t+1})	Categoría (n_t)					
	S	PI	J	A1	A2	A3
S	0.044			0.000	0.000	0.000
PI	21.501	0.025				
J		0.043	0.081	0.137	0.155	0.047
A1		0.095	0.181	0.304	0.344	0.106
A2			0.218	0.366	0.414	0.127
A3				0.377	0.427	0.131

Cuadro 6. Matriz de elasticidad para *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii*. Se resaltan en negritas los valores más altos obtenidos en el análisis. Las categorías son Plántulas (Pl, 0.2-1 cm), Juveniles (J, 1.1-5.9 cm), Adultos 1 (A1, 6-10.4 cm), Adultos 2 (A2, 10.5-15 cm) y Adultos 3 (A3, >15 cm). n_t y n_{t+1} = número de individuos en cada categoría de tamaño en el tiempo t y $t+1$, respectivamente.

		Categoría (n_t)					
		S	Pl	J	A1	A2	A3
Categoría (n_{t+1})	S	0.029			0.003	0.009	0.003
	Pl	0.015	0.010				
	J		0.013	0.060	0.006	0.002	0.001
	A1		0.002	0.020	0.222	0.053	0.006
	A2			0.002	0.065	0.293	0.055
	A3				0.008	0.057	0.066

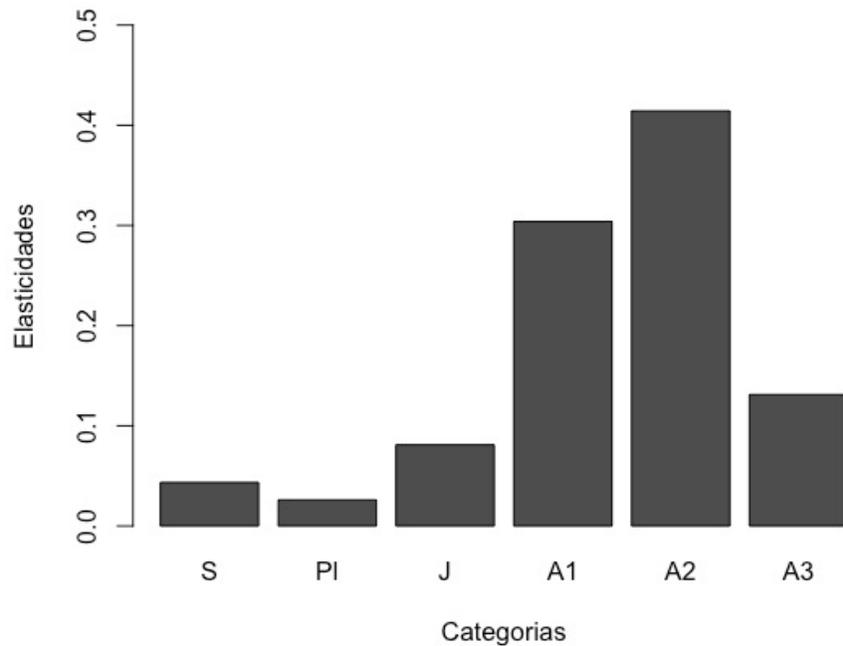
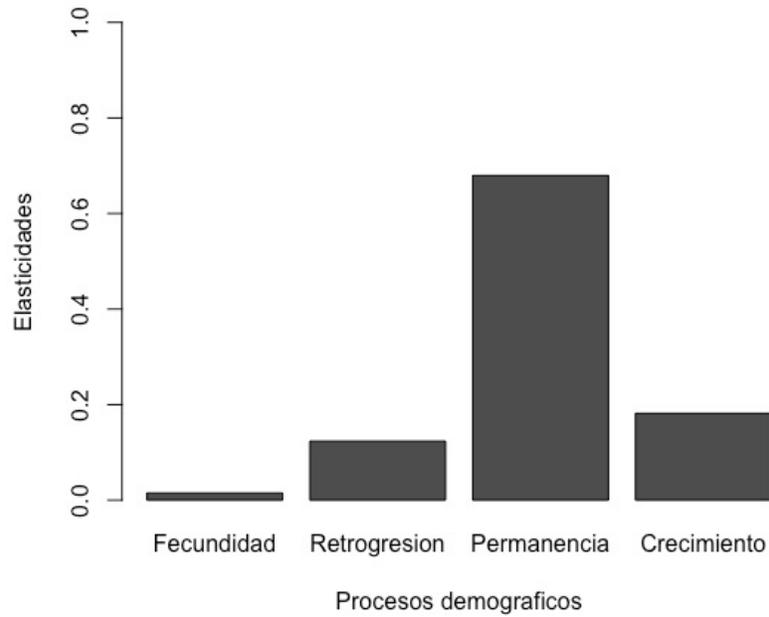


Figura 9. Valores de elasticidad por categoría de tamaño en el periodo 2015-2016: Semillas (S), Plántulas (Pl, 0.2-1 cm), Juveniles (J, 1.1-5.9 cm), Adultos 1 (A1, 6-10.4 cm), Adultos 2 (A2, 10.5-15 cm) y Adultos 3 (A3, >15 cm) en la población de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* ($\lambda= 0.993\pm 0.026$), en Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro.

A)



B)

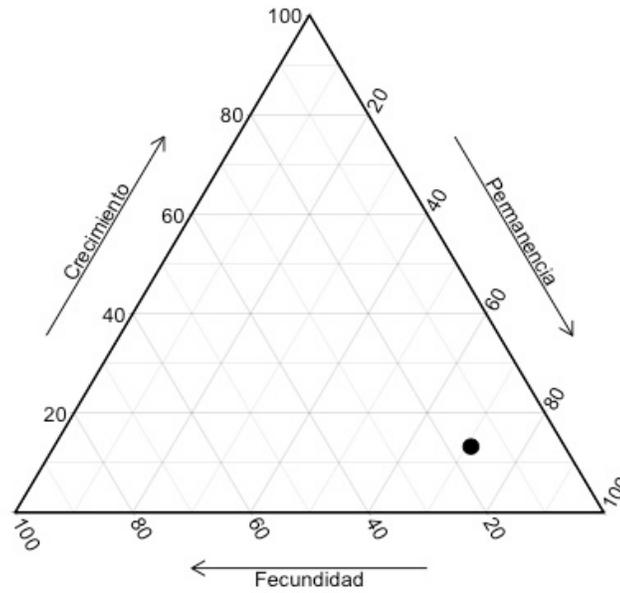


Figura 10. Valores de elasticidad en el periodo 2015-2016 en la población de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* ($\lambda= 0.993 \pm 0.026$), en Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro. A) Por proceso demográfico (Fecundidad, retrogresión, permanencia y crecimiento) y B) Muestra los valores de elasticidad en porcentaje en el triángulo demográfico: Fecundidad, la retrogresión+permanencia como Permanencia, y Crecimiento (Silvertown *et al.* 1993b).

Las simulaciones numéricas realizadas mostraron patrones diferentes en la relación de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y el valor de la tasa vital (Fig. 11). Las modificaciones en el valor de la celda correspondiente a la permanencia en el banco de semillas (a_{11}) tuvieron un efecto de cambio de un 2% a la alta, es decir, la tasa de crecimiento poblacional varió de 0.98 a 1.02 (Fig. 11). Además, si observamos en la Figura 11 el valor del banco de semillas al año de ser liberadas las semillas del fruto (BA, $a_{11} = 0.38$), valor que se obtuvo a partir del experimento de germinación en laboratorio, observamos que se obtiene una tasa de crecimiento que indica decrecimiento poblacional ($\lambda = 0.985 \pm 0.02$). Cabe notar que la tasa de crecimiento se acerca más a 1 cuando se toma en cuenta el valor del banco de semillas inicial, es decir, al momento de ser liberadas las semillas (BI, $a_{11} = 0.65$), valor también obtenido en el experimento de germinación en laboratorio.

Al aumentar la probabilidad de reclutamiento (transición de semilla a plántula), el valor de λ aumenta de manera importante. Si se aumenta el valor en un 50%, λ alcanza un valor de 1.6 (Fig. 11). Al realizar las simulaciones en el crecimiento de adultos 2 (A2) la tasa de crecimiento poblacional varió de 0.95 a 1.28 y en la simulación de permanencia de adultos 3 (A3) la tasa de crecimiento poblacional varió de 0.96 a 1.10, lo que indica que estas etapas también contribuyen al mantenimiento de la población, aunque en menor medida que el reclutamiento.

