



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Desempeño de *Mammillaria haageana* subsp.
san-angelensis (Cactaceae) en diferentes
microambientes de la Reserva Ecológica del
Pedregal de San Ángel, Ciudad de México, México**

T E S I S

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

P R E S E N T A:

NASTIENKA YAEL PÉREZ JIMÉNEZ



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS**

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2021



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.

HOJA DE DATOS

1. Datos del alumno

Pérez Jiménez Nastienka Yael
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
313197039

2. Propietaria o tutora

Dra.
María Teresa
Valverde Valdés

3. Propietario

Dr.
Ángel Salvador
Arias Montes

4. Propietario

Dr.
Carlos
Martorell Delgado

5. Suplente

Dra.
Silvia
Castillo Argüero

6. Suplente

M. en C.
María Esther
Sánchez Coronado

7. Datos del trabajo escrito

Desempeño de *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis* (Cactaceae) en diferentes microambientes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México, México
2021

“The more clearly we can focus our attention on the wonders and realities of the universe about us, the less taste we shall have for destruction”

-Rachel Carso

Nunca más una ciencia sin nosotras

Agradecimientos

A mi mamá por todo el amor y apoyo que ha me brindado. Por todas las tazas de café y las noches de desvelo en las que me hiciste compañía, sin ti mis logros académicos y personales no habrían sido posibles. Siempre me diste la libertad y la confianza para forjar mi propio camino, espero que te haya hecho sentir orgullosa.

A Abraham por ser mi compañero durante esta travesía. Compartir este proceso contigo me impulsó a mejorar día con día. Te agradezco por tu amor, por las incontables veces que me hiciste reír y por siempre ayudarme a centrarme. Sin tu compañía y la de Phoebe todo esto habría sido mucho más difícil.

A mis amigxs de la facultad, todas esas personas maravillosas que mejorarán la ciencia en México. Especialmente a Karen, siempre fuiste un ser de tranquilidad que me daba las palabras más bonitas. Gracias por tu amistad, por siempre darte el tiempo para escucharme y por simplemente estar ahí.

A mis amigas de POAANI, la pandemia hizo de este último año el más difícil de todo el proceso, sin ustedes echándome porras y alentándome a seguir no sé de dónde habría sacado las ganas para terminar. Todas me enorgullecen y me motivan muchísimo.

A mis amigxs del Bioterio, fue un lugar al que llegué por coincidencia y del que nunca me quise ir. Gracias por darme un hogar dentro de la facultad en donde poder refugiarme, descansar, platicar y sentirme siempre bienvenida. A Agus por adoptarme y ser como el papá postizo de todos, a Chris por esas comidas y charlas interminables, a Armando por todas las salidas y las horas de juego.

A todxs los profesorxs y alumnx que forman parte del laboratorio. A Pedro Eloy Mendoza y Zahid Cosio por el enorme apoyo en las salidas a campo. A Teresa Valverde y Jorge Meave por las

enseñanzas y por ayudarme a mejorar muchísimo mi redacción. A Carlos Martorell, Jaime Zuñiga y Bruno Barrales por apoyarme muchísimo en la parte estadística de este proyecto. A Mariana Hernández e Israel Solano por su apoyo en el laboratorio. A Andrea Leyte, tú siempre hiciste las clases mucho más bonitas.

A mis sinodales, Salvador Arias, Carlos Martorell, Silvia Castillo y María Esther Sánchez, quienes con sus comentarios y correcciones ayudaron a mejorar y enriquecer este trabajo.

Al equipo de alumnxs de Ana Weiger, Jerónimo Reyes, Salvador Arias, Teresa Valverde y Rocío Brito por su participación en las reintroducciones que hicieron posible este trabajo.

Finalmente quiero agradecer a Tere por ser una gran tutora, me enseñaste mucho tanto en lo académico como en lo personal. Te agradezco por la dedicación y la manera en que dirigiste este proyecto, tus palabras siempre despejaron mis dudas y me hicieron sentir muy capaz. Gracias por confiarme las biznaguítas, espero haber cuidado bien de ellas.

Índice

Resumen

Abstract

1	Introducción	12
1.1	Desempeño de los organismos y selección de hábitat	12
1.2	Microambientes en los pedregales	15
1.3	Ecología de cactáceas	16
1.4	Rareza y conservación en cactáceas	18
1.5	Reintroducción de especies	21
1.6	Objetivos y justificación	24
2	Métodos	25
2.1	Sitio de estudio	25
2.2	Especie de estudio	27
2.3	Trabajo de campo	28
2.3.1	Antecedentes: reintroducción de la población	28
2.3.2	Seguimiento de los individuos	29
2.3.3	Caracterización de los microambientes	30
2.4	Análisis de datos	31
3	Resultados	34
3.1	Estructura de la población	34

3.2	Microambientes en los que se encuentran establecidas las plantas	35
3.3	Supervivencia	36
3.4	Crecimiento	38
3.5	Esfuerzo reproductivo	39
3.6	Fenología reproductiva.....	43
4	Discusión	45
4.1	Estructura de la población	45
4.2	Microambientes en los que se encuentran establecidas las plantas	46
4.3	Supervivencia	46
4.4	Crecimiento	49
4.5	Esfuerzo reproductivo y fenología reproductiva	50
4.6	Implicaciones y perspectivas para la conservación	54
5	Conclusiones	61
6	Referencias	63

Resumen

En ambientes heterogéneos, como los pedregales, existe una variedad de microambientes con características abióticas particulares. La preferencia hacia ciertas condiciones ambientales se puede interpretar como una forma de selección de hábitat. En este trabajo se evaluó el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis* en diferentes microambientes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, para identificar en qué condiciones presenta un mejor desempeño y así brindar herramientas para establecer programas de conservación y reintroducción. Se hizo un seguimiento de 148 plantas sobrevivientes de dos eventos de reintroducción (en 2011 y 2015). De cada planta se midió el volumen que tenían en 2015 y posteriormente en 2018. Se caracterizó el microambiente en el que se encontraba cada individuo en términos del ambiente lumínico (porcentaje de apertura del dosel) y del tipo de sustrato (musgo y/o *Selaginella*, roca o suelo). Finalmente, se hizo un seguimiento de la fenología reproductiva durante el año 2019.

Para la supervivencia, se encontró que en el sustrato de musgo y/o *Selaginella* hubo un mayor porcentaje de supervivencia en plantas con un menor volumen inicial y en plantas de mayor tamaño, la supervivencia en este microambiente disminuyó. Por el contrario, en los sustratos de suelo y roca hubo una mayor supervivencia en plantas con un tamaño inicial mayor. En cuanto a la tasa relativa de crecimiento, el tamaño que tenían las plantas en 2015 fue el único factor que tuvo un efecto significativo sobre esta variable.

El efecto del tamaño inicial sobre el esfuerzo reproductivo fue directamente proporcional, es decir, entre más grande era la planta, produjo un mayor número de estructuras reproductivas. Asimismo, las plantas que se encontraban sobre musgo y/o *Selaginella* produjeron en promedio más estructuras reproductivas que las que se encontraban en los otros tipos de sustrato. Finalmente

se identificó que la floración toma lugar en la temporada de secas (noviembre a abril) mientras que la producción de frutos corresponde con la temporada de lluvias (junio a noviembre).

Para futuras reintroducciones se recomienda utilizar individuos con un volumen mínimo de 17 cm³ en un sustrato de musgo y/o *Selaginella*. También se debe considerar que estén bajo una apertura de dosel mayor al 70%. Así, se aumentarán las probabilidades de éxito de los programas de reintroducción y, por lo tanto, de la conservación de este taxón.

Abstract

In heterogeneous environments, such as lava fields, several microenvironments may be recognized with particular abiotic characteristics. The individuals' preference for specific environmental conditions may be interpreted as a kind of habitat selection. In this study the growth, survival and reproduction of *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis* in different microenvironments at the Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel was assessed to identify the conditions in which it performs better, and thus provide tools to establish conservation and reintroduction programs. We tagged and followed the fate of 148 surviving plants from two reintroductions events (in 2011 and 2015). From each plant, we measured its volume in 2015 and later in 2018. The microenvironment associated with each plant was characterized in terms of the light environment (percentage canopy openness) and the type of substrate (moss and/or *Selaginella*, rock or soil). Additionally, we assessed the reproductive effort of each individual and followed the reproductive phenology in 2019.

In relation to survival, we found that plants with a low initial size (2015) established on a substrate of moss and/or *Selaginella* had the highest survival percentage, while in larger plants survival in this microenvironment decreased. On the other hand, plants with a larger initial size had their highest survival rate when established on soil or rock. Regarding the relative growth rate, initial plant size (2015) was the only factor that had a significant effect on it.

The effect of initial plant size on the reproductive effort was significant and directly proportional: the larger the plant, the higher the number of reproductive structures produced during the reproductive season. Also, the plants established on moss and/or *Selaginella* produced, on average, more reproductive structures than those established on the other types of substrate. Finally,

we identified that flowering takes place in the dry season (November to April) while fruit production occurs during the rainy season (June to November).

For future reintroductions, we recommend the use of individuals with a minimum volume of 17 cm³, and we suggest they are planted on a moss and/or *Selaginella* substrate. Likewise, the canopy openness of transplant microsites should be around 70%. The chances of success of the reintroduction programs will increase under these conditions and therefore, the conservation status of this taxon will improve.

1. Introducción

1.1 Desempeño de los organismos y selección de hábitat

El desempeño de un individuo en su hábitat natural puede medirse en función de los tres componentes básicos de la adecuación: la supervivencia, el crecimiento y la reproducción (Begon *et al.*, 2006). La supervivencia se refiere a la proporción de individuos de una población que sobrevive a través del tiempo. El crecimiento es el aumento en tamaño, biomasa o número de partes y la reproducción es la capacidad que tienen los organismos de dejar descendencia y perpetuar la especie, además de permitir la regeneración y el crecimiento de las poblaciones (Carabias *et al.*, 2009).

Diversos factores afectan el desempeño de los organismos. Algunos factores intrínsecos son sus características fenotípicas y genotípicas, su capacidad de aclimatación ante los cambios del medio ambiente, su plasticidad fenotípica y los efectos del ambiente materno en la progenie, entre otros (Grime *et al.*, 1986; Wilson y Franklin, 2002; Fusco y Minelli, 2010; Gareca *et al.*, 2018). En segundo lugar, algunos factores extrínsecos que afectan el desempeño de los organismos son las condiciones ambientales tales como la temperatura, el pH o la salinidad y los recursos a los que tienen acceso, como el agua, la radiación solar y los nutrientes minerales. Éstos influyen directamente en los procesos fisiológicos, el comportamiento y las actividades de los individuos (Smith, 2007).

En cuanto a las condiciones y recursos, se pueden reconocer los niveles en los que los organismos de una especie tienen un mejor desempeño. Con ciertos valores de una o varias condiciones o recursos, los organismos podrán sobrevivir, pero no podrán crecer ni reproducirse (Begon *et al.*, 2006). Conforme los valores de esa misma condición o combinación de condiciones

se vuelven más favorables, los organismos sobrevivirán, crecerán y serán capaces de reproducirse (Fig. 1). En este punto es cuando se puede decir que los organismos presentan un mejor desempeño, por lo que estas condiciones se reconocen como las óptimas. Desde un punto de vista evolutivo, los organismos con un mejor desempeño dejarán más descendientes, tendrán un mayor crecimiento y una mayor probabilidad de supervivencia respecto a los que presentan un desempeño más pobre (Begon *et al.*, 2006; Smith, 2007).