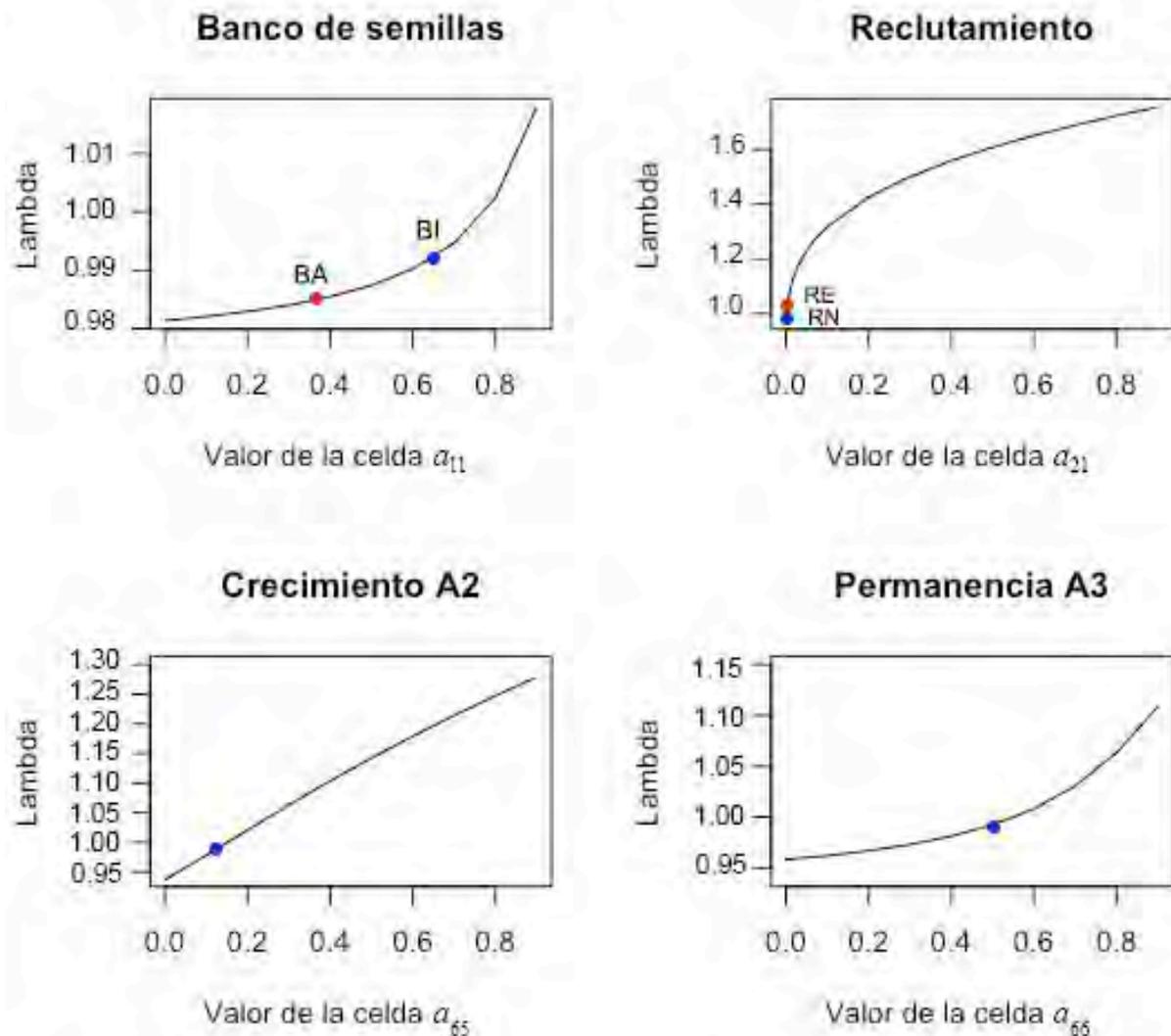


Figura 11. Tasa finita de crecimiento poblacional de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* en escenarios estimados mediante simulaciones numéricas. Las entradas de la matriz **A** que se modificaron fueron el banco de semillas (figura superior izquierda, celda a_{11} en la matriz **A**), reclutamiento (figura superior derecha, celda a_{21}), crecimiento de adultos A2 a A3 (figura inferior izquierda, celda a_{65}) y permanencia de adultos A3 (figura inferior derecha, celda a_{66}). Se muestran con puntos rojos los valores de λ obtenidos con datos de los experimentos realizados (BI = banco de semillas inicial y BA = banco de semillas después de un año, valores obtenidos a partir del experimento de germinación en laboratorio; RE = reclutamiento experimental, valor obtenido del experimento de germinación en campo y RN = reclutamiento natural, valor obtenido del número de plántulas encontradas en el segundo muestreo) y con puntos azules el valor original de λ en la matriz de transiciones **A** en la población de la localidad Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro.

IV. DISCUSIÓN

4.1 Densidad poblacional y patrón de distribución espacial

La densidad poblacional obtenida para *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* (0.60 ind/m² o 1 individuo en 1.7 m²) es alta en comparación con la de *Mammillaria parkinsonii*, especie globosa que también se encuentra en el sitio de estudio (0.012 ind/m², Jiménez-Guzmán, 2016). La mayoría de las especies de cactáceas globosas presentan una densidad baja, son pocas las especies cuya densidad sea alta (i.e., que sea posible encontrar más de un individuo por m²). Estas densidades relativamente más altas las encontramos, por ejemplo, en *Ariocarpus fissuratus*, *Ariocarpus kotschoubeyanus*, *Mammillaria crucigera*, *M. dixanthocentron*, *M. eriacantha*, *Stenocactus anfractuosus* y *Turbiniacarpus pseudomacrochele* (Contreras & Valverde, 2002; Ramos, 2007; Jiménez-Sierra *et al.* 2008; Fuentes, 2012; Mancilla, 2012; Valencia-Díaz *et al.* 2012; Arroyo, 2014; Cuadro 7). La densidad relativamente alta de la especie de estudio puede deberse a que el sitio está alejado de poblados y de la carretera, por lo tanto, no es tan fácil el acceso, por lo que el sitio se encuentra bien conservado. Cabe mencionar que la variación entre el número de individuos que había en cada parcela fue considerable (62.3 ± 52.4 d.e.). Durante el estudio se observó que las parcelas con menor número de individuos se encontraban en la parte alta de un cerro, donde había menos vegetación y por lo tanto, menos plantas arbustivas que podrían fungir como nodrizas, mientras la otra mitad de las parcelas se encontraban en la parte de la bajada inferior en donde había mucho mayor vegetación. Jiménez-Guzmán (2016) en un estudio en Agua del Ángel reporta que los sitios clasificados como abiertos ocupan un área en el sitio de estudio de 18.55%, seguido de los ocupados por *Fouquieria splendens* (16.32%), *Larrea tridentata* (15.55%), *Acacia farnesiana* (13.53%), *Mimosa* sp. (12.38%), mientras que *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* ocupa el 1%.

Por otra parte, *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* mostró un patrón de distribución agregado y como se observó desde el primer muestreo, su establecimiento se da preferentemente bajo el dosel de plantas que probablemente fungen como nodrizas, lo cual concuerda con el tipo de distribución de otras especies de cactáceas cuyo establecimiento y crecimiento se ve facilitado por plantas nodriza (Martínez-Ávalos *et al.* 1993; Valverde *et al.* 1999; Martínez *et al.* 2001; Hernández-Oria *et al.* 2003; García, 2004; Hernández-Oria *et al.* 2006; Jiménez-Sierra, *et al.*

2007; Mandujano *et al.* 2007; Matías, 2007; Zepeda-Martínez, 2010; López-Flores, 2012; Arroyo, 2014; Cuadro 7), las cuales brindan las condiciones ambientales idóneas para que las cactáceas se establezcan, incluyendo la protección contra depredadores (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Martínez *et al.* 2001). En muy pocas especies de cactus globosos se ha observado un patrón de distribución espacial distinto a la agregación, la excepción son *Echinomastus unguispinus* con patrón aleatorio, y *Mammillaria eriacantha* y *Echinocereus schmollii* con patrón uniforme (Hernández-Oria *et al.* 2006; Ruiz, 2011; Valencia-Díaz *et al.* 2012; Cuadro 7). En este estudio, el 85.4% de los individuos de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* se encontraban debajo de la sombra de especies arbustivas que en estudios anteriores han sido confirmadas como nodrizas de otras cactáceas (Martínez *et al.* 2001; Hernández-Oria *et al.* 2003; López-Flores, 2012; Jiménez-Guzmán, 2016).

Al igual que muchas especies de cactáceas, la distribución geográfica real de esta especie es desconocida (Carrillo-Ángeles *et al.* 2005). Hernández y Gómez-Hinostrosa (2011) señalan que *Thelocactus leucacanthus* es endémica a la región meridional del desierto Chihuahuense, de la parte más sureña de la Sierra Gorda, en el centro y norte de Querétaro, este de Hidalgo y una pequeña porción de Guanajuato. Para la subespecie *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* los pocos registros indican que su distribución se limita al estado de Querétaro, sin embargo se desconoce el número de poblaciones existentes. Existen pocos estudios que hayan llevado a cabo una exploración exhaustiva de las poblaciones existentes de alguna especie de cactácea, por lo que es necesario llevar a cabo un estudio detallado con el objeto de localizar poblaciones de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* en zonas similares, al igual que realizar un mapa de distribución potencial y así tener una zona de exploración delimitada (pero ver Aguilar-Morales *et al.* 2011 para *Ariocarpus*). Conocer la distribución geográfica precisa y el número de poblaciones existentes nos daría indicios del estado de conservación del taxón.

La distribución tan limitada de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* sugiere una alta especificidad de hábitat, lo cual se considera como uno de los criterios de rareza de las especies vegetales (Rabinowitz, 1981). Gaston (1994) define a la rareza en términos de la baja abundancia y/o lo limitado del área de distribución, esta última característica ligada al de endemismo. Sin embargo, afirma que no deben confundirse, pues una especie puede ser endémica de un área

particular y aún así tener una abundancia mayor que la de otras especies que se encuentren ahí; por eso se debe poner atención a la escala y al método con el que se midan estas características. Algunas causas que se asocian a la rareza son el tener una capacidad limitada de colonización (dispersión y establecimiento), el tamaño del individuo (que se relaciona con la presencia o ausencia de ciertas estructuras), eventos históricos (como especiación o catástrofes) y los factores ambientales (Gaston, 1994). Por su parte, Rabinowitz (1981) propone que la rareza tiene también un componente de especificidad del hábitat, adicional a los factores de abundancia y distribución geográfica. En el caso de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*, esta especificidad hábitat puede deberse al tipo de suelo, aunque también la distribución limitada puede deberse a que, al no tener frutos carnosos, las semillas no pueden ser dispersadas a grandes distancias por animales que coman sus frutos. Durante el trabajo en campo se observó que los animales que transportan y consumen las semillas de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* son hormigas. Harper (1977) afirma que las características de la dispersión de semillas que presenta una especie contribuyen a determinar su área de distribución y su tamaño poblacional, el cual se ve afectado por el hecho de que las semillas pudieran llegar a áreas no adecuadas para su germinación o que las áreas adecuadas pudieran estar separadas por distancias muy grandes a las que les es imposible llegar. Un ejemplo de esto es el género *Ariocarpus*, el cual presenta una distribución muy restringida y aunque algunas de sus especies tienen frutos carnosos, la mayoría de las veces son serótinos y se quedan atrapados en el cuerpo de la madre, por lo que su dispersión probablemente sea por hormigas o por agua cuando hay lluvias (Aguilar-Morales *et al.* 2011); las especies de *Ariocarpus* tienen alta densidad poblacional (Cuadro 7) y distribución geográfica restringida, características compartidas con *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*.

4.2 Fenología reproductiva

El periodo de floración de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* comprendió nueve meses (marzo-noviembre), con dos picos de floración (junio y agosto). Al igual que esta especie, existen otras cactáceas con periodos largos de floración y con más de un pico de floración, como *Ferocactus histrix*, *Mammillaria grahamii*, *M. curvispinus* y *Lophophora williamsii* (Del Castillo, 1994; Bowers, 2002; Nassar y Ramírez, 2004; Mandujano *et al.* 2010 y Briseño, 2016). Otro ejemplo muy interesante es *Astrophytum ornatum*, el cual produce botones durante todo el año pero

solamente hay producción de flores cuatro meses al año (i.e., hay cuatro picos de floración) (Matías-Palafox *et al.* 2017).

Los eventos fenológicos suelen estar relacionados con la temperatura y los periodos de lluvias (Loomis y Connor, 1992). Los registros de mayor temperatura mensual de la estación meteorológica de Peñamiller coinciden con los meses en donde se presentan los picos de floración de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*, como es el caso de varias especies de cactáceas en las que los picos de floración ocurren en la época de secas y altas temperaturas, como *Astrophytum ornatum*, *Lophophora diffusa* y *Mamillaria pectinifera* (Díaz, 2013; Valverde *et al.* 2015; Matías-Palafox *et al.* 2017; Briseño, 2016).

El índice de Marquis (1988) indicó que *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* no presenta sincronía floral, lo que es consistente con el hecho de que presenta dos picos de floración. Así, las estructuras reproductivas no se generan en un solo periodo de tiempo ni con la misma intensidad. Este patrón fenológico asincrónico se observa en especies con periodos de floración prolongados. Gentry (1974) definió a este tipo de fenología como “cornucopia”, que se caracteriza por que la producción de flores ocurre a lo largo de varias semanas o meses, lo cual atrae diversas especies de polinizadores. El tener un periodo de floración largo puede tener varias ventajas: reparte en el tiempo el riesgo de herbivoría de estructuras reproductivas aumentando la probabilidad de éxito de las flores, incrementa la probabilidad de entrecruza en la población al promover el movimiento de polinizadores entre flores y disminuye la competencia por polinizadores con otras especies (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995; Ollerton y Lack, 1998). En un estudio anterior se registró que *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* comparte al menos cuatro especies de polinizadores con *Lophophora diffusa* y seis especies con *Coryphanta radians*. Ambas especies coexisten con *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* y también presentan un periodo de floración largo y durante el mismo periodo (Briseño, 2016), lo que sugiere que la competencia por polinizadores podría ser una presión selectiva importante en el patrón fenológico que presentan estas especies.

En cuanto a la fecundidad de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*, se obtuvo un número promedio de semillas por fruto de 80.2 ± 29.6 (d.e.), el cual es un valor relativamente alto. Según Godínez-Álvarez *et al.* (2003), los frutos de cactus globosos generalmente producen menos de

100 semillas, aunque existen otros cactus globosos o subglobosos como *Ariocarpus retusus* y *A. trigonus* cuyos frutos producen hasta 130 semillas (Martínez-Peralta *et al.* 2014).

4.3 Germinación y banco de semillas

Las semillas de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* son fotoblásticas positivas ya que ninguna germinó en condiciones de obscuridad, lo que se ha visto que ocurre con las semillas de la tribu Cacteeae (Rojas-Aréchiga *et al.* 2012). Además, la germinación aumentó al aumentar la edad de las semillas, lo que indica que éstas presentan un cierto grado de latencia cuando son jóvenes o necesitan cierto grado de maduración para poder germinar. Estas dos características, fotoblastismo y latencia innata (dormancia, Bewley y Black, 1985) sugerirían que las semillas de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* tienen la posibilidad de formar un banco de semillas persistente en el suelo, al menos durante un año (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001). Thompson (1993) afirma que en ambientes impredecibles, como lo son los desiertos, se espera que exista un banco de semillas al haber periodos desfavorables para el establecimiento de las plántulas. Otras especies donde se ha registrado un aumento en la germinación conforme aumenta la edad de la semilla son en *Ferocactus wislizenii* (Bowers, 2000), *Stenocereus stellatus* (Rojas-Aréchiga *et al.* 2001), *S. queretaroensis* (De la Barrera y Nobel, 2003), *Turbincarpus lophophoroides* y *T. pseudopectinatus* (Flores *et al.* 2005).

En el experimento de germinación en campo se registró una germinación de 1% después de un año, lo que contribuye a la baja capacidad de reclutamiento que presenta esta especie. El que las semillas germinaran después de un año de ser liberadas del fruto, nos indica que las semillas, en principio, podrían mantenerse viables al menos por un año, como *Mammillaria magnimamma*, *M. huitzilopochtli* y *Neobuxbaumia polylopha* cuyas semillas presentan longevidad ecológica por más de un año (Ruedas *et al.* 2000; Flores-Martínez *et al.* 2010; Arroyo-Cosultchi, 2016). También en varias especies de *Opuntia* se ha registrado que las semillas presentan inmadurez y latencia fisiológica al dispersarse (*Opuntia rastrera*, *Opuntia microdasys* y *Opuntia macrocentra*) (Mandujano *et al.* 2007a; Rojas-Aréchiga, 2011). Es probable que las semillas de estas especies necesiten de un periodo de postmaduración para poder germinar, o bien, que no se presentaron las condiciones necesarias para la germinación.

Las únicas semillas que germinaron en el campo fueron las del tratamiento de exclusión de herbívoros e hidropriming, lo que indica que hay una alta depredación de semillas que se lleva a cabo principalmente por hormigas, según nuestras observaciones. En un estudio en el Desierto Sonorense con plantas anuales se encontró que la especie de hormiga *Veromessor pergandei* recolecta el 8% del total de las semillas existentes al año (Tevis, 1958). Por otro lado, nuestro experimento en el campo sugiere que un tratamiento previo de hidropriming en las semillas puede ser efectivo para aumentar las probabilidades de germinación. A pesar de que en este caso obtuvimos un porcentaje bajo de germinación, existen varios reportes de que los ciclos de HD-DH proporcionan ventajas en la germinación de algunas especies de cactáceas (Dubrosky, 1996, 1998; Bardo *et al.* 2005, Bautista, 2007).

Cabe mencionar que durante el experimento de germinación en campo se perdieron varias unidades experimentales (38%) debido a factores ambientales (viento, lluvia) y a la herbivoría, por lo que resulta difícil concluir con respecto a la efectividad de los diferentes tratamientos para favorecer la germinación. Por lo tanto, sería recomendable realizar un experimento donde se asegure el mantenimiento de las unidades experimentales durante todo el periodo experimental, así como un mayor tamaño de muestra para poder obtener conclusiones.

4.4 Análisis demográfico

4.4.1 Estructura poblacional

Los resultados obtenidos demuestran que la población estudiada de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* está compuesta principalmente por adultos (74%), en un menor porcentaje por juveniles (21%) y en un 5% por plántulas. Esto es similar a lo que reportaron Briseño (2016) y Jiménez-Guzmán (2016) para *Mammillaria parkinsonii* y *Lophophora williamsi* en ese mismo sitio; en particular, esas poblaciones también tuvieron una mayor proporción de adultos, principalmente en la categoría de Adultos 1. Este tipo de estructura poblacional en forma de joroba, en las que hay una mayor proporción de individuos en las categorías intermedias (i.e., las de adultos pequeños) se parece a la de otras cactáceas globosas, como *Ariocarpus kotschoubeyanus*, *A. trigonus*, *Astrophytum capricorne*, *Strombocactus disciformis* (Martínez-Ávalos *et al.* 1993; Álvarez, 2003; Arroyo-Pérez, 2014; Mandujano *et al.* 2015; Olmos, 2016) y a la de casi todos los demás cactus (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Son pocas las especies de

cactáceas globosas cuyas poblaciones presentan estructuras dominadas por individuos jóvenes (Cuadro 7).

Una estructura poblacional con un alto porcentaje de individuos adultos y un bajo porcentaje de individuos en las primeras categorías, sugiere que hubo eventos de reclutamiento en el pasado y que en la actualidad existe poco reclutamiento o éste ocurre por pulsos, lo que actualmente puede estar limitando la abundancia de *T.leucacanthus* ssp. *schmollii* (Steenbergh y Lowe, 1969; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Esto evidencia que la fase más crítica en el ciclo de vida de las cactáceas es el reclutamiento, que incluye la germinación de las semillas y su posterior incorporación como individuos juveniles a la población (Rosas-Barrera y Mandujano, 2001; Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

El 33.7% de los individuos de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* se observaron como tallos solitarios y el 66.3% fueron coloniales, lo que sugiere que, aunque haya un bajo reclutamiento, la propagación clonal podría asegurar la permanencia de la población. En otras cactáceas, particularmente del género *Mammillaria*, se ha reportado que la supervivencia de ramets es mayor que la de plántulas provenientes de semilla (Peters y Martorell, 2001).

En el tiempo $t+1$ (2016) se registraron 41 individuos muertos (5.9%), con un mayor número de muertes en la categoría de juveniles, seguida de la de plántulas, y se presentó reclutamiento de 12 plántulas (1.7% con respecto al total de individuos) que entraron a la primera categoría de tamaño. La baja mortalidad (comparada con la de otras especies de cactáceas) y el reclutamiento de nuevas plántulas, así como la presencia de individuos en todas las categorías indican que la población se encuentra “en buen estado”. En la mayoría de las especies de cactáceas se ha registrado una alta mortalidad en los primeros estadios del ciclo de vida (Jordan y Nobel, 1981; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Algunas causas de muerte en los primeros estadios son las condiciones estresantes del ambiente abiótico, como la alta radiación solar y la baja disponibilidad de agua y nutrientes (Steenbergh y Lowe, 1969; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Asimismo, la alta depredación debida al alto contenido de agua en sus tejidos es otra fuente de mortalidad en estas plantas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.* 1996). Al igual que en otros estudios, la probabilidad de mortalidad reportada fue disminuyendo

conforme aumentaba la categoría de tamaño (0.270, 0.140 y 0.030 en plántulas, juveniles y A1, respectivamente)(Mandujano *et al.* 2007). Sin embargo, es importante resaltar que en la población en estudio no se observó mortalidad natural en las últimas dos categorías de tamaño durante el periodo de estudio debido a que un año fue un periodo muy corto para poder registrar mortalidad en especies de vida larga (Mandujano *et al.* 2001; Esparza-Olguín *et al.* 2002). En varios trabajos esta mortalidad no observada ha sido estimada en la matriz de proyección poblacional para simular una proporción de mortalidad en las diferentes categorías pues de otra manera implicaría que los individuos son inmortales (Mandujano *et al.* 2001, 2007; Contreras y Valverde, 2002; Valverde *et al.* 2004; Clark-Tapia *et al.* 2005; Valverde y Zavala, 2006; Jimenez-Sierra *et al.* 2007). En este estudio se evaluó el efecto de la mortalidad de las categorías en las cuales no se observó (A2 y A3) en las simulaciones de permanencia y crecimiento de éstos, las cuales nos indican el efecto que tendría una alta mortalidad o el saqueo de dichos individuos. El resultado de esta simulación indicó que la mortalidad o saqueo si tiene un efecto importante en la tasa de crecimiento poblacional (se discute más adelante).

4.4.2 Tasa de crecimiento poblacional

La tasa de crecimiento poblacional indica que la población se encuentra en equilibrio demográfico, con una ligera tendencia al decrecimiento. El valor absoluto de λ indica que la población decrece a una tasa del 1% anual, y el intervalo apunta a una población al equilibrio ($\lambda = 0.9926 \pm 0.026$). Este resultado concuerda con cactáceas globosas como *Coryphanta wendermanii*, *Echinocereus enneacanthus*, *Mammillaria crucígera* y *M. gaumeri* (Contreras y Valverde 2002; Ferrer *et al.* 2011; Portilla-Alonso & Martorell, 2011; Aranda, 2015; Cuadro 7). Es común que las cactáceas tiendan a presentar tasas de crecimiento estables o cercanas a la unidad (Silvertown *et al.* 1993; Godínez-Álvarez *et al.* 2003), sin embargo, algunas cactáceas globosas superan la unidad y otras presentan tasas de crecimiento muy por debajo de la unidad (Cuadro 7). Las cactáceas que presentan una tasa de crecimiento menor que la unidad, generalmente tienen bajas densidades poblacionales, bajo reclutamiento, son endémicas de regiones geográficas restringidas y por lo tanto, algunas son consideradas como raras. Esparza Olguin *et al.* (2005) reportan que de tres especies de *Neobuxbaumia*, la más común (*Neobuxbaumia mezcalaensis*), que presenta una distribución geográfica más amplia y altas densidades poblacionales, tuvo un valor de tasa de crecimiento poblacional significativamente

mayor a la unidad, mientras que *Neoubuxbaumia macrocephala*, considerada como rara al tener una distribución geográfica restringida, bajas densidades y alta especificidad de hábitat, tuvo una tasa de crecimiento poblacional cercana a la unidad pero menor a esta.

Resulta importante recalcar que Lambda es un parámetro que tiene variación, por lo tanto, considerar un intervalo de confianza para lambda indica si la tendencia de la población es hacia el equilibrio, a crecer o a decrecer (Caswell, 2001). En el caso de *T.leucacanthus ssp. schmollii* cuya población se observó que ha decrecido (la mortalidad supera a la natalidad), además de presentar una distribución geográfica restringida y tener bajo reclutamiento, es de suma importancia considerar estas tendencias.