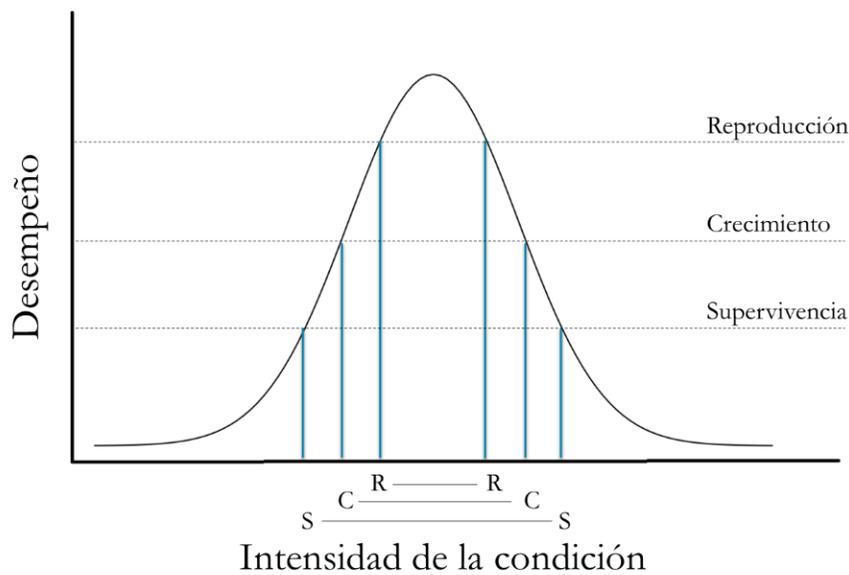


Figura 1. Curva de tolerancia en la que se ilustran los efectos de una condición en la supervivencia (S), el crecimiento (C) y la reproducción (R) de un organismo. Las condiciones más extremas son letales; las menos extremas evitan el crecimiento y la reproducción y solo permiten la supervivencia; y sólo las condiciones óptimas permiten tanto la supervivencia, como el crecimiento y la reproducción (Modificado de Begon *et al.*, 2006).

Algunos organismos, sobre todo aquellos que son vágiles, tienen la capacidad de establecerse y vivir en las condiciones que les resulten más favorables, es decir, tienen cierta capacidad de seleccionar su hábitat (Begon *et al.*, 2006). Este concepto se define como el proceso activo en el que los organismos eligen una ubicación específica para habitar, refugiarse o reproducirse (MacArthur y Levins, 1964; James, 1971; Whitham, 1980; Begon *et al.*, 2006).

La selección de hábitat también puede aplicarse al caso de las plantas. Al ser sésiles, no tienen la capacidad de buscar un hábitat con las condiciones más favorables por lo que se encuentran sometidas a las condiciones particulares del micrositio en el que se establecieron y su desempeño depende de éstas. Como resultado, a través de la evolución han desarrollado estrategias de propagación que maximizan la probabilidad de que una semilla llegue a un sitio adecuado para la germinación y la supervivencia de las plántulas (Franco y Nobel, 1989; Flores y Briones, 2001; Zavala-Hurtado y Valverde, 2003; Smith, 2007; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008).

Es concebible que la preferencia de hábitat se pueda estudiar con más efectividad en zonas áridas y semiáridas, en las que el efecto de los factores abióticos se hace muy evidente debido a lo extremo de las condiciones ambientales que las caracterizan. Teeri *et al.* (1978) caracterizaron la preferencia de hábitat de algunas especies de cactáceas y crasuláceas nativas de Norteamérica. Encontraron que las primeras prefieren sitios con altas tasas de evaporación, mientras que las segundas prefieren sitios con poca precipitación. Por otro lado, algunos factores bióticos también pueden participar en este proceso, Vargas-Mendoza y González-Espinosa (1992) observaron que la supervivencia de plántulas de *Opuntia streptacantha* depende del micrositio en el que caen las semillas, pues existe una remoción diferencial por parte de roedores.

En poblaciones de *Tillandsia recurvata* en el Valle de Zapotitlán, México, se observó que hay un mayor porcentaje de germinación en ciertas especies de árboles, y que el crecimiento de las plántulas es mayor en las zonas más altas y externas de sus copas (Bernal *et al.*, 2005). Por otro lado, se ha sugerido que el nivel de rareza de algunas cactáceas puede ser resultado de preferencias por hábitats poco comunes en el ecosistema, es decir, las condiciones abióticas en las que “prefieren” establecerse limitan su distribución (Contreras y Valverde, 2002; Ruedas *et al.*, 2006).

Los trabajos previamente citados indican que para identificar cómo se da la selección de

hábitat en plantas, es necesario conocer las condiciones de los micrositios en los que se encuentran, así como la manera en que las plantas responden a estos durante las diferentes etapas de su ciclo de vida. La selección de hábitat en plantas se puede estudiar a partir de la germinación ya que no todos los micrositios proveen los estímulos y recursos necesarios para germinar (Harper, 1977). De los lugares en los que se favoreció la germinación, sólo bajo ciertas condiciones ambientales sobrevivirán las plántulas y se propiciará su crecimiento temprano. Finalmente, habrá sitios que favorecerán la reproducción en donde los organismos tendrán una mayor descendencia. Es decir, sólo aquellos hábitats o microhábitats con condiciones favorables para las plantas, propiciarán su establecimiento, crecimiento, supervivencia y reproducción, lo que puede interpretarse como una selección de hábitat respecto a los sitios que no cuentan con estas características (Howe y Smallwood, 1982; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Las preferencias hacia ciertas condiciones abióticas particulares son específicas para cada especie y dependen del estadio del ciclo de vida en que se encuentren los organismos. La variación de estas condiciones en un mismo hábitat es consecuencia de la heterogeneidad espacial (Franco y Nobel, 1989; Gurevitch *et al.*, 2002).

1.2 Microambientes en los pedregales

En los pedregales de origen volcánico existe una gran heterogeneidad espacial como consecuencia del enfriamiento diferencial de la lava. Los microambientes resultantes de este proceso, se definen como espacios relativamente pequeños en el hábitat con características abióticas particulares que los diferencian entre sí. Gracias a esta heterogeneidad se permite el establecimiento y coexistencia de especies vegetales con requerimientos fisiológicos distintos. Por tanto, podemos decir que la heterogeneidad espacial favorece la diversidad (Cano-Santana, 1994; Castillo *et al.*, 2004).

En el pedregal de San Ángel el sustrato predominante es basalto gris oscuro originado por la erupción del volcán Xitle hace más de 2000 años. Al solidificarse la lava, se formó un sustrato heterogéneo con un espesor que varía de 50 cm a 10 m. Se han reconocido dos grandes tipos de microambientes: los sitios abiertos (expuestos, sin sombra) y los sitios cerrados (sombreados, cubiertos por roca o vegetación). Además, a una escala más fina se han descrito seis tipos de microambientes según sus características microtopográficas que presentan asociaciones particulares de plantas que les dan un carácter distintivo: planos, oquedades, grietas, paredes, hondonadas y promontorios rocosos (Cano-Santana, 1994; Castillo *et. al.*, 2004; Siebe, 2009).

1.3 Ecología de cactáceas

La familia Cactaceae cuenta con alrededor de 2,000 especies que se distribuyen principalmente en ambientes áridos y semiáridos del continente americano (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Las plantas de esta familia presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten hacer frente a las condiciones ambientales de los ecosistemas áridos que ocupan, tales como tallos suculentos, presencia de espinas (hojas transformadas), metabolismo CAM y flores muy vistosas (Bravo-Hollis, 1978; Gibson y Nobel, 1986; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

En condiciones naturales, se considera que las cactáceas tienen crecimiento lento, conservador y poco plástico; sin embargo, cuando se encuentran bajo condiciones hídricas y nutricionales favorables, algunas de ellas aumentan sustancialmente su tasa de crecimiento (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008).

Se distinguen tres patrones de distribución en las poblaciones vegetales: aleatorio, uniforme y agregado. Este último es el que se observa con mayor frecuencia en cactáceas, pues está relacionado con que existe una distribución desigual de recursos y condiciones en el ambiente, así

como con patrones restringidos de dispersión de semillas (Valverde *et al.*, 1999; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

La capacidad de reproducción de las cactáceas está en función de su tamaño y de la presencia de polinizadores y dispersores de semillas (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Frecuentemente el establecimiento de nuevos individuos se da en eventos episódicos asociados a temporadas con lluvia abundante. Cuando las condiciones no son favorables, puede haber periodos relativamente largos sin ningún reclutamiento (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Este comportamiento se va a reflejar en la estructura poblacional, en la cual se puede llegar a notar una mayor abundancia de ciertas categorías de tamaño o edad, que corresponden con un momento en el que se dio un reclutamiento abundante (Esparza-Olguín *et al.*, 2005).

En las cactáceas, la tasa de mortalidad suele disminuir conforme los individuos crecen. Los primeros estadios de desarrollo son altamente vulnerables debido al tamaño de los organismos y al hecho de que en etapas tempranas muchas plántulas todavía presentan metabolismo de tipo C₃ (Altesor *et al.*, 1992; Arias-Medellín *et al.*, 2019). Estas características limitan su capacidad para amortiguar las duras condiciones de los ambientes dónde crecen. Una vez que han alcanzado la adultez, las principales causas de mortalidad para las cactáceas son, por un lado, la senescencia, la herbivoría y el parasitismo y, por otro lado, las causas de origen antropogénico como la pérdida de hábitat, la extracción ilegal y el cambio climático (Bowers *et al.*, 1995; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Goettsch *et al.*, 2015; Cruz-Plancarte, 2019).

Debido a lo extremo de las condiciones que imperan en los ecosistemas en donde habitan la mayoría de las cactáceas, se suelen establecer bajo la sombra de otras plantas u objetos que amortiguan la temperatura y la radiación solar. Este efecto, conocido como nodricismo, es una asociación positiva que favorece la germinación de las semillas y el establecimiento de las

plántulas. Esta interacción se ha descrito principalmente con arbustos perennes cuya sombra genera condiciones hídricas y de temperatura más favorables que en los espacios abiertos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Nobel, 1988; Parker, 1989; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Bravo-Mendoza *et al.*, 2007). El efecto de amortiguamiento también ocurre con objetos y no necesariamente con plantas. Peters *et al.* (2008) evaluaron la supervivencia y la distribución espacial en campo de plántulas de ocho especies del género *Mammillaria*, demostrando que tienen una preferencia por crecer junto a rocas. Las plántulas ubicadas junto a éstas, tuvieron mayor longevidad y crecimiento, respecto a las que estaban asociadas con arbustos. De esta manera pudieron concluir que la supervivencia diferencial efectivamente fue resultado de una asociación positiva entre planta y roca.

1.4 Rareza y conservación en cactáceas

Muchas cactáceas son consideradas especies raras. La rareza se define como especies cuyas poblaciones cumplen con una o más de las siguientes características: son biológicamente viables, pero con una baja densidad poblacional (rareza demográfica); tienen un área de distribución muy restringida (rareza biogeográfica); o tienen una alta especificidad de hábitat (rareza de hábitat) (Rabinowitz *et al.*, 1986; Gastón, 1994; Esparza-Olguín, 2004). Debido a estas características, las especies raras suelen ser susceptibles a los disturbios y, por lo tanto, pueden presentar altos riesgos de extinción a nivel local o global (Rabinowitz *et al.*, 1986). Dada la definición de rareza, resulta evidente que para entender sus causas se deben estudiar los factores que determinan que una especie tenga baja abundancia y/o distribución restringida. Además, hay que tomar en cuenta que las especies pueden estar limitadas por variables ambientales, antropogénicas, por procesos estocásticos o por una combinación de los anteriores (Soulé, 1986; Esparza-Olguín, 2004).