La dinámica demográfica de una población puede ser una herramienta para explicar la rareza de las especies, pues se estudian características que tienen relación con su abundancia y distribución, información que, a su vez, puede integrarse posteriormente a planes de manejo y conservación. En una revisión sobre rareza en especies vegetales, Esparza-Olguin (2004) afirma que una baja diversidad genética, limitaciones para la reproducción sexual, así como bajas tasas de reclutamiento, asociadas con condiciones ambientales estresantes, son características que tienen en común las especies raras. Sin embargo, estas especies presentan valores de λ cercanos a la unidad, aunque llama la atención la facilidad con la que este valor decrece en simulaciones realizadas. *T. leucacanthus ssp. schmollii* cumple con algunas de estas características: rareza biogeográfica, distribución restringida, valor de la tasa de crecimiento cercano a la unidad y bajas tasas de reclutamiento. Sin embargo, es necesario realizar más estudios demográficos y genéticos para considerar estas características como un patrón general en el comportamiento de las especies raras (Esparza-Olguin, 2004).

El valor reproductivo específico por categoría (v) aumentó conforme aumentó la categoría de tamaño, lo que significa que a mayor tamaño, la contribución reproductiva de la categoría también será mayor. Esta tendencia a aumentar el valor reproductivo conforme aumenta la categoría de tamaño ocurre en muchas especies de cactáceas (Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Avendaño, 2007; Mandujano, 2007; Zepeda, 2010; Mancilla, 2012; Jimenez-Guzmán, 2016; Cuadro 1). Sin embargo, en otras especies como *Strombocactus*

disciformis el valor reproductivo disminuye en las últimas clases; o en *Mammillaria magnimamma*, en la que el valor reproductivo se mantiene similar en las categorías de mayor tamaño (Valverde *et al.* 2004; Olmos, 2016). La disminución en el valor reproductivo sugiere cierta selección en contra de los estadios de adultos, o envejecimiento, y puede estar limitada por limitaciones de tamaño o peso en ciertos ambientes, como en la cactácea rupícola *Mammillaria huitzilopochtli* (Flores-Martínez *et al.* 2010).

4.4.3 Análisis de sensibilidad y elasticidad

El análisis de sensibilidad indicó que la transición de semillas a plántulas (reclutamiento) es la etapa que está sujeta a una mayor presión de la selección natural. Esta etapa está vinculada a la dependencia de condiciones particulares (como la presencia de nodrizas) para que se dé el establecimiento y crecimiento de las plántulas. Por lo tanto, se ha documentado como la transición más vulnerable en las plantas en general (Mandujano *et al.* 1997) y en esta etapa es donde deben enfocarse los esfuerzos de conservación. En algunas cactáceas globosas como *Ariocarpus fissuratus*, *Echinocereus enneacanthus*, *Echinomastus unguispinus* y *Mammillaria parkinsonii*, que se encuentran en peligro de extinción, el reclutamiento es la etapa más vulnerable según los análisis de sensibilidad (Ruíz, 2011; Mancilla, 2012; Aranda, 2015; Jiménez-Guzmán, 2016; Cuadro 7).

En el análisis de elasticidad de la población estudiada se encontró que la permanencia de los adultos fue el proceso demográfico al que λ resultó ser más sensible (68%), seguido del crecimiento (18%). En cuanto a las categorías, la A2 es la que tuvo una mayor contribución a λ , seguida de la A1, tendencia similar en algunas cactáceas y que indica la importancia de la permanencia de las categorías A2 y A1, pues son las primeras etapas reproductivas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Mandujano *et al.* 2007; Jimenez-Guzmán, 2016). El que la permanencia sea el proceso al que λ es más sensible también concuerda con lo reportado por Rosas-Barrera y Mandujano (2002) y Godínez-Álvarez *et al.* (2003), quienes hacen una comparación entre la contribución relativa de los diferentes procesos demográficos (crecimiento, permanencia, supervivencia y fecundidad) según diferentes formas de vida en cactáceas y reportan que los cactus globosos se comportan como hierbas iteróparas, pues la permanencia es la que realiza una mayor contribución a λ (de 58 a 70%).

Las modificaciones correspondientes al valor en el banco de semillas de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* mostraron un efecto importante en la tasa de crecimiento poblacional. La tasa de crecimiento se acerca más al equilibrio cuando se toma en cuenta el valor obtenido en la germinación en laboratorio inicial (BI = 65%), el cual indica la probabilidad de supervivencia real de las semillas en el banco de semillas que la germinación obtenida al año. Arroyo-Cosultchi (2016) encontró que la incorporación de un banco de semillas semi-permanente en *Neobuxbaumia polylopha* a las matrices de transición contribuye a aumentar la tasa de crecimiento por arriba de la unidad; en otras especies de cactáceas donde se observa un aumento en la tasa de crecimiento poblacional al simular un aumento en el valor correspondiente al banco de semillas son en *Ariocarpus scaphirostris*, *Opuntia rastrera* y *Mammillaria parkinsonii* (Mandujano *et al.* 1996; Mandujano, 2007; Jiménez-Guzmán, 2016).

Al aumentar la probabilidad de reclutamiento (transición de semilla a plántula) en las simulaciones, el valor de λ aumentó de manera considerable, lo que indica que el establecimiento de plántulas es un proceso preponderante para la conservación de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* al tener una fuerte repercusión en el comportamiento de la población. La importancia del reclutamiento de nuevas plantas en la población se ha visto en muchas especies de cactáceas, en las que aumenta la tasa de crecimiento poblacional al simular aumentos en el reclutamiento, como en *Ariocarpus fissuratus*, *A. scaphirostris*, *Astrophytum capricorne*, *A. ornatum*, *A. myriostigma* y *Mammillaria pectinifera* (Mandujano *et al.* 2007; Zepeda-Martínez, 2010; Bravo, 2011; Peters, 2008 ; López, 2012; Mancilla, 2012).

Las modificaciones a la matriz **A** en las entradas correspondientes al crecimiento de individuos de las categorías de adultos A2 a la A3 y en la permanencia de los individuos de la categoría A3 (simulando mortalidad y saqueo), también tuvieron efectos importantes; al simular un aumento en los valores de estas celdas, aumentó el valor de la tasa de crecimiento poblacional de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*, aunque en menor medida que en las simulaciones de reclutamiento. En términos de manejo, esto implica que la depredación natural o antropogénica de los adultos, al igual que una alta mortalidad de éstos, tendría un efecto importante sobre λ , al ser éstas las categorías reproductivas y por lo tanto etapas clave para el mantenimiento de la población. La extracción-mortalidad de los individuos reproductivos llevaría, a largo plazo, a la

inminentemente extinción del taxón, al no existir producción de semillas ni reclutamiento. Por lo tanto, la protección de los adultos es fundamental para asegurar el mantenimiento de la población.

Aunque esta población mostró una alta densidad de individuos, lo que pareciera indicar que está en buenas condiciones demográficas, existen otras características de la población que indican que deberían tomarse precauciones para evitar la extinción de este taxón.. Estas características son: la tasa de crecimiento poblacional tendiente a decrecer, al igual que en varios cactus endémicos de México (como *Ariocarpus fissuratus*, *A. kotschoubeyanus*, *Astrophytum miriostigma*, *Echinocactus platyacanthus*, *Echinocereus enneacanthus*, *Echinomastus unguispinus*, *Lophophora diffusa*, *Mammillaria crucigera*, *M. magnimamma*, *M. pectinífera*, *Strombocactus disciformis*; Cuadro 7), tener una distribución geográfica muy restringida y tener una alta importancia ecológica al compartir polinizadores con otras especies de cactáceas y ser alimento para varios insectos.

Diversas organizaciones han propuesto criterios para clasificar a las especies dentro de categorías de riesgo, algunas de las cuales hacen uso de la tasa de crecimiento poblacional y de modelos matriciales de proyección poblacional. En la clasificación de la IUCN, un estatus de amenazado (En peligro crítico, en peligro o vulnerable) puede ser otorgado por diversas razones: una disminución de la población observada o proyectada, una distribución limitada, tamaño poblacional pequeño, o tener una alta probabilidad de extinción. Aunque la tasa de crecimiento poblacional es uno de los criterios para la evaluación del estado de las poblaciones, éstas también pueden ser clasificadas en alguna categoría de riesgo porque su hábitat está siendo destruido aún si sus tasas vitales implican una tasa de crecimiento positiva, pues la destrucción de hábitat y/o la fragmentación incrementan el riesgo de extinción por el efecto demográfico que tiene la transición de un hábitat idóneo a un hábitat destruido (Caswell, 2001).

De acuerdo con estos resultados, el plan de manejo de la especie deberá considerar lo siguiente: se recomienda la recolección de semillas y su reintroducción (con la debida protección para evitar depredación), o la reintroducción de plántulas como principal estrategia de conservación, ya que el reclutamiento es la etapa del ciclo de vida que tienen un mayor efecto en

el crecimiento poblacional. Godefroid *et al.* (2011) afirman que, en programas de reintroducción para conservación, existe un mayor porcentaje de supervivencia de plántulas que de semillas, sin embargo se propone también la reintroducción de semillas como una técnica complementaria para reducir los costos que implican los programas de conservación y/o manejo (Ceccon *et al.* 2015). Esta reintroducción de semillas y plántulas también debe ir seguida de la protección y aseguramiento de los individuos adultos en la población, al ser éstos los que contribuyen a la fecundidad vía sexual.

Además, estos resultados muestran la importancia de cuidar no solo a la especie focal sino también al sitio de estudio, ya que *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* depende de otras especies que fungen como plantas nodrizas y además, comparte polinizadores con otras especies de cactáceas que ahí habitan. En este sitio se encuentran al menos siete especies de plantas, entre árboles y arbustos, que actúan como plantas nodrizas (p. ej. *Fouquieria splendens*, *Larrea tridentata* y *Prosopis laevigata*) de al menos diez especies de cactáceas (p. ej. *Lophophora williamsi*, *Mammillaria parkinsonii*, *Mammillaria elongata*, *Strombocactus disciformis*, *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*, entre otras) por lo tanto, la extinción local de alguna de estas especies repercutiría directamente en las demás, así como en las especies animales (abejas, hormigas, aves, entre otros) que dependen de éstas para sobrevivir al alimentarse de sus frutos y/o semillas. Goettsch *et al.* (2015) reporta que la destrucción del hábitat y el saqueo de individuos son las principales amenazas a las que están sometidas las cactáceas, situación real pues existen varios casos documentados de saqueo a poblaciones de cactáceas, como el de una población de *Ariocarpus agavoides* donde se registró en el 2008 un saqueo del 46% de la población en dos meses, en *Ariocarpus kotschobeyanus* el saqueo fue del 11% de la población en un año y en el caso de *Ariocarpus retusus* se registró la desaparición de la población completa (aprox. 2,000 ind.) en Miquihuana, Tamps., debido a la construcción de una presa (Martínez-Peralta y Mandujano, 2009; Arroyo *et al.* 2013). Esto demuestra que eventos extrínsecos pueden poner a las especies a un paso de la extinción, sobre todo cuando éstas se encuentran restringidas a áreas muy específicas, por lo tanto, resulta importante tomar medidas precautorias para evitar que esto suceda.

Cuadro 7. Diferentes especies de cactáceas globosas con su valor de λ , densidad poblacional, patrón de distribución espacial, categoría más abundante, categorías con valor más alto en w, v, elasticidad y sensibilidad. – Información no registrada en el estudio. ($n= 48$ especies).

Especie	λ	Densidad (ind/m ²)	Patrón de distribución espacial	Valor mayor en w	Valor mayor en v	Elasticidad	Sensibilidad	Categoría más abundante	Referencia
<i>Ariocarpus fissuratus</i>	0.94	1.62	–	Semillas, C3	C4 y C5	S	S a C1	C3	Mancilla, 2012
	0.97	0.15	–	Semillas, C4	C4 y C6	S	S a C1	C4	Mancilla, 2012
<i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i>	0.91 y 0.92	3.39	Agregado	–	–	S	Juveniles	Adultos	Arroyo-Pérez, 2014
<i>Ariocarpus scaphirostris</i>	1.07	0.25	Agregado	Semillas, C1	C5	S	–	–	Mandujano, et al. 2007
<i>Ariocarpus trigonus</i>	–	0.75	Agregado	–	–	–	–	–	Martínez-Ávalos et al. 1993
<i>Astrophytum capricorne</i>	0.78 y 0.80	0.05	–	–	C4	S	–	C3	Mandujano, et al. 2015
	1.63 y 0.81	–	–	C1	C2 y C5	C y S	–	C3	Bravo, 2011
<i>Astrophytum myriostigma</i>	–	0.06	Agregado	–	–	–	–	C2	López-Flores, 2012
	0.99	0.01	Agregado	Semillas, C5	C4	S	–	C3	López-Flores, 2012
	0.89	0.004	Agregado	Semillas, C5	C5	S	–	C2	López-Flores, 2012
<i>Astrophytum ornatum</i>	1.56	0.22	Agregado	Semillas, C1	C7	C	–	C3	Zepeda-Martínez, 2010
<i>Coryphanta cornifera</i>	–	0.003 a 0.045	–	–	–	–	–	Adultos	Fuentes, 2012
<i>Coryphanta elephantidens</i>	–	0.02	Agregado	–	–	–	–	A3	Martínez, 2016
<i>Coryphanta robbinsorum</i>	1.01	–	–	–	–	S	Adulto	–	Schmaizel et al. 1995
	1.04	–	–	–	–	S	Adulto	–	Schmaizel et al. 1995
	1.93	–	–	–	–	S	Adulto	–	Schmaizel et al. 1995
<i>Coryphanta werdermannii</i>	0.99, 1.01, 1.01 y 1.01	0.01, 0.02 y 0.10	–	–	–	S	–	C6 y C3	Portilla-Alonso & Martorell, 2011
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	0.93-1.001	0.05, 0.03 y 0.10	Agregado	C6 y C7	C5, C6 y C7	S	Adultos	C7	Jiménez-Sierra et al. 2007
<i>Echinocereus enneacanthus</i>	0.98 y 0.97	0.012 a 0.013	–	C4	C6	S	S a C1	C2	Aranda, 2015

Cuadro 7. Continuación

Especie	λ	Densidad (ind/m ²)	Patrón de distribución espacial	Valor mayor en w	Valor mayor en v	Elasticidad	Sensibilidad	Categoría más abundante	Referencia
<i>Echinocereus schmollii</i>	–	0.017	Uniforme	–	–	–	–	C1	Hernández-Oria <i>et al.</i> 2006
	–	0.057	Agregado	–	–	–	–	C1	Hernández-Oria <i>et al.</i> 2006
<i>Echinomastus unguispinus</i>	0.74, 0.82 y 0.93	0.042	Aleatorio	Semillas, C4	C5	S	S a C1	C4	Ruiz, 2011
<i>Ferocactus haemathacanthus</i>	1.23 y 0.88	0.003 y 0.0004	–	Semillas y C1	C6	S	C1 a C2	C5	Vázquez-Quesada, 2013
<i>Lophophora diffussa</i>	0.79 y 0.98	0.03	Agregada	Semillas	C6	S	–	C4	Díaz, 2013
<i>Lophophora williamsii</i>	1.06	0.29	Agregada	C1	–	–	–	C2	García, 2004
	1.07	0.38	Agregada	C1	–	–	–	C2	García, 2004
	1.08	0.39	Agregada	C1	–	–	–	C2	García, 2004
<i>Mammillaria crinita</i>	–	0.016	Agregada	–	–	–	–	–	Larios-Ulloa <i>et al.</i> 2015
<i>Mammillaria crucigera</i>	0.98 y 0.90	1-5	–	Semillas, C7	C7	S	–	–	Contreras & Valverde, 2002
<i>Mammillaria dixanthocentron</i>	1.67	1.05	Agregada	C1 y C2	C5	C	C2 a C4	C2	Ramos, 2007
<i>Mammillaria eriacantha</i>	–	0.68±0.44	Uniforme	–	–	–	–	C2	Valencia-Díaz <i>et al.</i> 2012
<i>Mammillaria gaumeri</i>	1.004, 1.007 y 1.012	0.03 a 0.37	–	C1	C5 y C6	S	C5, C6 y C9	C5 y C6	Ferrer <i>et al.</i> 2011
	1.054, 0.848 y 1.015	–	–	C1	C5 y C7	S	C5, C6 y C9	C5 y C6	Ferrer <i>et al.</i> 2011
	1.228, 0.998 y 0.995	–	–	C1	C5 y C8	S	C5, C6 y C9	C5 y C6	Ferrer <i>et al.</i> 2011
	1.016, 1.006 y 0.927	–	–	C1	C5 y C9	S	C5, C6 y C9	C5 y C6	Ferrer <i>et al.</i> 2011
	1.263, 0.963 y 1.012	–	–	C1	C5 y C10	S	C5, C6 y C9	C5 y C6	Ferrer <i>et al.</i> 2011

Cuadro 7. Continuación.

Especie	λ	Densidad (ind/m ²)	Patrón de distribución espacial	Valor mayor en w	Valor mayor en v	Elasticidad	Sensibilidad	Categoría más abundante	Referencia
<i>Mammillaria gaumeri</i> (continuación)	0.985, 1.014 y 0.626	–	–	C1	C5 y C11	S	C5, C6 y C9	C5 y C6	Ferrer <i>et al.</i> 2011
	0.996, 0.999 y 1.003	–	–	C1	C5 y C12	S	C5, C6 y C9	C5 y C6	Ferrer <i>et al.</i> 2011
	0.988, 0.937 y 1.0313	–	–	C1	C5 y C12	S	C5, C6 y C9	C5 y C6	Ferrer <i>et al.</i> 2011
<i>Mammillaria hamata</i>	–	0.03	–	–	–	–	–	C2, C3, C4	Navarro <i>et al.</i> 2007
<i>Mammillaria huitzilopochtli</i>	0.66 0.87	0.24±0.2	–	–	–	S	–	C4	Flores-Martínez, <i>et al.</i> 2010
	0.74 a 0.88	0.24±0.2	–	–	–	S	–	C4	Flores-Martínez, <i>et al.</i> 2010
<i>Mammillaria humboldtii</i>	0.79	.09 y .39	–	–	A3	S y C	–	C5	Martínez-Ramos <i>et al.</i> 2016
<i>Mammillaria kraehenbuehlii</i>	–	–	Agregado y Aleatorio	–	–	–	–	–	Flores-Martínez <i>et al.</i> 2002
<i>Mammillaria magnimamma</i>	0.96 y 1.33	–	–	C1	C2,C7	S	–	–	Valverde <i>et al.</i> 2004
	0.97 y 0.95	–	–	C1	C3,C5	S	–	–	Valverde <i>et al.</i> 2004
<i>Mammillaria mathildae</i>	–	0.02	Agregado	–	–	–	–	–	Hernández-Oria <i>et al.</i> 2003
<i>Mammillaria mystax</i>	1.15	0.05	–	C2	C5	S	J1 a J2	C4	Saldívar-Sánchez y Navarro-Carbajal, 2012
<i>Mammillaria oteroi</i>	–	0.05	Agregado	–	–	–	–	–	Martínez <i>et al.</i> 2001
<i>Mammillaria parkinsonii</i>	1.09	0.01	Agregado	S	C7	S	S a C1 y Adultos	A1	Jiménez-Guzmán, 2016
<i>Mammillaria pectinifera</i>	0.93, 0.91 y 1.03	0.02 a 0.50	–	–	–	S	–	–	Peters, 2008
<i>Mammillaria polythele</i>	–	0.004	–	–	–	–	–	–	Larios-Ulloa <i>et al.</i> 2015
<i>Mammillaria supertexta</i>	1.09	0.64	Agregado	C3	C5	S	–	C3	Avendaño, 2007

Cuadro 7. Continuación

Especie	λ	Densidad (ind/m ²)	Patrón de distribución espacial	Valor mayor en w	Valor mayor en v	Elasticidad	Sensibilidad	Categoría más abundante	Referencia
<i>Mammillaria zephyranthoides</i>	1.3	–	–	–	–	–	–	C5 y C6	Navarro y Juárez, 2006
<i>Melocactus curvispinus</i>	–	0.04±0.03	–	–	–	–	–	–	Nassar <i>et al.</i> 2001
<i>Melocactus ernestii</i>	–	0.67	–	–	–	–	–	C1	Hughes <i>et al.</i> 2011
<i>Melocactus violaceus</i>	–	0.14	–	–	–	–	–	C2	Figueiredo, 2016
<i>Neolloydia pseudopectinata</i>	–	0.52	Agregado	–	–	–	–	–	Martínez-Ávalos <i>et al.</i> 1994
<i>Parodia maassii</i>	–	0.37	Agregado	–	–	–	–	C2	Zenteno-Ruíz <i>et al.</i> 2009
<i>Sclerocactus mesa-verdae</i>	1, 1.10, 1.05	0.02±0.01	–	–	–	–	–	Adultos	Coles <i>et al.</i> 2012
<i>Stenocactus anfractuosus</i>	–	0.01 a 0.92	–	–	–	–	–	–	Fuentes, 2012
<i>Stenocactus crispatus</i>	1.2	–	–	C2	C7	S	J2 a J3	–	López-Flores y Navarro-Carbajal, 2009
<i>Strombocactus disciformis</i>	–	23.03±14.6	Agregado	–	–	–	–	C2 y C3	Álvarez, 2003
	0.91	121±64	–	Semillas	C2	S	A3 y S a P	A1	Olmos, 2016
<i>Thelocactus leucacanthus</i> ssp. <i>schmollii</i>	0.99	0.60	Agregado	Semillas	C6	S	S a C1	A2	Fernández-Muñiz, 2017
<i>Turbincarpus horripilus</i>	1.23	0.71	Agregado	–	–	S	–	–	Matías, 2007
<i>Turbincarpus pseudomacrochele</i>	–	3.5±1.77	Agregado	–	–	–	–	C2	Álvarez, 2003
	–	1.6	Agregado	–	–	–	–	–	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> 2008
	–	5.3	Agregado	–	–	–	–	–	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> 2008
	–	2.7	Agregado	–	–	–	–	–	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> 2008
	–	0.46	Agregado	–	–	–	–	–	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> 2008

V. CONCLUSIONES

- ❖ La densidad poblacional de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* es alta en comparación con otra especies de cactáceas que habitan en ese mismo sitio de estudio, sin embargo, su distribución geográfica es muy restringida, lo que indica que tiene cierta especificidad de hábitat y un nivel de rareza que la hace vulnerable a eventos catastróficos.
- ❖ El periodo de floración de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* es largo, abarcando varios meses, con dos picos marcados en los que se presenta una alta densidad de flores. La floración es asincrónica de tipo cornucopia.
- ❖ La germinación de semillas en laboratorio aumentó con la edad de las semillas, lo que sugiere que estas semillas tienen la capacidad de formar un banco de semillas de tipo semipermanente.
- ❖ La población mostró una dominancia de individuos en la categoría de Adultos 1 y el reclutamiento natural fue bajo lo que sugiere que el reclutamiento se da por pulsos.
- ❖ *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* mostró una tasa de crecimiento poblacional (λ) cercana al equilibrio numérico, con una ligera tendencia al decrecimiento.
- ❖ El proceso demográfico al que λ fue más sensible fue la permanencia de los individuos en la misma categoría, seguido del crecimiento.
- ❖ Debido a que se obtuvo un incremento considerable en la tasa de crecimiento al simular la introducción de plántulas (reclutamiento), se propone la cosecha de semillas de la población y su posterior reintroducción como semillas y plántulas como la principal estrategia de conservación, así como la conservación del hábitat para asegurar el mantenimiento de la población.