Para la conservación de especies raras se debe considerar la variabilidad genética que les va a brindar la posibilidad de adaptarse a cambios en las condiciones bióticas y abióticas. La carga genética tiene una influencia directa sobre la abundancia y la distribución de estas especies. A corto plazo, una variabilidad genética baja puede reducir la adecuación de los individuos. A largo plazo, se puede reducir la capacidad de adaptación de la población a los cambios en el ambiente (Esparza-Olguín, 2004).

Como consecuencia, las especies raras y en particular las cactáceas, generan gran interés en el área de la conservación. Es necesario entender la biología de la familia, sus preferencias ambientales, sus características demográficas, la variabilidad genética de sus poblaciones y los procesos evolutivos a los que están sometidas, para generar propuestas adecuadas para su conservación (Hamrick y Godt, 1996; Esparza-Olguín, 2004; Piñero *et al.*, 2008; Solórzano; 2017).

Según la lista roja publicada por la IUCN (International Union for the Conservation of Nature) en 2014, las cactáceas han sido uno de los grupos taxonómicos más amenazados a nivel mundial. Aproximadamente el 31% de las 1,478 especies evaluadas están dentro de alguna categoría de riesgo, principalmente por el efecto de las actividades humanas (Goettsch *et al.*, 2015).

México es el centro de diversificación más importante de esta familia; cuenta con alrededor de 68 géneros y 693 especies, de las cuales 518 son endémicas de nuestro país. La mayor diversidad de cactáceas en el territorio nacional se encuentra en el desierto Chihuahuense y en la región de Tehuacán-Cuicatlán (Guzmán *et al.*, 2007). Según la NOM-059-SEMARNAT-2010, en México hay 279 taxones, incluyendo especies y subespecies, que se encuentran en alguna categoría de riesgo. Los estados con un mayor número de especies dentro de alguna categoría de riesgo son Querétaro, San Luis Potosí, Oaxaca y Puebla. Con respecto a estos dos últimos, nos referimos particularmente a la región de Tehuacán-Cuicatlán (Goettsch *et al.*, 2015).

El género *Mammillaria* Haw. es el más diverso de la familia Cactaceae, alberga alrededor de 200 especies de las cuales 171 se distribuyen en México, siendo su centro de diversificación (Rzedowski, 2019). Este género es el más representado dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010, ya que 113 especies están incluidas en alguna categoría de riesgo. Las principales amenazas de este grupo son la extracción ilegal para la venta como plantas de ornato a nivel nacional e internacional, la transformación del terreno para usos agrícolas y/o pecuarios, y la pérdida, reducción o deterioro de su hábitat (Hernández y Godínez, 1994; Goettsch *et al.*, 2015; Solórzano, 2017).

Alrededor de 60 especies de cactáceas se encuentran en el Apéndice I de la Convención sobre el Tráfico Internacional de Especies Silvestres de Flora y Fauna Amenazadas (CITES). Éste prohíbe su comercio internacional debido a que son especies en peligro de extinción, excepto cuando la importación se realiza con fines no comerciales, por ejemplo, para la investigación científica. La mayor parte de la familia se encuentra dentro del Apéndice II, que regula su comercio internacional por considerarse especies que no están en peligro de extinción, pero que podrían llegar a estarlo si no se controla su comercio. Los únicos géneros de cactáceas que no se encuentran en este apéndice son *Pereskia* spp., *Pereskiaopsis* spp. y *Quiabentia* spp. (Hernández y Godínez, 1994; CITES, 2020).

Con el fin de asegurar la permanencia de las cactáceas en riesgo, durante los últimos años se han hecho esfuerzos para evaluar su estado de conservación y se han utilizado diferentes enfoques para proteger, propagar, reintroducir o aumentar el número de individuos dentro de las poblaciones.

1.5 Reintroducción de especies

En algunas ocasiones los términos *introducción*, *translocación* y *reintroducción* se usan indistintamente, pero su significado en ecología no es el mismo. La *introducción* se refiere a la dispersión accidental o intencional de un organismo fuera de su área de distribución natural (Serio-Silva, 2010). A veces este movimiento resulta inocuo, mientras que otras veces los organismos introducidos afectan negativamente a las especies nativas e incluso a los ecosistemas. En el caso de las plantas introducidas o invasoras, éstas pueden competir con las especies nativas por recursos como la luz, el agua, el espacio, los polinizadores y los dispersores. También pueden alterar el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas al cambiar los patrones del uso de agua y el reciclaje de nutrientes (Smith, 2007).

La *translocación* se refiere al movimiento de organismos o poblaciones silvestres de una parte de su área de distribución natural a otra (Serio-Silva, 2010). Esta acción se realiza principalmente con fines de conservación, cuando ocurren desastres naturales como incendios o inundaciones en una determinada área. De esta manera, si una población se ve amenazada por la incidencia de algún desastre natural, los organismos son reubicados en otro sitio dentro de su área de distribución. También se puede translocar a la flora y fauna cuando su hábitat va a ser modificado o va a desaparecer como en la construcción de carreteras, presas, aeropuertos u otras intervenciones humanas (IUCN, 2013).

La *reintroducción* se refiere a la dispersión intencional de una especie dentro de su área de distribución natural, cuando ésta ha desaparecido o ha sido extirpada como consecuencia de actividades humanas o catástrofes naturales (Serio-Silva, 2010). El objetivo principal de una reintroducción es establecer una población viable y autosustentable que no requiera de un manejo o intervención humana a largo plazo (IUCN, 2013).

Existen varios elementos a tomar en cuenta para planear la reintroducción de una especie: 1) que exista algún interés para la conservación (por ejemplo, que la especie esté amenazada); 2) que la especie sea de interés biológico (por ejemplo, en términos del grupo taxonómico al que pertenece); 3) que sea factible manejarla *ex situ* y 4) que existan recursos para el desarrollo de un programa de reintroducción. El ecosistema en el que se va a reintroducir una especie debe de tener un nivel de conservación adecuado y se debe hacer una evaluación previa de las causas de extinción y amenaza. Como puede suponerse, la reintroducción es un proceso largo que atraviesa por varias etapas de planeación y preparación antes de la liberación al medio natural. Una vez que se lleva a cabo, es de suma importancia continuar con el monitoreo de la población reintroducida para evaluar el éxito del proyecto y para mejorar los protocolos de futuras reintroducciones (Serio-Silva, 2010).

Para medir el éxito de cualquier trabajo de reintroducción, se debe evaluar la supervivencia, el crecimiento y/o la reproducción de los organismos. A partir de esto, se debe desarrollar un plan de manejo adaptativo de la estrategia de reintroducción inicial, que consiste en la implementación de nuevas estrategias basadas en los resultados y aprendizajes obtenidos de las reintroducciones previas. Es decir, una vez que se lleva a cabo la evaluación del éxito y se identifican los aciertos y las deficiencias del protocolo utilizado, se rediseña un nuevo plan de manejo para obtener mejores resultados en el futuro. De esta manera, podemos distinguir qué etapas del ciclo de vida o bajo qué condiciones la población es más vulnerable y así redirigir de manera más acertada los esfuerzos de conservación (Hernández-Apolinar *et al.*, 2006; Allan y Stankey, 2009; Evans *et al.*, 2014).

Como ya se mencionó, parte de los esfuerzos realizados para conservar las especies de cactáceas en riesgo, han sido la propagación y reintroducción de individuos en su hábitat natural. Stiling *et al.* (2000), reintrodujeron 96 plantas de *Opuntia corallicola* cuya distribución está limitada a ciertas islas de Florida. Esta especie se encontraba amenazada por la larva de la polilla

invasora *Cactoblastis cactorum*, por lo que la reintroducción se hizo en una de las islas en la que todavía no se tenían registros de su presencia. Durante el periodo de monitoreo (1996 a 1998) encontraron que, tanto la población original como la reintroducida, disminuyeron su densidad en más de 30%. Las principales causas de mortalidad en ambas poblaciones fueron por una enfermedad causada por un patógeno desconocido y por el pisoteo de la fauna local. Contrario a lo que se esperaba, ningún individuo pereció a causa de la polilla, enfatizando la importancia de no enfocar los esfuerzos de conservación hacia un solo factor, ya que diversos factores pueden afectar la supervivencia y el mantenimiento de las poblaciones de interés.

En el 2010, García-Rubio y Malda-Barrera establecieron un protocolo para reintroducir plántulas germinadas *in vitro* de la especie amenazada *Mammillaria mathildae* en La Cañada, Juriquilla, en el estado de Querétaro. Tras cinco meses, la población reintroducida disminuyó en más del 52% debido, sobre todo, a la baja disponibilidad de agua.

Por su parte, Birnbaum *et al.* (2011) reintrodujeron semillas y plántulas de *Astrophytum asterias* en la Reserva Las Estrellas del estado de Texas, E.U.A., como parte de una estrategia de recuperación de la especie. Monitorearon la germinación y la supervivencia de las mismas durante 14 meses, encontrando que reintroducir plántulas cultivadas en vivero es una mejor estrategia que sembrar directamente las semillas en su hábitat natural.

Muchos de estos estudios parten de diferentes técnicas de propagación de los organismos, con el fin de reintroducirlos a su medio natural. A pesar de que la propagación sea una estrategia que requiere de más recursos y con un costo mayor, resulta más exitosa en comparación con los esfuerzos de reintroducción utilizando técnicas de siembra directa de las semillas (Ceccon *et al.*, 2016). Además, la propagación resulta aún más beneficiosa si se ponen ejemplares a la venta, disminuyendo así la presión de la colecta ilegal sobre las poblaciones naturales.

1.6 Objetivos y justificación

Objetivo general

Evaluar el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis* en diferentes microambientes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, con el fin de identificar las condiciones más apropiadas para futuras reintroducciones.

Objetivos específicos

1. Caracterizar las condiciones lumínicas y de sustrato de los microambientes en donde se encuentran establecidos los individuos de *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis* (resultado de reintroducciones realizadas en 2011 y 2015).
2. Asociar las respuestas observadas respecto a la supervivencia, el crecimiento y el esfuerzo reproductivo, a las características del microambiente en el que están establecidos los individuos de la especie de estudio.
3. Identificar los estadios fenológicos, así como los periodos de floración y fructificación de *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis*.

Justificación

El taxón de estudio es endémico del Pedregal de San Ángel y está clasificado como “en peligro de extinción” (NOM-059-SEMARNAT, 2010). Debido a su restringida área de distribución y a que no se tiene información sobre los requerimientos ecológicos de estas plantas, es importante estudiar el estado actual en el que se encuentra la población (la cual es producto de dos reintroducciones; ver más adelante). Así, podremos identificar en qué microambientes los organismos presentan un mejor desempeño y brindar herramientas que permitan mejorar los programas de conservación y reintroducción.