VI. LITERATURA CITADA

- Aguilar-Morales, G., C. Martínez-Peralta, T.P. Feria-Arroyo, J. Golubov y M.C. Mandujano. 2011. Distribución geográfica del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **56**: 49-63.
- Álvarez-Espino, R.X. 2003. Aspectos demográficos de *Strombocactus disciformis* y *Turbinicarpus pseudomacrolele* (Cactaceae): una contribución al conocimiento de su estado actual de conservación. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Estado de México, México.
- Álvarez-Espino, R., H. Godínez-Alvarez y R.D. la Torre-Almaráz. 2014. Seed Banking in the columnar cactus *Stenocereus stellatus*: distribution, density and longevity of seeds. *Seed Science Research* **24**: 315-320.
- Anderson, E.F., S. Arias y N.P. Taylor, 1994. Threatened Cacti of Mexico. Kew, U.K: Royal Botanical Gardens.
- Anderson, E.F. 2001. The Cactus Family. Timber Press. Inc. Portland, Oregon. USA.
- Aranda-Pineda, J.A. 2015. Establecimiento de plántulas de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Arias, S. 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México. En: Gío-Argaez, R., López-Ochoterena, E. (Eds.). Diversidad Biológica en México, pp. 109-116. México: Sociedad Mexicana de Historia Natural.
- Arias, S., U. Guzmán, M.C. Mandujano, M. Soto y J. Golubov. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. I. Una comparación entre los listados NOM-059-ECOL-2001 (México, La Lista Roja (IUCN) y CITES. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **50**: 100-125.
- Arroyo-Cosultchi, G., D. Cárdenas-Ramos, M. Martínez-Ramos y S. Hernández-Avila. 2014. Desaparición de una población de *Ariocarpus retusus* Scheidw. Por la destrucción de su hábitat en Miquihuana. Tamaulipas, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **59**: 52-63
- Arroyo-Cosultchi, G. 2016. Las causas y efectos del reclutamiento en la dinámica de poblaciones de cactáceas columnares. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma Metropolitana, México D.F.

- Arroyo-Cosultchi, G., J. Golubov y M. C. Mandujano. 2016. Pulse seedling recruitment on the population dynamics of a columnar cactus: Effect of an extreme rainfall event. *Acta Oecologica* **71**: 52–60.
- Arroyo-Pérez, E. 2014. Características de la historia de vida de *Ariocarpus kotschobeyanus* (Cactaceae) en el Estado de Querétaro. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F.
- Avendaño-Calvo, T. J. 2007. Dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta* Mart. Ex Pfeiff en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca, México. Tesis Doctoral. Instituto Politécnico Nacional. Santa Cruz Xoxoxotlán, Oaxaca, México.
- Bakker, J.P., P. Poschold, R.J. Strykstra, R.M. Bekker y K. Thompson. 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botánica Neerlandica* **45**: 461-490.
- Bardo, H.S.S., M. E. García, T. Terrazas y O. A. Reyes. 2005. Efecto de la hidratación discontinua sobre la germinación de tres cactáceas del desierto costero de Topolobampo, Ahome, Sinaloa. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **50**: 4-14.
- Bautista, V. 2007. Efecto de la hidratación-deshidratación en la germinación de semillas de cinco especies de cactáceas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM
- Bewley, J.D. y M. Black. 1978a. Physiology and biochemistry of seeds. In relation to germination. Vol 1. Development, germination and growth. Springer-Verlag. Berlín, Germany.
- Bewley, J.D. y M. Black. 1978b. Physiology and biochemistry of seeds. In relation to germination. Vol 2. Viability, dormancy and environmental control. Springer-Verlag. Berlín, Germany.
- Bewley, J.D. y M. Black. 1985. Seeds. Physiology of development and germination. Plenum Press. New York.
- Bowers, J.E. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank? *Journal of Arid Environments* **45**: 197-205.
- Bowers, J.E. 2002. Flowering patterns and reproductive ecology of *Mammillaria grahamii* (Cactaceae), a common, small cactus in the Sonoran Desert. *Madroño* **49**: 201-206.
- Bowers, J.E. 2005. New evidence for persistent or transient seed banks in three Sonoran Desert cacti. *The Southwestern Naturalist* **50**: 482-487.

- Bravo-Espinosa Y.M. 2011. Estudio demográfico de *Astrophytum capricorne* (A. Dietrich) Britton & Rose en Cuatro Ciénegas Coahuila, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las Cactáceas de México. Vol II. Universidad Nacional autónoma de México. México. México D.F.
- Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. Consejo Nacional de Ciencia y tecnología y Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Brighman, C. A. y D. M. Thomson. 2003. Approaches to Modeling Population Viability in Plants; An Overview. In: Brigham, C.A. and M. W., Schwartz (Eds). Population Viability in Plants. *Ecological Studies* **165**: 145-171.
- Briseño-Sánchez, M. I. 2016. Estructura poblacional y biología de la reproducción de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. FES Izcalca, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Brower, J. E. y Zar, J. H. 1982. Field and laboratory methods for general ecology. USA.
- Callaway, R. M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht, NL.
- Cano-Salgado, A., J.A. Zavala-Hurtado, A. Orozco-Segovia, M.T Valverde y P. Pérez-Rodríguez. 2012. Composición y abundancia del banco de semillas en una región semiárida del trópico mexicano: patrones de variación espacial y temporal. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **83**: 436-446.
- Carrillo-Ángeles, I.G., J. Golubov, M. Rojas-Aréchiga y M.C. Mandujano. 2005. Distribución y estatus de conservación de *Ferocactus robustus* (Pfeiff.) Britton & Rose. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **50**: 36-55.
- Caseiro, R., M.A. Bennett y J. Marcos-Folho. 2004. Comparison of three priming techniques for onion seed lots differing in initial seed quality. *Seed Science and Technology* **32**: 365-375.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses and their use in conservation biology. *Ecology* **81**: 619-627.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Segunda edición. Sinauer, Sunderland, MA.

- Ceccon, E., E.J. González y C. Martorell. 2016. Is direct seeding a biologically viable strategy for restoring forest ecosystems? Evidences from a meta-analysis. *Land Degradation and Development* **27**: 511-520.
- Clark-Tapia, R., M.C. Mandujano, T. Valverde, A. Mendoza y F. Molina-Freaner. 2005 How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species? The case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruca*, in Baja California, México. *Biological Conservation* **124**: 123-132.
- Cody, M.L. 1993. Do Cholla Cacti (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments* **24**: 139-154.
- Cohen, J.E. 1987. Stochastic demography. En Kotz, S. y N.L. Johnson (Eds.) *Encyclopedia of Statistical Sciences* Vol. 8, pp. 789-801, John Wiley, New York.
- Coles J.J., K.L. Decker y T.S. Naumann. 2012. Ecology and population dynamics of *Sclerocactus Mesae-Verdae* (Boissev. & C. Davidson) L.D. Benson. *Western North American Naturalist* **72**: 311-322.
- CONABIO. 2016. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/layouts/theleuc_gcagw.
- Contreras C. y T. Valverde. 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.
- De Kroon, H., A. Plaiser, J. Vas Groenendael y H. Caswell. 1986. Elasticity: relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67**: 1427-1431.
- De la Barrera E. y P.S. Nobel. 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of Arid Environments* **53**:297-306.
- Del Castillo, R.1994. Polinización y otros aspectos de la biología floral de *Ferocactus histrix*. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* **39**: 36-42.
- Díaz Segura, O. 2013. Dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* “peyote” (Cactaceae) en una localidad del estado de Querétaro. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México. D.F.
- Dinerstein, E., D. Olson, J. Atchley, C. Loucks, S. Contreras-Balderas, R. Abell, I.E Iñigo, E. Enkerlin, C.E. Williams y G. Castilleja (Eds). 1999. Ecoregion-based conservation in the

Chihuahuan Desert: a biological assessment and biodiversity vision. Compilado por WWF, CONABIO, PRONATURA e ITSM. Washington, D.C.

- Dubrosky, J. 1996. Seed Hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implications. *American Journal of Botany* **83**: 624-632.
- Dubrosky, J. 1998. Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society* **125**: 33-39.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México. *Biological Conservation* **103**: 349-359.
- Esparza-Olguín, L. 2004. ¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales? Un enfoque genético-demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 17-32.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y M.C. Mandujano. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) differing degree of rarity. *Population Ecology* **47**: 229-245.
- Easterling, M.R. 1998. Integral projection model: theory, analysis, and application. Dissertation. Biomathematics Graduate Program. North Carolina State University, Raleigh, North Carolina, USA.
- Easterling, M.R., S.P. Ellner y P.M. Dixon. 2000. Size-specific sensitivity: Applying a new structured population model. *Ecology* **81**: 694-708.
- Fenner, M., 1985. Seed Ecology. Chapman and Hall, London, New York.
- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. The Ecology of Seeds. Cambridge University Press.
- Ferrer, M., R. Durán, M. Méndez, A. Dorantes y G. Dzib. 2011. Dinámica poblacional de genets y ramets de *Mammillaria gaumeri* cactácea endémica de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **89**: 83-105.
- Figueiredo, M.S.L. 2016. Population biology of the melon cactus *Melocactus violaceus* subsp. *violaceus* (Cactaceae) on a Brazilian sandy coastal plain. *Oecologia Australis* **20**:18-36.
- Flores-Martínez, A., G.I. Manzanero-Medina, G.G. Martínez-Hernández y G.S. Pacheco-Vásquez. 2002. Aspectos sobre ecología y reproducción de *Mammillaria kraehenbuehlii* (Krainz) Krainz en la Mixteca de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **47**: 57-68.
- Flores J., A. Arredondo y E. Jurado. 2005. Comparative seed germination in species of *Turbincarpus*: an endangered cacti genus. *Natural Areas Journal* **25**: 183-187.

- Flores-Martínez, A., G.I. Manzanero-Medina, M. Rojas-Aréchiga, M.C. Mandujano y J. Golubov. 2008. Importancia de la latencia en las semillas para la conservación de una cactácea endémica de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **53**: 115-122.
- Flores-Martínez, A., G.I. Manzanero-Medina, J. Golubov, C. Montaña y M.C. Mandujano. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecology* DOI 10.1007/s11258-010-9737-6.
- Flores-Rivas, J.D. 2001. Dinámica del establecimiento de plantas de diferentes formas de vida del desierto de Tehuacán, México. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz.
- Franco, A.C. y P.S. Nobel. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* **69**: 1731-1740.
- Franco, A.C. y P.S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**: 870-886.
- Fuentes-Mayo, V. 2012. Atributos demográficos y biología reproductiva de *Coryphanta cornifera* y *Stenocactus anfractuosus* con fines de conservación. Tesis Doctoral. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. De México.
- Fujikura, Y., H.L. Kraak, A.S. Basra y C.M. Karssen. 1993. Hydropriming, a simple and inexpensive priming method. *Seed Science and Technology* **21**: 639-642.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, México, Offset Larios.
- García-Naranjo O.H, A. 2004. Estructura poblacional, sitios de establecimiento y clonalidad de *Lophophora williamsii* (Lem. Ex Salm-Dyck) J.M. Coult. en Cuatrociénegas, Coahuila, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- García-Naranjo O.H, A. y M. C. Mandujano 2010. Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatrociénegas, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **55**: 51-60.
- Gaston, K.J. 1994. *Rarity*. Chapman & Hall. London, UK.
- Gentry A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**: 64-68.
- Godefroid, S., C. Piazza, G. Rossi, S. Buord, A.D. Stevens, R. Aguraiuja, C. Cowell, C.W. Weekley, G. Vogg, J.M. Iriondo, I. Johnson, B. Dixon, D. Gordon, S. Magnanon, B. Valentin, K. Bjureke, R. Koopman, M. Vicens, M. Virevaire y T. Vanderborgh. 2011. How successful are plant species reintroductions? *Biological Conservation* **144**: 672-682.

- Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany* **77**: 203-208.
- Godínez-Álvarez H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Botanical Review* **69**: 173-203.
- Goettsch, B., C. Hilton-Taylor, G. Cruz-Piñón, J.P. Duffy, A. Frances y H.M. Hernández. 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* **142**: 15142 | DOI: 10.1038
- Goldsworthy, A., J.L. Fielding y M.B.J. Dover. 1982. "Flash imbibition": a method for the re-invigoration of aged wet seed. *Seed Science and Technology* **10**: 55-65.
- González-Zertuche, L., A. Orozco-Segovia, C. Baskin y J.M. Baskin. 2002. Effects of priming on germination of *Buddleja cordata* ssp. *cordata* (Loganiaceae) seeds and possible ecological significance. *Seed Science and Technology* **30**: 535-548.
- González-Zertuche, L., C. Vázquez-Yanes, A. Gamboa, M.E. Sánchez-Coronado, P. Aguilera y A. Orozco-Segovia. 2001. Natural priming of *Wigandia urens* seeds during buril: effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research* **11**: 27-34.
- Goodman, J., D. Walters, K. Bradley, J. Maschinski y A. Salazar. 2012. Seeds of endangered *Harrisia fragans* form persistent soil seed banks and withstand orthodox storage conditions. *Haseltonia* **18**: 85-94.
- Gutterman, Y. 1993 Seed germination in desert plants. Adaptations of desert organisms. Springer-Verlag. Berlín.
- Guzmán U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Harper, J. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, UK.
- Hegarty, T. W. 1978. The physiology of seed hydration and dehydration, and the relation between water stress and the control of germination: a review. *Plant, Cell and Environment* **1**: 101-119.
- Hernández, H.M. 2006. La vida en los desiertos mexicanos. Colección La Ciencia para Todos 213. FCE, SEP, CONACYT, CAB. México, D.F.

- Hernández, H. y R. Bárcenas. 1995. Endangered Cacti in the Chihuahuan Desert: I Distribution Patterns. *Conservation Biology* **9**: 1176-1188.
- Hernández, H. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* **26**: 33-52.
- Hernández, H.M., C. Gómez-Hinostrosa, B. Goettsch. 2004. Check list of Chihuahuan Desert Cactaceae. *Harvard Papers in Botany* **9**: 51-68.
- Hernández, H.M. y C. Gómez-Hinostrosa. 2011. Mapping the cacti of Mexico: their geographical distribution based on referenced records. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Hernández, J., R. Chávez y E. Sánchez. 2007. Factores de riesgo en las Cactaceae Amenazadas de una región semiárida en el sur del desierto Chihuahuense. México. *Interciencia* **32**: 728-73.
- Hernández-Oria, J.G., R. Chávez-Martínez, G. Galindo-Sotelo, M.M. Hernández-Martínez, G. Laguna-Solís, R. Martínez-Romero, T. Mendoza-Aguilar, J.L. Sánchez-Hernández y E. Sánchez-Martínez. 2003. Evaluación de aspectos ecológicos de una nueva población de *Mammillaria mathildae* Kraehenbuehl & Krianz en Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **48**: 100-110.
- Hernández-Oria, J.G., R. Chávez Martínez y E. Sánchez Martínez. 2006. Estado de conservación de *Echinocereus schmollii* (Weing.) N.P. Taylor en Cadereyta de Montes, Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **51**: 68-95.
- Holland, J.N. y F. Molina-Freaner. 2013. Hierarchical effects of rainfall, nurse plants, granivory and seed banks on cactus recruitment. *Journal of Vegetation Science* **24**: 1053-1061.
- Horvitz, C.C., D.W. Schemske y H. Caswell. 1997. The “importance” of life history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. En: Structured population models in marine, terrestrial, and freshwater systems (Eds. Tuljapurkar, S. y H. Caswell), pp. 247-272, Chapman and Hall, New York.
- Hughes, F.M., M.C. Rot, R.L. Romão y M.S. Castro. 2011. Dinâmica espaço-temporal de *Melocactus ernestii* subsp. *ernestii* (Cactaceae) no Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **34**: 389-402.
- Hunt, D. 1999. CITES. Cactaceae Checklist. Kew, U.K: Royal Botanical Gardens. Kew/IOS. Remous Milborne Port, RU.

- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2015. Anuario estadístico y geográfico de Querétaro 2015.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2006. Red List of Threatened Species. International Union for Conservation Nature. <http://www.iucnredlist.org>
- Jeller, H., S.C.J.G.A. Perez y J. Raizer. 2003. Water uptake, priming, drying and storage effects in *Cassia excelsa* Schrad sedes. *Brazilian Journal of Biology* **63**: 61-68.
- Jiménez-Guzmán, G. 2016 Demografía de *Mammillaria parkinsonii* Ehrenberg (Cactaceae) en la localidad el Agua del Ángel en el municipio de Peñamiller, Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Jiménez-Sierra, C., M.C. Mandujano y L.E. Eguiarte. 2007. Are populations of the Candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* **135**: 278–292.
- Jiménez-Sierra, C., M.L. Matias-Palafox y E. Vázquez-Díaz. 2008. Evaluación del riesgo de extinción de las poblaciones naturales de *Turbinicarpus pseudomacrochele* (Backeb.)Buxb. & Backeb. (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **53**: 4-19.
- Joppa, L.N., P. Visconti, C.N. Jenkins y S.L. Pimm. 2013. Achieving the Convention on Biological Diversity's goals for plant conservation. *Science* **341**:1100–1103.
- Kershaw, K.H. 1973. Quantitative and dynamic plant ecology. Edward Arnold Ltd. London, U.K.
- Kigel, J. 1995. Seed germination in arid and semiarid regions. En J.K. y Galili, G. (Eds). Seed development and germination, pp. 645-699. Marcel Dekkel, New York.
- Krebs, C. J. 1985. Ecología: Estudio de la distribución y abundancia. Harla. Segunda edición. México.
- Krebs, C. J. 1989. Ecological methodology. Harper Collins Publishers Inc. New York.
- Larios-Ulloa, M., S. Loza-Cornejo, B.Y. Ramos Gómez y H.J. Arreola-Nava. 2015. Abundancia y distribución de *Mammillaria crinita* DC. Subsp. *crinita* y *Mammillaria polythele* Mart. Subsp. *polythele* endémicas del cerro “La Mesa Redonda”, Jalisco, México. *Gaia Scientia*. **9**: 54-60. Edición especial Cactaceae.
- Lefkovitch, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* **21**: 1-18.

- Leirana-Alcocer J. y V. Parra-Tabla. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments* **41**: 421-428.
- Lemos-Espinal, R.I., G. Rojas, y J.J. Zúñiga-Vega. 2005. Técnicas para el estudio de las poblaciones de fauna silvestre. UNAM. CONABIO.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **35**: 183-212.
- Long, R., M. Gorecki, M. Renton, J. Scott, L. Colville, D. Goggin, L. Commander, D. Westcott, H. Cherry y W. Finch-Savage. 2015. The ecophysiology of seed persistence: A mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews* **90**: 31-59.
- López-Flores, D. 2012. Demografía de *Astrophytum myriostigma* Lem. (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- López-Flores, D. y M.C. Navarro-Carbajal. 2009. Estudio demográfico de *Stenocactus crispatus* (Cactaceae) en Los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **54**: 100-112.
- Loomis, R.S. y D.J.Connor. 1992. Crop Ecology. Productivity and Management in Agricultural Systems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mancilla-Ramírez, R. 2012. Dinámica poblacional de *Ariocarpus fissuratus* en poblaciones que difieren en su densidad. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Mandujano, M. C., Montaña, C., y Eguiarte, L.E. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruits so rare? *American Journal of Botany*, **83**: 63-70.
- Mandujano, M.C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. Flores. 2001. Integration of demographic annual variability in clonal desert cactus. *Ecology* **82**: 344-359.
- Mandujano, M.C., J. Golubov y M. Rojas-Aréchiga. 2007a. Efecto del ácido giberélico en la germinación de tres especies de *Opuntia* (Cactaceae) del Desierto Chihuahuense. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **52**: 46-52.
- Mandujano, M.C., J. Verhulst, I.G. Carrillo-Angeles y J. Golubov. 2007b. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences* **168**: 1035-1044.

- Mandujano M.C., I. Carrillo-Angeles, C. Martínez-Peralta, y J. Golubov. 2010. Capítulo 10. Pp. 197-230. Reproductive biology of Cactaceae. En Ramawat K.G., (Ed.) Desert Plants - Biology and Biotechnology. Springer.
- Mandujano, M.C., Y. Bravo, J. Verhulst, I. Carrillo-Angeles y J. Golubov. 2015. The population dynamics of an endemic collectible cactus. *Acta Oecologica* **63**: 1-7.
- Martínez, D., A. Flores-Martínez, F. López y G. Manzanero. 2001. Aspectos ecológicos de *Mammillaria oteroi* Glass y R. Foster en la region mixteca de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **46**: 32-39.
- Martínez-Ávalos, J.G., A.H. Suzán-Azpiri y C.A. Salazar Olivo. 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **38**: 30-38.
- Martínez-Ávalos, J.G., A.H. Suzán-Azpiri y C.A. Salazar Olivo. 1994. Aspectos ecológicos y demográficos de *Neolloydia pseudopectinata* (Backeberg) E.F. Anderson. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **39**: 27-33.
- Martínez, D., A. Flores-Martínez, F. López y G. Manzanero. 2001. Aspectos ecológicos de *Mammillaria oteroi* Glass y R. Foster en la región mixteca de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **46**: 32-39.
- Martínez-Peralta, C. y M.C. Mandujano. 2009. Saqueo en poblaciones naturales de *Ariocarpus*: el caso de *A. Agavoides*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **54**: 60-62.
- Martínez-Peralta, C., F. Molina-Freaner, J. Golubov, A. Vázquez-Lobo y M.C. Mandujano. 2014. A comparative study of the reproductive traits and floral morphology of a genus of geophytic cacti. *International Journal of Plant Sciences* **175**: 663-680.
- Martínez-Peralta, C., M.V. Rosas-Echeverría, D.A. Platas-Neri y K.M. Aguilar-Dorantes. 2016. Estructura poblacional y patrón de distribución espacial de *Coryphanta elephantidens* en un sitio de selva baja caducifolia de Morelos, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **62**: 48-63.
- Martínez-Ramos, M., G. Arroyo-Cosultchi, M.C. Mandujano y J. Golubov. 2016. Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* una Cactácea endémica de Hidalgo, México. *Botanical Sciences* **94**: 199-208.
- Marquis, R.J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* **69**: 1552-1565.