2. Métodos

2.1 Sitio de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) localizada en el suroeste del Área Metropolitana de la Ciudad de México, dentro del campus de Ciudad Universitaria, entre las coordenadas geográficas 19°18'21'' – 19°20'11'' N y 99°10'15'' – 99°12'4'' O (Fig. 2). Su altitud va de 2,292 a 2,365 m s.n.m. y cuenta con una superficie total de 237.3 hectáreas que se dividen en tres zonas núcleo (171 ha) y 13 zonas de amortiguamiento (66 ha) (SEREPSA, 2013). Las zonas núcleo son la Zona Núcleo Oriente (ZNO), la Zona Núcleo Suroeste (ZNSO) y la Zona Núcleo Poniente (ZNP), en donde se llevó a cabo el presente trabajo (Cano-Santana *et al.*, 2009) (Fig. 3). El clima en esta zona es templado subhúmedo con lluvias en verano [Cb (w₁)(w)], de acuerdo con las modificaciones del Sistema de Clasificación Climática de Köppen (García, 2004). La precipitación promedio anual es de 835 mm y la temperatura media anual es de 15.5 °C (Castillo *et al.*, 2004). Existe una marcada división estacional entre una época de lluvias (de junio a octubre) y una época de secas (de noviembre a mayo) (Castillo *et al.*, 2004).

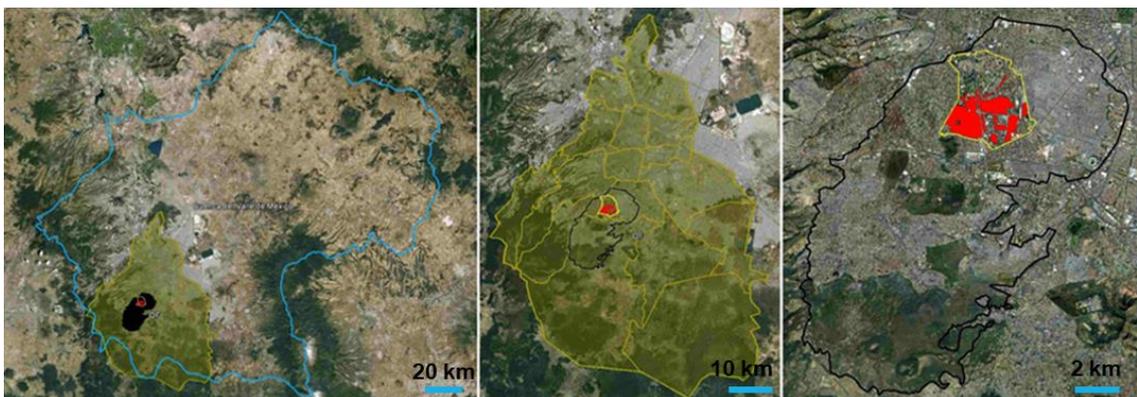


Figura 2. Ubicación de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. A la izquierda, la Cuenca de México (delimitada en azul); en el centro, la Ciudad de México (en amarillo); a la derecha, los límites del área originalmente cubierta por el derrame de lava del Xitle (en negro), Ciudad Universitaria (en amarillo) y la REPSA (rojo) (Tomado de SEREPSA, 2013).



Figura 3. Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. En rojo a la izquierda se encuentra la Zona Núcleo Poniente (ZNP), al centro la Zona Núcleo Oriente (ZNO) y a la derecha la Zona Núcleo Suroeste (ZNSO). En azul se marcan las 13 zonas de amortiguamiento (Tomado de Cano-Santana *et al.*, 2009).

El sustrato de la REPSA está formado por roca basáltica producto de la erupción del volcán Xitle hace más de 2000 años. Presenta una gran heterogeneidad espacial producto de la complejidad microtopográfica que surgió al enfriarse la lava. El suelo es escaso y poco profundo, de tipo arenoso limoso, moderadamente ácido, rico en materia orgánica y con una gran cantidad de potasio y calcio, pero pobre en nitrógeno y fósforo (Rzedowsky 1954; Castellanos *et al.*, 2017). La vegetación característica de la REPSA es de matorral xerófilo que alberga unas 337 especies de plantas pertenecientes a 74 familias y 193 géneros, siendo la familia Asteraceae la mejor representada (Castillo *et al.*, 2004; Céspedes *et al.*, 2018). La mayoría de las especies presentan una forma de crecimiento herbácea o arbustiva, encontrándose pocas especies arbóreas. Algunas de las especies dominantes del estrato arbustivo son *Pittocaulon praecox*, *Wigandia urens*, *Verbesina virgata* y *Stevia ovata*. En el estrato arbóreo se encuentran *Bursera cuneata*, *Buddleia parviflora*, y *B. cordata*. También es importante mencionar que esta comunidad vegetal es afectada por la invasión de especies exóticas que suelen ser mejores competidoras y desplazan a las nativas,

tales como *Schinus molle*, *Eucalyptus globulus*, *E. resinifera*, *Taraxacum officinale*, *Sonchus oleraceus* y *Bellis perennis* (Castillo *et al.*, 2004; Céspedes *et al.*, 2018).

2.2 Especie de estudio

Mammillaria haageana subsp. *san-angelensis* (Sánchez-Mejorada) D.R. Hunt es una planta perenne perteneciente a la familia Cactaceae. Inicialmente este taxón se describió como *Mammillaria elegans* por De Candolle (1828) a partir de ejemplares colectados por Thomas Coulter. Posteriormente Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) la reconocieron como una especie diferente con el nombre de *Mammillaria san-angelensis*, haciendo referencia a la distribución restringida que presenta asociada al Pedregal de San Ángel. Finalmente, Hunt la reubicó como una subespecie de *M. haageana* (Hunt, 2006). A la fecha, existen 7 subespecies aceptadas de *M. haageana*, lo que implica que el nombre correcto del taxón de estudio sea *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis* (Guzmán *et al.*, 2003). Esta subespecie se localiza en la región más norteña del área de distribución de toda la especie y está clasificada en la categoría de “en peligro de extinción” (Guzmán *et al.*, 2003; NOM-059-SEMARNAT, 2010). A partir de observaciones recientes en la REPSA, se puede considerar como un taxón prácticamente extinto ya que se tiene conocimiento de solamente dos ejemplares silvestres (T. Valverde, com. pers.) y la población en la que se basó el presente estudio, es reintroducida (ver más adelante).

Las plantas de esta subespecie son de tallos simples rara vez ramificados. El tallo es globoso, verde claro, de 6 a 12 cm de alto y de 4 a 7 cm de diámetro, con el ápice ligeramente hundido y cubierto completamente por espinas (Fig. 4). Los tubérculos miden alrededor de 7 mm de alto y 4 mm de diámetro, están dispuestos en 13 y 21 series espiraladas y se encuentran ocultos por las espinas. Las axilas están cubiertas de lana blanquecina y las areolas son pequeñas y

ovaladas. Las flores son campanuladas, de 12 a 15 mm de longitud y brotan en corona en la zona apical del tallo. Éstas son de color rosado con tintes verdosos hacia la base y purpúreos hacia el ápice. El fruto es claviforme, de color rojo, con semillas piriformes y testa de color castaño-amarillenta (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).



Figura 4. Ejemplar de *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis*. Se distinguen las flores en corona, la forma globosa del tallo, las espinas y las areolas. Fotografía: Rocío Brito.

2.3 Trabajo de campo

2.3.1 Antecedentes: reintroducción de la población

En el 2011, los biólogos Jerónimo Reyes y Mauricio Ávila realizaron una reintroducción que constó de alrededor de 500 individuos de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* en un área de la ZNP de la REPSA (no se tiene el dato exacto del número de plantas reintroducidas en este proyecto). Posteriormente, en 2015 se llevó a cabo otra reintroducción coordinada por los investigadores Teresa Valverde, Salvador Arias y Rocío Brito, en la que se reintrodujeron en total 200 individuos de los cuales 130 fueron organismos medianos (diámetro menor a 4.5 cm) y 70 pequeños (diámetro menor a 1.5 cm). En ese mismo año (2015) se etiquetaron y se tomaron datos del tamaño y ubicación de los individuos sobrevivientes de ambas reintroducciones. Previo al inicio de este

trabajo se trazaron mapas de la localización de los mismos. Es importante mencionar que los organismos reintroducidos provienen de pocos individuos silvestres (entre 2 y 7, según diferentes fuentes) que se polinizaron manualmente, y de cruza entre sus descendientes a lo largo de 4 o 5 generaciones (Jerónimo Reyes y Mauricio Ávila, com. pers.).

2.3.2 Seguimiento de los individuos

En el presente trabajo se hizo el seguimiento en campo (2018 a 2019) de 148 plantas provenientes de ambas reintroducciones (41 de la reintroducción de 2011 y 107 de la reintroducción de 2015) y que conformaron la población de estudio ($n = 148$). Únicamente se consideraron aquellas plantas de las que se tenían datos suficientes a partir del 2015 para hacer los análisis que se describen más adelante.

Se realizaron visitas regulares a la REPSA durante las que se tomaron datos de altura, diámetro, supervivencia y fenología reproductiva (cantidad y tipo de estructuras reproductivas que se observaron) de cada una de las plantas de la población estudiada. Los datos de altura y diámetro se tomaron anualmente, por dos años (2018 y 2019), con un vernier digital y con ellos se calculó el volumen de las plantas aproximado con la forma de un cilindro. Con los datos que se tenían desde 2015 de los 148 individuos sobrevivientes de ambas reintroducciones en ese momento y con los que se obtuvieron durante 2018 y 2019, se elaboró una base de datos con la que se realizaron los análisis correspondientes.

Para la fenología reproductiva se identificaron las fases fenológicas de las estructuras reproductivas y se hizo un conteo quincenal de todas las estructuras que produjo cada individuo de la población de estudio durante el año 2019. Esta separación temporal entre registros, permitió

reducir la posibilidad de que se contara dos veces la misma estructura y aun así tener los datos necesarios para los análisis.

2.3.3 Caracterización de los microambientes

En el 2018 se caracterizó el tipo de microambiente en el que se encontraba establecido cada individuo de la población, en términos del porcentaje de apertura del dosel y el tipo de sustrato (clasificado en tres categorías: musgo y/o *Selaginella*, roca o suelo) (Fig. 5).



Figura 5. Categorización de los microambientes según el tipo de sustrato en los que se encontraron los individuos de *M. haageana* subsp. *san-angelensis*: a) suelo, b) musgo y/o *Selaginella*, c) roca.

La apertura del dosel se evaluó a partir de fotografías hemisféricas, tomadas con orientación hacia el norte, sobre cada planta. Para la toma de las fotografías se utilizó un lente de ojo de pescado (Marca: Lens, fabricado en China) adaptado al lente de la cámara de un teléfono celular. También se utilizó una aplicación para nivelar la cámara, de tal manera que las fotografías fueran tomadas en una posición completamente horizontal. Las fotografías se analizaron con el programa Gap Light Analyzer Version 2.0 (Simon Fraser University, Canadá) para obtener el porcentaje de cielo descubierto, el cual se interpreta como una medida de “apertura del dosel”, disponible en los micrositos. Nótese que en este caso la palabra “dosel” se está utilizando genéricamente para

referirse a todo aquello que puede obstruir el paso de la luz, pues en muchas ocasiones efectivamente se trataba de plantas, pero en otras se trataba de rocas o troncos los cuales, cuando se observan desde el nivel del suelo (i.e., el nivel en el que se encuentran las plantas estudiadas), pueden llegar a producir una sombra muy importante.

Cada fotografía se editó previamente según los requerimientos del programa. Primero, se seleccionó el área circular de la imagen hemisférica y se definió la orientación geográfica de cada una. Posteriormente, se separaron los píxeles que pertenecían a cielo abierto de los que no, mediante los filtros que contiene el programa y se procesó cada imagen para obtener los resultados del porcentaje de apertura del dosel (Fig. 6) (Mostacedo *et al.*, 2000; Cabrelli, 2006).

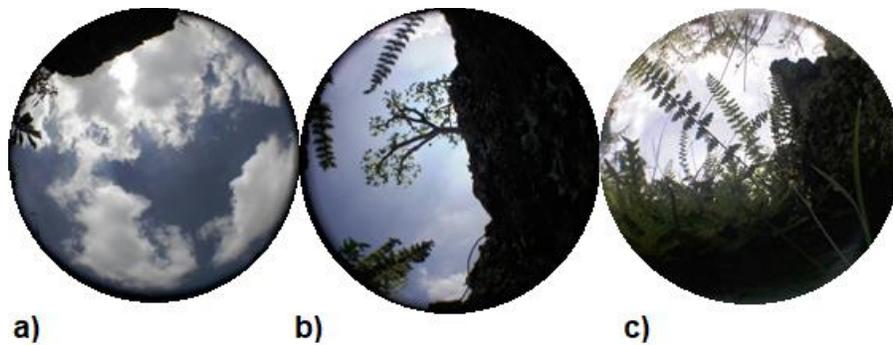


Figura 6. Ejemplo de fotografías hemisféricas tomadas sobre cada planta. a) Apertura de 98.65%. b) Apertura de 53.01%. c) Apertura de 23.02%.

2.4 Análisis de datos

Se definieron siete categorías de tamaño a partir del volumen de las plantas (Tabla 1), y se obtuvo la estructura poblacional de 2015 y 2018. Ambas estructuras poblacionales se compararon utilizando una prueba de χ^2 en el programa STATISTICA 8.0 (Stat Soft Inc., E.U.A.), con el fin de evaluar si hubo cambio en la estructura poblacional a través del tiempo. Además, se calculó la

tasa relativa de crecimiento (TRC) de cada planta en términos de su incremento en volumen, como (Cruz-Plancarte, 2019):

$$\text{TRC} = (\text{Vol}_{2018} - \text{Vol}_{2015}) / \text{Vol}_{2015}$$

Esta tasa se puede interpretar como el número de veces que creció un individuo respecto a su tamaño inicial.

Tabla 1. Categorías de tamaño utilizadas para describir la estructura poblacional de *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis*.

Categoría	Intervalo de volumen (cm ³)
1	1 a 10
2	10.1 a 20
3	20.1 a 35
4	35.1 a 50
5	50.1 a 80
6	80.1 a 120
7	> 120

Se calculó y graficó el porcentaje de la población que se encontraba establecido en cada tipo de sustrato. También, se establecieron 10 categorías de porcentaje de apertura del dosel y se graficó cuántos individuos se encontraron en cada una.

Se utilizaron modelos lineales generalizados (MLG) para evaluar el efecto de los factores microambientales (porcentaje de apertura del dosel y tipo de sustrato), el tamaño que tenía cada planta al inicio del estudio (2015) y las interacciones entre estos factores, sobre la supervivencia (2015 a 2019) y el esfuerzo reproductivo (el número de estructuras reproductivas que produjo cada

planta a lo largo de 2019). Asimismo, se graficó el porcentaje de supervivencia según el tamaño inicial de las plantas (2015) y el sustrato en el que se encontraban. Para evaluar el efecto de estos mismos factores sobre el crecimiento, se utilizó un modelo lineal (ML). Adicional a los análisis realizados con la población de estudio, se calculó el porcentaje de supervivencia para el 2018 de ambas reintroducciones para tener una estimación del éxito de las mismas, considerando la aproximación de 500 individuos para la de 2011 y los 200 individuos de la reintroducción de 2015.

Los análisis se llevaron a cabo en el software de programación R 3.5.1. Según la naturaleza de cada variable de respuesta, se utilizó una distribución diferente para cada modelo. Para el análisis del crecimiento la distribución de la variable fue normal; para el del número de estructuras reproductivas se aplicó una distribución Poisson; y para el de la supervivencia se usó una distribución binomial.

Adicionalmente, se hicieron dos regresiones lineales para analizar cómo fue la relación entre el tamaño de las plantas (volumen en 2015) y su crecimiento relativo; y la relación entre el tamaño inicial de las plantas y su número de estructuras reproductivas. Los datos del crecimiento relativo y el volumen inicial se transformaron en logaritmo decimal para normalizarlos (se comprobó con la prueba de Kolmogórov-Smirnov), y el número de estructuras reproductivas se transformó utilizando la raíz cuadrada.

Finalmente, se identificaron diferentes estadios fenológicos correspondientes a la floración (botón, flor abierta y flor senil) y fructificación (presencia de frutos) y se construyó un fenograma representando el número total de estructuras reproductiva observadas en la población de estudio, por fecha de observación (cada quince días) a lo largo de todo 2019.

3. Resultados

3.1 Estructura de la población

Se obtuvo la estructura poblacional para 2015 y 2018 de los organismos supervivientes de ambas reintroducciones que conformaron la población de estudio (Fig. 7), utilizando las categorías de tamaño definidas en la Tabla 2. En ambos años, las plantas con mayor abundancia relativa fueron las de las categorías 3 y 4, es decir, aquellas con un volumen de 20.1 a 35 cm³ y de 35.1 a 50 cm³. Por otro lado, las de menor abundancia relativa fueron las plantas de las categorías 1 y 7, con un volumen de 1 a 10 cm³ y mayor de 120 cm³, respectivamente. No se encontraron diferencias significativas en la estructura de la población entre ambos años ($\chi^2 = 6.80$, g.l. = 6, $P = 0.339$). Sin embargo, se pudo observar que aumentó la frecuencia relativa de las categorías más grandes entre 2015 y 2018, y en las categorías más pequeñas ésta disminuyó. Seguramente esto se debe a que las plantas crecieron y avanzaron a categorías de tamaño superiores en ese periodo de 3 años.

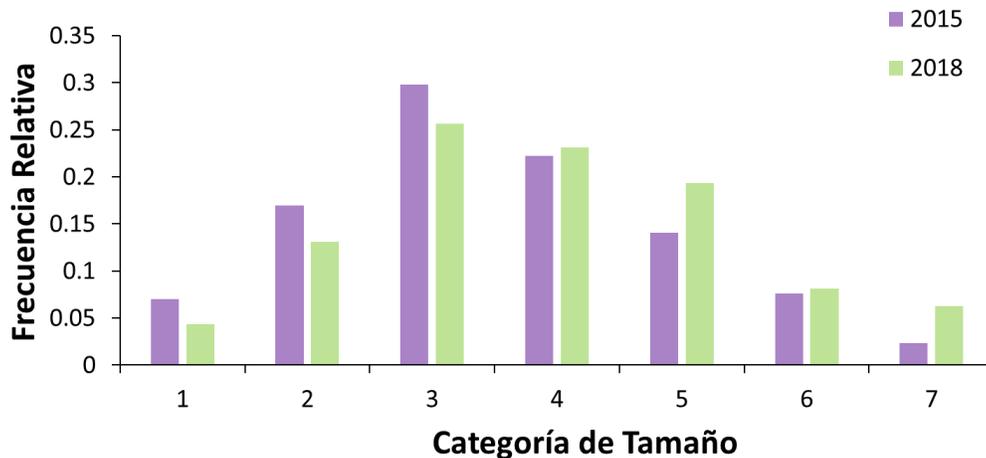


Figura 7. Estructura poblacional de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* para 2015 y 2018. Las categorías de tamaño se definen en la Tabla 2.

3.2 Microambientes en los que se encuentran establecidas las plantas

La mayor proporción de los 148 individuos estudiados de ambas reintroducciones se encontraron en microambientes con sustrato de musgo y/o *Selaginella* (Fig. 8). La proporción de individuos establecidos directamente sobre suelo fue de menos de 20%, y la de aquellos que se encontraban sobre roca fue todavía más baja. En cuanto a la apertura del dosel, la mayor proporción de individuos se localizó en ambientes con una apertura del dosel mayor al 70% (Fig. 9).

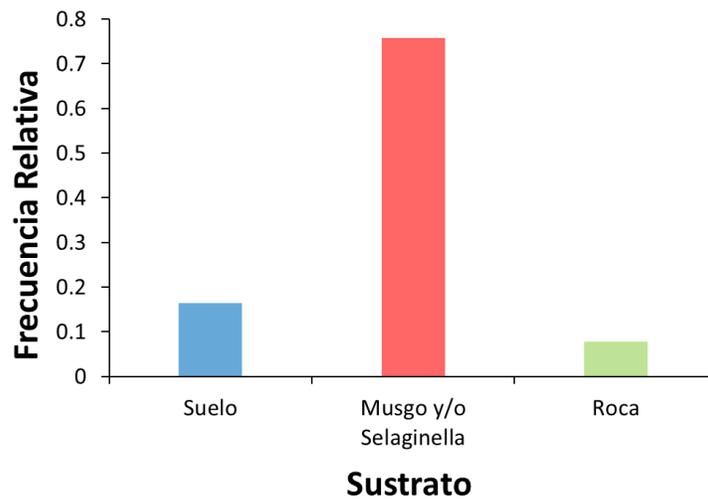


Figura 8. Distribución de los individuos de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* en los diferentes tipos de sustrato.

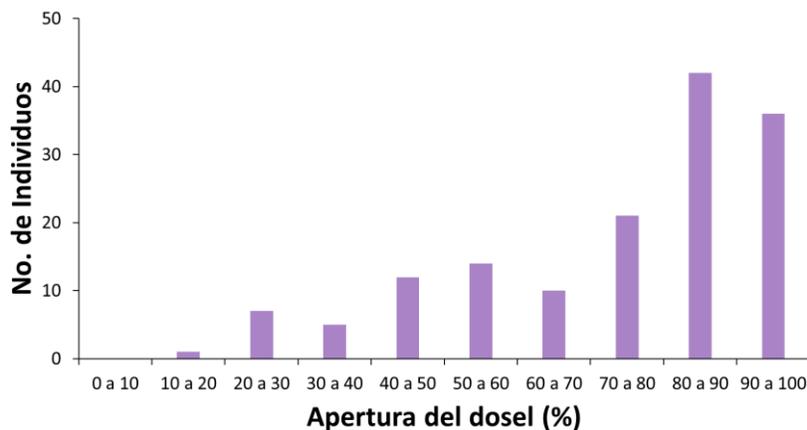


Figura 9. Distribución de los individuos de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* en microambientes con diferentes porcentajes de apertura del dosel.

3.3 Supervivencia

Para el 2018, la reintroducción de 2011 tuvo un porcentaje de supervivencia aproximado de 13% mientras que el porcentaje de supervivencia de la que se llevó a cabo en 2015 fue de 47%.

Respecto a la población de estudio, el MLG arrojó un efecto significativo de la interacción entre el tipo de sustrato y el tamaño que tenían las plantas en 2015, sobre la supervivencia (Tabla 3). Sin embargo, el efecto de estos factores por separado no fue significativo. Las otras variables y sus interacciones tampoco mostraron un efecto significativo sobre la supervivencia (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del MLG para evaluar el efecto del tamaño que tenían las plantas de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* en el 2015 y las variables microambientales (apertura del dosel y sustrato) en la supervivencia de las plantas. El valor de *P* señalado en rojo se refiere a un efecto significativo ($P < 0.05$).