- Matias-Palafox, M.L. 2007. Estructura poblacional y biología reproductiva de *Turbincarpus horripilus* (Lem.) Vác. John & Riha (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F.
- Matias-Palafox, M.L., C.L. Jiménez-Sierra, J. Golubov y M.C Mandujano. 2017. Reproductive ecology of the threatened “star cactus” *Astrophytum ornatum* (Cactaceae): a strategy of continuous reproduction with low success. *Botanical Sciences* **95**: 1-14.
- McAuliffe J.R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* **64**: 319-321.
- Moloney, K.A. 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* **69**: 176-180.
- Montiel, S. y C. Montaña. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahuan Desert. *Plant Ecology* **166**: 241-248.
- Morris, W.F. y D.F. Doak. 1998. Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices. *American Journal of Botany* **85**: 784-793.
- Mosco, A. 2004:
http://www.thelocactus.cactus-mall.com/Species_Files/schmollii.html#schmollii_syn. Consultado el 13 de noviembre de 2015.
- Nassar, J.M, J.L. Hamrick y T.H. Fleming. 2001. Genetic variation and population structure of the mixed-mating cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Heredity* **87**: 69-79.
- Nassar, J.M. y N. Ramírez. 2004, Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematic and Evolution* **248**: 31-44.
- Navarro-Carbajal, M.D.C. y M.D.S Juárez-Tentle. 2006. Evaluación de algunos parámetros demográficos de *Mammillaria zephyranthoides* en Cuautinchán, Puebla, México. *Zonas Áridas* **10**: 74-83.
- Navarro-Carbajal, M.C. y A.D. Castillo-Campohermoso. 2007. Estado actual de la población de *Mammillaria hamata* en Los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **52**: 68-78.
- Novoa, A., J. J. Le Roux, M.P. Robertson, J.R.U. Wilson y D.M. Richardson. 2015. Introduced and invasive cactus species: a global review. *AoB PLANTS* **7**: plu078; doi:10.1093/aobpla/plu078.
- Ollerton, J. y A. Lack. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* **139**: 35-47.

- Olmos-Lau, V. 2016. Demografía para la conservación de *Strombocactus disciformis* (DC.) Britton & Rose, en la localidad de Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Olvera-Carrillo, Y., J. Márquez-Guzmán, M. Sánchez-Coronado, V. Barradas, E. Rincón y A. Orozco-Segovia. 2009. Effect of burial on the germination of *Opuntia tomentosa*'s (Cactaceae, Opuntioideae) seeds. *Journal of Arid Environments* **73**: 421-427.
- Ordoñez, S. 2016. Longevidad y modelo de tiempo térmico en semillas de *Polaskia* (Cactaceae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Orozco-Segovia, A. y M.E. Sánchez-Coronado. 2013. Tema VI Germinación. Pp. 209-240. En: Márquez-Guzmán, J., M. Collazo-Ortega, M. Martínez-Gordillo, A. Orozco-Segovia y S. Vázquez-Santana (Eds.). *Biología de angiospermas*. México, D.F. UNAM, Facultad de Ciencias.
- Ortega-Baes, P. y H. Godínez-Álvarez. 2005. Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodiversity and Conservation* **15**: 817-827.
- Paton, A. y E. Nic Lughada. 2011. The irresistible target meets the unachievable objective: what have 8 years of GSPC implementation taught us about target setting and achievable objectives? *Botanical Journal of the Linnean Society* **166**: 250–260.
- Peck, S.L. 2004 Simulation as experiment: a philosophical reassessment for biological modeling. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 531-534.
- Peters, E y C. Martorell. 2001. Conocimiento y conservación de las mamillarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R166. México, D.F.
- Peters, E.M. 2008. Distribución geográfica, demografía y conservación de *Mammillaria pectinifera* (Rúmpler) F.A.C. Weber (Cactaceae). Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Picó, F.X. 2002. Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la Biología de la Conservación. Ecosistemas. 3 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/023/investigación2.htm>)
- Pimienta-Barrios, E. y P.S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with solubles sugars and irrigation. *Journal of the American Society of Horticultural Science* **120**: 1082-1086.

- Piñero, D. 1976. La distribución de las plantas en el espacio y su importancia en los estudios de ecología vegetal. *Biología. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología* **6**: 19-24.
- Polis, G.A. 1991. Desert communities: an overview of patterns and processes. In: G.A. Polis (Ed). *The Ecology of Desert Communities*. The University of Arizona Press. Tucson. Pp. 1-26.
- Portilla-Alonso, R.M. y C. Martorell. 2011. Demographic consequences of chronic anthropogenic disturbance on three populations of the endangered globose cactus *Coryphanta werdermannii*. *Journal of Arid Environments* **75**: 509-515.
- R Development Core Team. 2007. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. En: Synge, H. (Ed.). *The biological aspects of rare plant conservation*. John Wiley & Sons, Bath, Avon. Pp. 205-217.
- Ramos-López, A.L. 2007. Estudio poblacional de *Mammillaria dixanthocentron* Backeb. Ex Montram en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de Maestría. Santa Cruz Xoxoxotlán, Oaxaca, México.
- Rojas-Aréchiga, M. y C. Vázquez-Yañes. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* **44**: 85-104.
- Rojas-Aréchiga, M., A. Casas y C. Vázquez-Yanes. 2001. Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **49**: 279-287.
- Rojas-Aréchiga, M. y A.I. Batis. 2001. Las semillas de cactáceas...¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **46**: 76-82.
- Rojas-Aréchiga, M., K.M. Aguilar, J. Golubov y M.C. Mandujano. 2011. Effect of the gibberellic acid on germination of seeds of five species of cacti from the Chihuahuan Desert, northern Mexico. *The Southwestern Naturalist* **56**: 393-435.
- Rojas-Aréchiga, M., M.C Mandujano y J. K. Golubov. 2013. Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cactaeae (Cactaceae). *Journal Plant Research* **126**: 373-386.
- Rojas-Sandoval, J. y E. Meléndez-Ackerman. 2013. Population dynamics of a threatened cactus species: general assessment and effects of matrix dimensionality. *Population Ecology* **55**: 479-491.

- Rosas-Barrera, M.D. y M.C. Mandujano. 2002. La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **47**: 33-41.
- Ruedas, M., T. Valverde y A.D. Castillo. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **66**: 22-35.
- Ruíz-González, S.P. 2011. Características demográficas y de historia de vida de *Echinomastus unguispinus*, un cactus raro del norte de México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rzedowski, J. 1968. Las principales zonas áridas de México y su vegetación. *Bios. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional* **1**: 4-24.
- Saldívar-Sánchez S. y M.C. Navarro-Carbajal. 2012. Estudio demográfico de *Mammillaria mystax* en Cañada Morelos, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **57**: 47-63.
- Salguero-Gómez, R. y H. de Kroon. 2010. Matrix projection models meet variation in the real world. *Journal of Ecology* **98**: 250-254.
- Sánchez, J.A., R. Orta, y B.C. Muñoz. 2001. Tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación de las semillas y sus efectos en plantas de interés agrícola. *Agronomía Costarricense* **25**: 67-92.
- Sánchez-Martínez, E., R.J. Chávez-Martínez, J.G. Hernández-Oria y M.M. Hernández-Martínez. 2006. Especies de Cactaceae prioritarias para la conservación en la zona árida Queretano-Hidalguense. Consejo de ciencia y tecnología del estado de Querétaro. México.
- Scheinvar, L. 2004. Flora Cactológica del Estado de Querétaro Diversidad y Riqueza. Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Schmaizel, R.J., F.W. Reichenbaeher y S.Rutman. 1995. Demographic study of the rare *Coryphanta robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* **42**: 332-348.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography-relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* **81**: 465-476.
- Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe, 1969. Critical factors during the first years of life of the Saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* **50**: 825-834.
- Stubben, C. y B. Milligan. 2007. Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software* **22**: 1-23.

- Tevis, L. 1958. Interrelations between the harvester ant *Veromessor pergandei* (Mayr) and some desert ephemerals. *Ecology* **39**: 695-704.
- Tuljapurkar, S. y S.H. Orzack, 1980. Population dynamics in variable environments I. Long-run growth rates and extinction. *Theoretical Population Biology* **18**: 314-342.
- Valencia-Díaz, S., A. Flores-Palacios y G. Castillo-Campos. 2012. Tamaño poblacional y características del hábitat de *Mammillaria eriacantha*, una cactácea endémica del centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences* **90**: 195-202.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* **79**: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas., H. Núñez, G. Bernard y E. Vázquez. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**: 15-20.
- Valverde, T., M.L. Trejo y S. Castillo. 1999. Patrón de distribución y abundancia de *Mammillaria magnimamma* en la reserva del Pedregal de San Ángel. México D.F. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **44**: 64-74.
- Valverde, T., S. Quijas, M. López-Villavicencio y S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central México. *Plant Ecology* **170**: 167-184.
- Valverde, P.L. y J.A. Zavala-Hurtado. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic to the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central México. *Journal of Arid Environments* **64**: 193-208.
- Vázquez-Quesada, B.F. Estudio demográfico de dos poblaciones de *Ferocactus haematacabthus* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán, Pue., México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, M. Rojas-Aréchiga, M.E. Sánchez-Coronado y V. Cervantes. 1997. La reproducción de las plantas: semillas y meristemos. México: Fondo de Cultura Económica.
- Weather Underground (<https://www.wunderground.com/personal-weather-station/dashboard?ID=IQTSANTI4#history/s20150602/e20160602/myear>)
[Acceso: Noviembre 2, 2016]

- Zavala-Hurtado, J.A. y A. Díaz-Solís. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cacti *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinki ex Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* **32**: 21-31.
- Zenteno-Ruiz, F.S., R.P. López y D.M. Larrea-Alcázar. 2009. Patrones de distribución espacial de *Parodia maassii* (Heese) A. Berger (Cactaceae) en un semidesierto de los Andes subtropicales, la prepuna. *Ecología en Bolivia* **44**: 99-108.
- Zepeda-Martínez, V.N. 2010. Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protégido de *Astrophytum ornatum* (DC.) F.A.C. Weber *Ex* Britton & Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.