	Devianza		
	Residual	G.l.	<i>P</i>
Apertura Dosel (AD)	0.022	1	0.882
Sustrato	1.354	2	0.508
Tamaño inicial (cm ³)	0.006	1	0.937
AD x Sustrato	4.081	2	0.130
AD x Tamaño inicial (cm ³)	0.915	1	0.339
Sustrato x Tamaño inicial (cm ³)	8.856	2	0.012

A partir de los resultados que arrojó el análisis estadístico, se graficó el porcentaje de supervivencia (2015 - 2019) de los individuos que crecieron en distintos tipos de sustrato y en función del tamaño inicial (Fig. 10). Para el sustrato de musgo y/o *Selaginella*, hubo un mayor porcentaje de supervivencia (94.6%) en plantas con un menor volumen inicial; conforme las plantas aumentaron de tamaño, la supervivencia en este microambiente disminuyó. Por el contrario, en los sustratos de roca y suelo el porcentaje de supervivencia fue menor en plantas pequeñas (64.9% y 22.3%

respectivamente), pero incrementó conforme eran más grandes (Fig. 10). Este efecto fue más evidente en plantas establecidas sobre roca que en aquellas establecidas sobre suelo (Fig. 10).

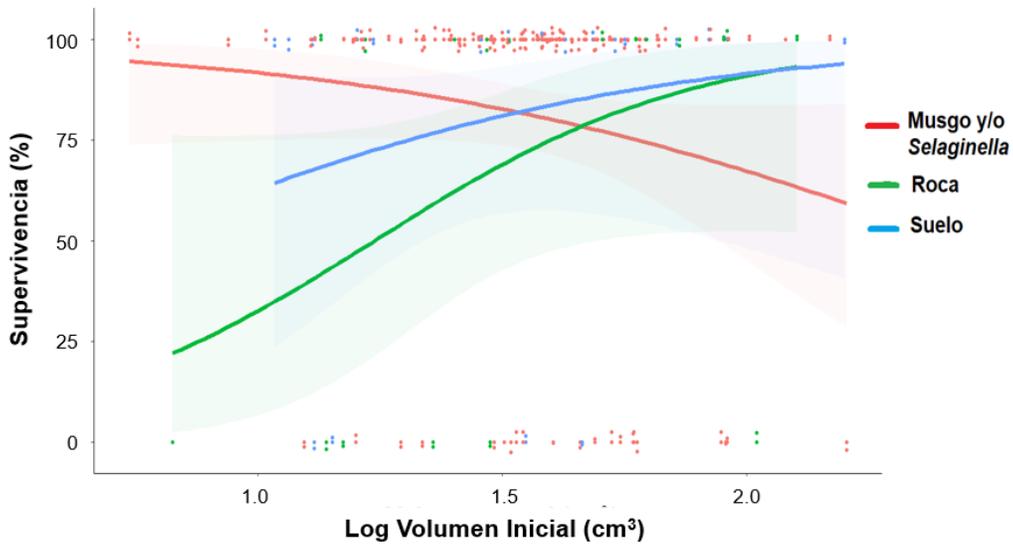


Figura 10. Porcentaje de supervivencia de 2015 a 2019 de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* según el tamaño inicial (en 2015) y el tipo de sustrato en el que estaba establecido cada individuo. Los puntos representan a los individuos que sobrevivieron (100%) o murieron (0%), y las líneas son el modelo ajustado por R que describe el comportamiento de la supervivencia.

Como ya se mencionó, por sí solo el tipo de sustrato no tuvo un efecto sobre la supervivencia (Fig. 11). Tampoco lo tuvo el tamaño inicial promedio, como puede observarse en el hecho de que el tamaño inicial de las plantas que murieron entre 2015 y 2018 fue similar al de las plantas que sobrevivieron en ese periodo (Fig. 12).

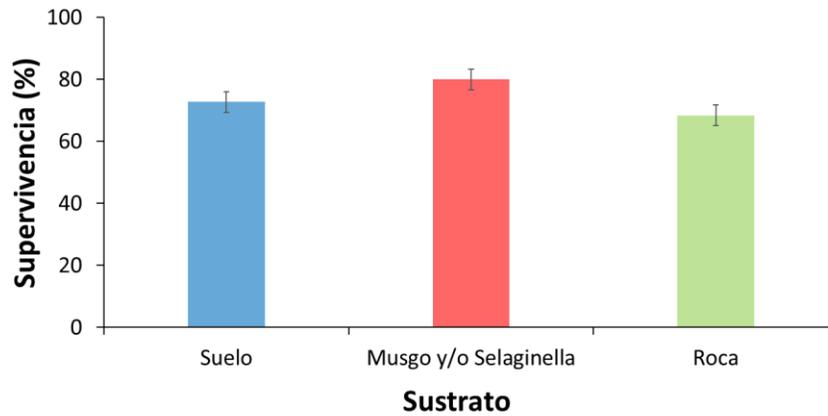


Figura 11. Porcentaje de supervivencia de los individuos de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* establecidos en cada tipo de sustrato. Las barras de error son los errores estándar.

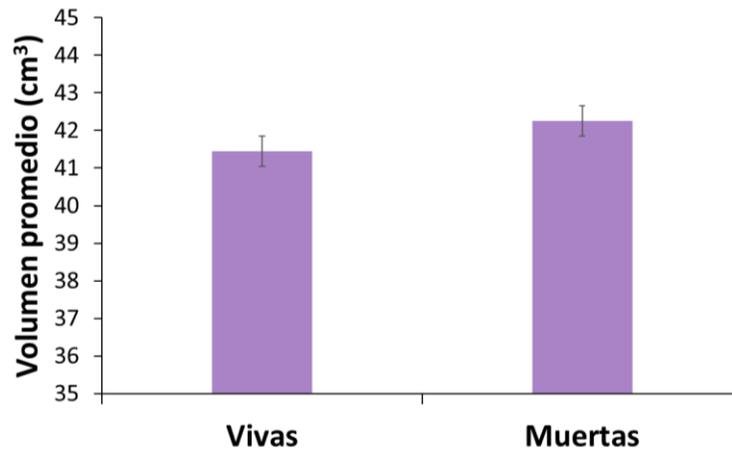


Figura 12. Volumen promedio inicial (2015) de las plantas de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* que permanecieron vivas y de las que murieron entre 2015 y 2018. Las barras de error son los errores estándar.

3.4 Crecimiento

El tamaño que tenían las plantas en 2015 tuvo un efecto significativo sobre su tasa relativa de crecimiento (Tabla 3). Mientras mayor fue el tamaño inicial, menor fue la tasa relativa de crecimiento (Fig. 13). Los demás factores incluidos en el modelo lineal y sus interacciones no tuvieron un efecto significativo sobre esta variable. Sin embargo, los efectos de la interacción entre la apertura del dosel y el volumen inicial, así como entre el sustrato y el volumen inicial fueron marginalmente significativos (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados del modelo lineal para evaluar el efecto del tamaño inicial de las plantas de *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis* en 2015 y las variables microambientales (apertura del dosel y tipo de sustrato), así como de sus interacciones, sobre la tasa relativa de crecimiento de los individuos. El valor de *P* en rojo señala un efecto significativo ($P < 0.05$). Se señalan con un * las interacciones que se consideraron marginalmente significativas.

	G.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
Apertura Dosel (AD)	1	0.050	0.823
Sustrato	2	0.383	0.682
Volumen inicial (cm ³)	1	41.289	< 0.001
AD * Sustrato	2	1.638	0.199
AD * Volumen inicial (cm ³)	1	3.176	0.078*
Sustrato * Volumen inicial (cm ³)	2	2.534	0.084*

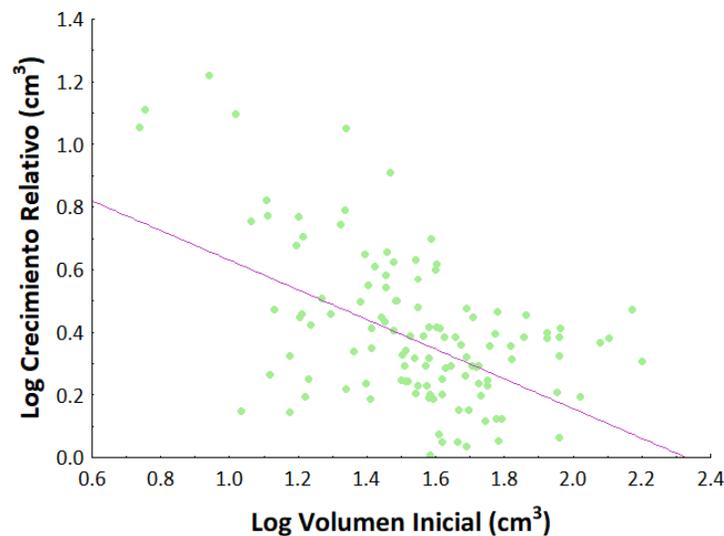


Figura 13. Relación negativa entre el logaritmo de la tasa relativa de crecimiento y el logaritmo del tamaño inicial de las plantas de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* ($r = -0.489$, $R^2 = 0.239$, $P < 0.001$).

3.5 Esfuerzo reproductivo

El MLG que evaluó el efecto de los factores experimentales sobre el esfuerzo reproductivo (medido como el número de estructuras reproductivas producidas por cada planta a lo largo de 2019), mostró efectos significativos del tipo de sustrato y del tamaño inicial (2015) de las plantas. El efecto de la

apertura del dosel fue marginalmente significativo. Además, todas las interacciones entre los factores experimentales analizados fueron significativas (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados del modelo lineal generalizado para evaluar el efecto del tamaño inicial (2015) de las plantas de *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis* y las variables microambientales (apertura del dosel y tipo de sustrato) en el esfuerzo reproductivo de los individuos. Los valores de *P* en rojo indican efectos significativos ($P < 0.05$). Se marcó con un * el factor que se consideró marginalmente significativo.

	Devianza		
	Residual	G.l.	<i>P</i>
Apertura Dosel (AD)	3.457	1	0.063*
Sustrato	79.762	2	< 0.001
Volumen inicial (cm³)	226.228	1	< 0.001
AD * Sustrato	8.383	2	0.015
AD * Volumen inicial (cm³)	82.244	1	< 0.001
Sustrato * Volumen inicial (cm³)	25.442	2	< 0.001

Las plantas que se encontraban sobre musgo y/o *Selaginella* produjeron, en promedio, más estructuras reproductivas (16.62 estructuras reproductivas promedio) que las que se encontraban en los otros tipos de sustrato (roca con 10.05 y suelo con 10.9 estructuras reproductivas promedio) (Fig. 14). Asimismo, se observó una relación positiva entre el tamaño inicial y el esfuerzo reproductivo, es decir, entre más grande era la planta, produjo un mayor número de estructuras reproductivas (Fig. 15). Hubo una tendencia marginalmente significativa a que las plantas establecidas en sitios más soleados produjeron más estructuras reproductivas que las que se encontraban en sitios relativamente menos soleados.

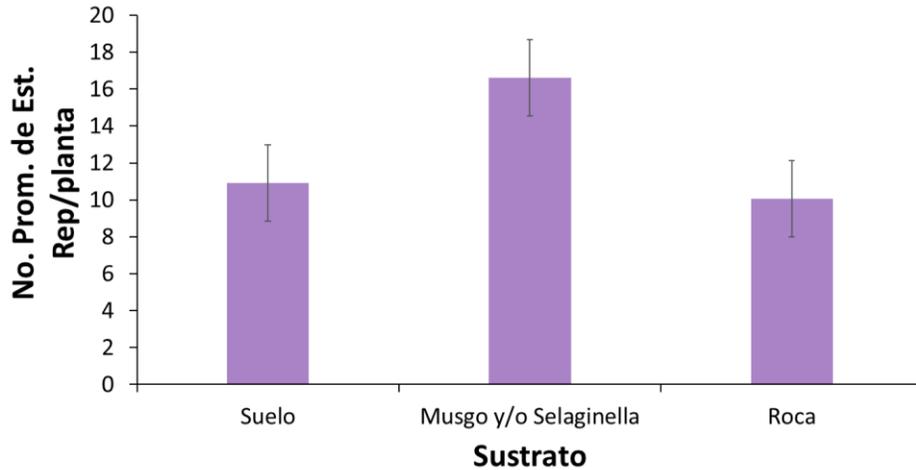


Figura 14. Número promedio de estructuras reproductivas producidas por cada planta de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* en los tres tipos de sustrato durante 2019. Las barras de error son los errores estándar.

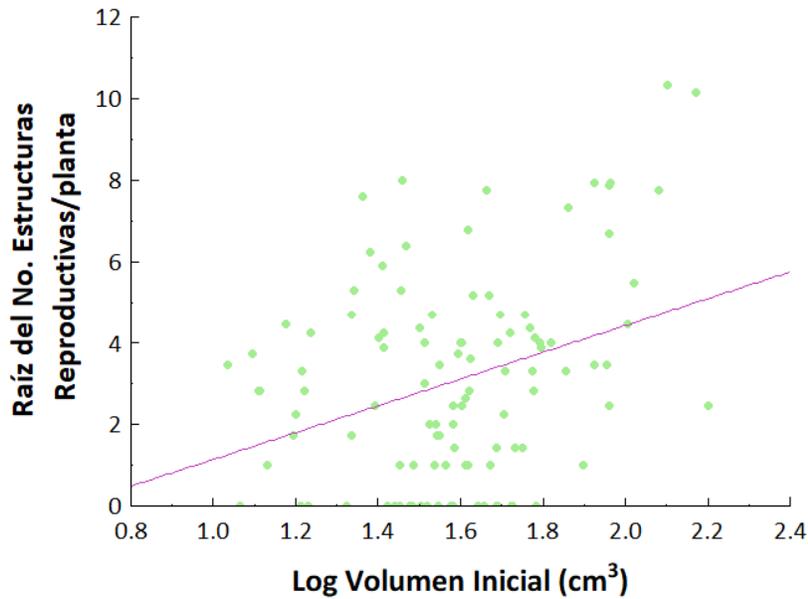


Figura 15. Relación positiva entre la raíz cuadrada del número de estructuras reproductivas producidas en 2019 y el logaritmo del volumen inicial (2015) de las plantas de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* ($r = 0.346$, $R^2 = 0.119$, $P = 0.019$).

Considerando el efecto de las interacciones de las variables (tipo de sustrato, apertura del dosel y volumen inicial) sobre el esfuerzo reproductivo, se observó que los individuos que se encontraban bajo una mayor apertura del dosel y que tuvieron un tamaño inicial más grande mostraron un mayor esfuerzo reproductivo (Fig. 16a y 16b). Respecto a los tipos de sustrato, los efectos previamente

mencionados fueron más evidentes en los individuos que se encontraban sobre musgo y/o *Selaginella* que en los otros tipos de sustratos. Finalmente, se puede observar que el efecto que tuvo el volumen inicial fue más notorio en el esfuerzo reproductivo de las plantas que el de la apertura de dosel (Fig. 16c).

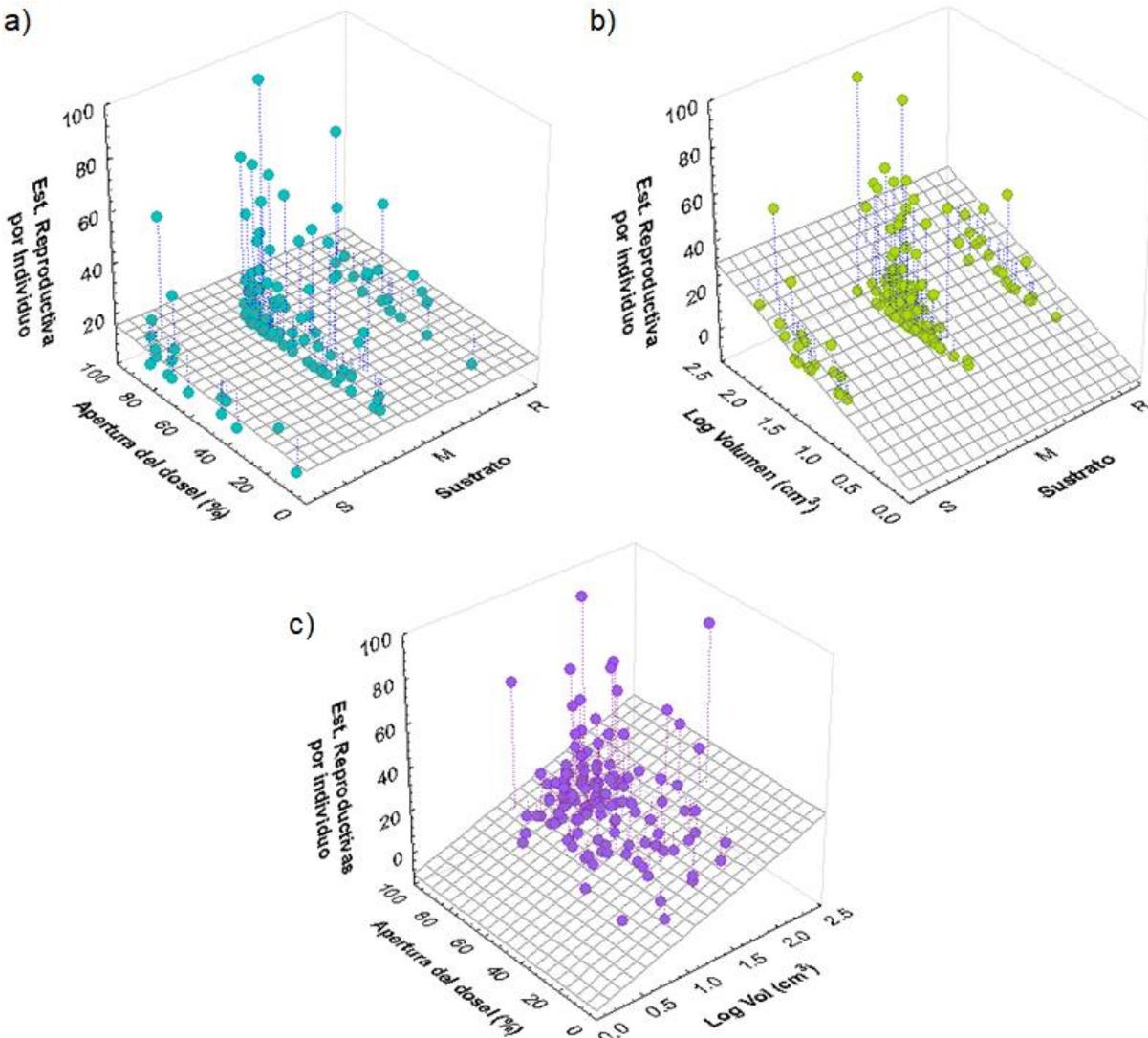


Figura 16. Esfuerzo reproductivo (medido en términos del número de estructuras reproductivas producidas por individuo a lo largo de 2019) según: a) la apertura del dosel y el tipo de sustrato (S = suelo, M = musgo y/o *Selaginella* y R =roca), b) el volumen inicial y el tipo de sustrato y c) la apertura del dosel y el volumen inicial. Los puntos representan a los individuos, mientras que las “sábanas” son el ajuste lineal hecho por el programa Statistica 8.0.

3.6 Fenología reproductiva

Se identificaron cuatro estadios fenológicos: botones, flores abiertas, flores seniles y frutos (Fig. 17). La floración de *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis* inició a finales de octubre, extendiéndose hasta abril, correspondiendo con la temporada de secas. Por otro lado, la producción de frutos se dio durante la temporada de lluvias, entre junio y noviembre (Fig. 18). En los primeros meses del año, el número de botones fue mayor que el de otras estructuras reproductivas. El pico de floración ocurrió entre enero y marzo; conforme avanzó el año, el número de flores abiertas disminuyó mientras que el número de flores seniles incrementó. Al acercarse la temporada de lluvias el número de frutos observados en cada visita aumentó gradualmente. Es de notar que el número de frutos fue mucho menor que el número de flores.

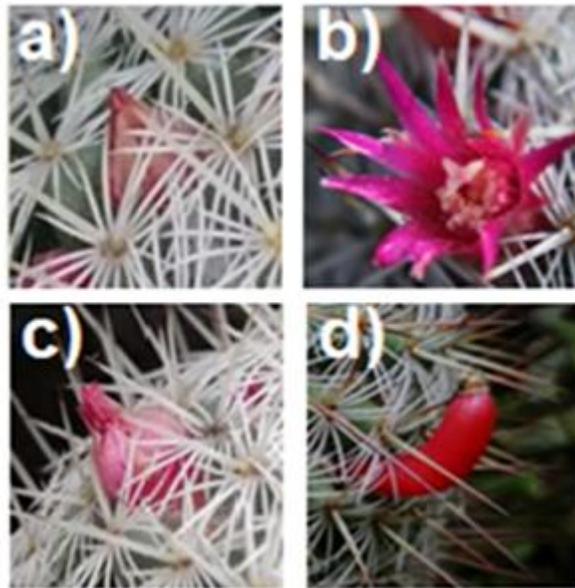


Figura 17. Estadios fenológicos de *M. haageana* subsp. *san-angelensis*: a) botón, b) flor abierta, c) flor senil, d) fruto.

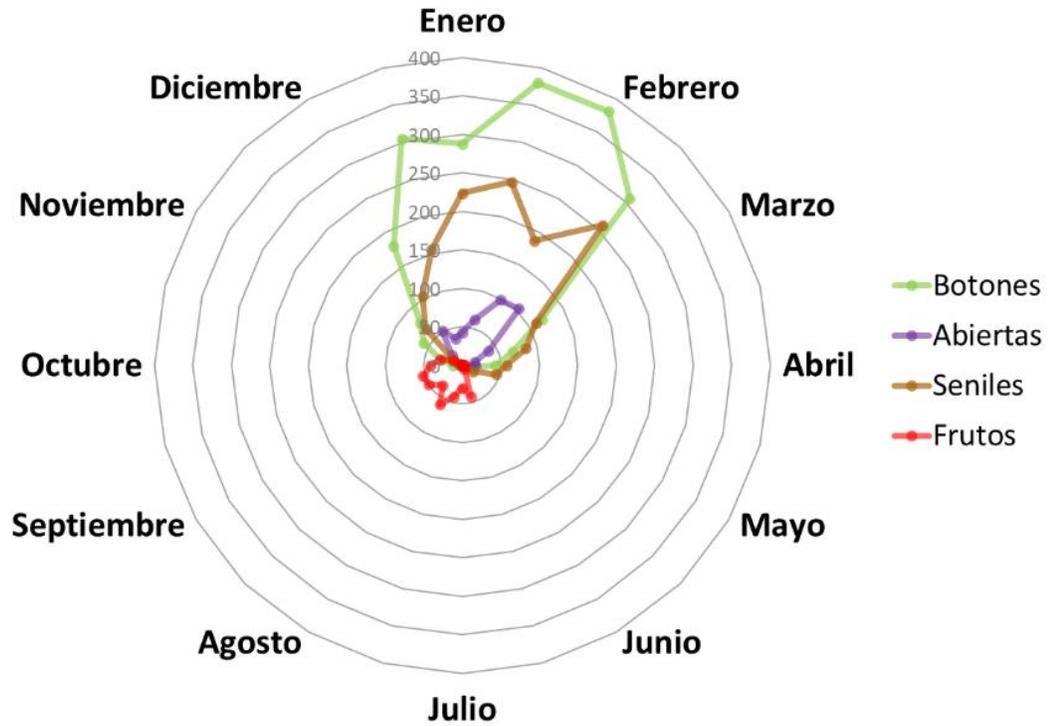


Figura 18. Fenograma del total de estructuras reproductivas (botones, flores abiertas, flores seniles y frutos) de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* producidas durante 2019. Datos tomados quincenalmente.

4. Discusión

Mammillaria haageana subsp. *san-angelensis* es un taxón del que se sabe muy poco. Su población natural se encuentra prácticamente extinta y la población existente es producto de dos reintroducciones, una en 2011, que para el 2018 tenía un porcentaje de supervivencia de 13%, y otra en 2015, cuyo porcentaje de supervivencia en el mismo año (2018) era de 47%. Al ser endémica del Pedregal de San Ángel, es importante estudiar el estado actual de la población para evaluar el éxito de las reintroducciones. Identificar los microambientes en que los organismos se desempeñan mejor durante todo su ciclo de vida, nos permite precisar futuras acciones de conservación. Con la información obtenida de este estudio podremos brindar pautas para aumentar las probabilidades de supervivencia, así como las tasas de crecimiento y reproducción para las futuras reintroducciones, hasta el punto en que la población llegue a ser autosuficiente.

4.1 Estructura de la población

La estructura poblacional no cambió significativamente entre 2015 y 2018. En ambos años se encontró una mayor proporción de individuos en las categorías de tamaño intermedias (Fig. 7). Al no aumentar la frecuencia relativa de las primeras categorías de tamaño, podemos decir que todavía no hay reclutamiento natural en la población. Incluso, hubo un decremento en el número de individuos pequeños, quizá como resultado de la mortalidad, pues en estas etapas son más susceptibles a los cambios ambientales (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Si bien no se encontró una diferencia significativa entre la estructura poblacional de ambos años, en este periodo (2015 a 2018) se observó que el número de organismos aumentó en las categorías de mayor tamaño, indicando una tendencia de los individuos a avanzar a las categorías de tamaño inmediatamente superiores (Fig. 7).

4.2 Microambientes en los que se encuentran establecidas las plantas

La mayoría de los individuos sobrevivientes se encontraron establecidos sobre musgo y/o *Selaginella* (Fig. 8) y bajo un dosel con una apertura mayor a 70% (Fig. 9). La “preferencia” por este tipo de microambientes podría ser el resultado de una mayor supervivencia en estas condiciones, o podría deberse a que, cuando se llevó a cabo la reintroducción, los individuos se plantaron con mayor frecuencia en estos sitios. Sabemos que al menos durante la segunda reintroducción (2015), no se utilizó ningún criterio específico para elegir los microambientes en los que se colocaron los individuos (Valverde, com. pers.), por lo que es posible que inconscientemente los investigadores involucrados hayan tomado decisiones que se reflejaron en los resultados. De las plantas reintroducidas que murieron durante el estudio (2018 a 2019), 63.5% se encontraba sobre musgo y/o *Selaginella*, 28.6% sobre suelo y 7.94% restante estaba establecido sobre roca. Esta proporción es parecida a la de las plantas vivas, sugiriendo que su distribución actual en los microambientes tipificados fue resultado de un sesgo en el momento de elegir los puntos de siembra.

4.3 Supervivencia

En el sustrato de musgo y/o *Selaginella* la supervivencia fue mayor en plantas con un menor volumen inicial y conforme eran más grandes, ésta disminuyó. Por el contrario, en los sustratos de roca y suelo la supervivencia fue más alta en plantas que inicialmente eran más grandes, siendo este efecto más evidente en las que estaban sobre roca (Fig. 10).

Los requerimientos fisiológicos de las plantas cambian a lo largo de toda su vida, causando diferencias en el desempeño de cada etapa según las condiciones del micrositio en el que se encuentran (Ruedas, *et al.*, 2000; Molina, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Smith, 2007).

Durante las primeras etapas de desarrollo, algunas especies de cactáceas y suculentas presentan metabolismo C_3 y conforme pasan semanas o incluso meses, cambian al metabolismo CAM. Éste se caracteriza por el cierre de estomas durante el día, minimizando la pérdida de agua y permitiendo una mayor tolerancia a la aridez característica de los ambientes en los que habitan. Mientras más tempranamente se exprese el metabolismo CAM, mayores serán las probabilidades de supervivencia durante estas etapas del ciclo de vida (Altesor *et al.*, 1992; Ayala-Cordero *et al.*, 2006; Arias-Medellín *et al.*, 2019).

Este cambio en el metabolismo se ha observado para *Opuntia pilifera*, *O. ficus-indica*, *O. elatior*, *Stenocereus queretaroensis*, *S. beneckei* y *Neobuxbamia tetezo* y *Ferrocactus recurvus* (Altesor *et al.*, 1992; Loza-Cornejo *et al.*, 2003; Ayala-Cordero *et al.*, 2006; Winter *et al.*, 2008; Winter *et al.*, 2011). Si las plantas más pequeñas de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* efectivamente presentan metabolismo C_3 al igual que los ejemplos mencionados, éstas tendrían una mayor tasa de evapotranspiración en comparación con las plantas más grandes, requiriendo una mayor cantidad de agua. Es probable que las plantas pequeñas que se encontraban sobre musgo y/o *Selaginella* compensaron mejor la pérdida de este recurso gracias a que el musgo es capaz de retener la humedad (Rams, 2008). De esta manera, la supervivencia en etapas tempranas se vio afectada, lo que podría interpretarse como una forma indirecta de selección de hábitat respecto a otros sustratos con menor humedad (Begon *et al.*, 2006; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008)

A diferencia de otras cactáceas, muchas *Mammillarias* son capaces de establecerse en espacios abiertos, sin la protección de plantas nodrizas (Valverde *et al.*, 1999; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2001; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). En el caso del organismo de estudio, no es posible inferir nada con respecto a sus requerimientos para el establecimiento en este sentido, pues las plantas reintroducidas fueron criadas en invernadero y los micrositios en los que se plantaron

fueron elegidos por los investigadores que realizaron la reintroducción. Incluso si naturalmente no fuera necesaria la presencia de una nodriza para el establecimiento, lo que sí podemos sugerir es que el sustrato de musgo y/o *Selaginella* fue capaz de amortiguar en cierta medida las condiciones ambientales, contribuyendo a una mayor supervivencia de las plantas más pequeñas en estos microambientes (Mendoza-Hernández *et al.*, 2012). Sin embargo, es importante mencionar que, para otras cactáceas y plantas de otras familias, se ha documentado que la reintroducción de plántulas criadas en invernadero es una estrategia que tiene mayor éxito para la conservación que la siembra directa de semillas en el campo (Birnbaum *et al.*, 2011; Ceccon *et al.*, 2015).

Con plantas más grandes parece ocurrir lo contrario, el sustrato de musgo y/o *Selaginella* tuvo un efecto negativo en la supervivencia, probablemente porque las plantas de mayor tamaño cuentan con mecanismos para hacer frente a las condiciones ambientales imperantes, en particular a la limitación de agua (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Notamos que, durante la temporada de lluvias, el sustrato de musgo y/o *Selaginella* almacenaba más agua de la que las plantas de mayor tamaño parecían requerir, ocasionando que algunas llegaran a pudrirse (observación personal). Probablemente se sobrepasó el nivel óptimo de este recurso, ocasionando efectos negativos en la supervivencia de los organismos (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Begon *et al.*, 2006).

La presencia de suelo, en comparación con los otros sustratos, representa cierta ventaja pues en él hay acumulación de materia orgánica y nutrientes minerales, lo que pudo haber determinado que la mortalidad no fuera tan drástica en plantas pequeñas como lo fue en la roca (Fig. 10) (Castellanos-Vargas *et al.*, 2017). Adicional a esto, el que las plantas establecidas sobre suelo se encontraran cerca de rocas elevadas sobre la superficie del sustrato (pues generalmente el suelo se acumula en espacios pequeños ligeramente hundidos entre las rocas), pudo generar un efecto

indirecto de amortiguamiento de la insolación y de la consecuente pérdida de agua (Nobel *et al.*, 1992; Munguía-Rosas y Sosa, 2008; Peters *et al.*, 2008; Arena *et al.*, 2015; Fujita y Mizuno, 2015).

Algunas rocas con porosidad son capaces de retener algo de humedad, mitigar las temperaturas nocturnas evitando el daño por congelación y ofrecer sombra durante el día (Nobel *et al.*, 1992; Munguía-Rosas y Sosa, 2008; Conner *et al.*, 2020). Se ha observado que varias especies del género *Mammillaria* se asocian con rocas más que con plantas nodrizas. Por ejemplo, se vio que la longevidad y el crecimiento de plántulas de *M. pectinifera*, fueron mayores al estar situadas cerca de rocas en comparación con las que estaban situadas cerca de plantas (Peters *et al.*, 2008). En el caso de la población de estudio, los individuos de mayor tamaño que estaban sobre roca se vieron beneficiados por las ventajas que estas conferían, además de que no tenían el exceso de agua que representaba el musgo y/o *Selaginella* por lo que tuvieron una mayor supervivencia que las plantas del mismo tamaño establecidas en este sustrato (Nobel *et al.*, 1992). Sin embargo, de los tres tipos de sustratos, este siempre tuvo el porcentaje de supervivencia más bajo (Fig. 10)

4.4 Crecimiento

El crecimiento de las cactáceas se ve influido por factores ambientales, interacciones biológicas y factores intrínsecos como la variación genética, la forma de crecimiento, las relaciones alométricas y las tasas metabólicas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). En algunas especies de cactáceas globosas, se han observado tasas de crecimiento mayores respecto a las columnares, principalmente en etapas tempranas (Ruedas *et al.*, 2000; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008; Miquelajauregui y Valverde, 2010). En el caso de *M. haageana* subsp. *san-angelensis*, el crecimiento relativo de los individuos fue inversamente proporcional a su tamaño inicial (Fig. 13). Entre más pequeña era una planta, creció más con respecto al tamaño que tenía y entre más grande era, su crecimiento fue menor. Este

es un comportamiento común en las primeras etapas de vida, pues las plantas invierten más recursos en el crecimiento que en otros procesos, como la reproducción (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Las interacciones del tamaño inicial con la apertura del dosel, y del tamaño inicial con el tipo de sustrato, fueron marginalmente significativas (Tabla 4). Esto significa que el efecto del tamaño inicial tendió a diferir entre los diferentes tipos de sustrato y bajo los diferentes niveles de apertura del dosel. A pesar de que las cactáceas están adaptadas a condiciones de aridez, el agua es un recurso fundamental para su metabolismo y, por lo tanto, el sustrato en el que se encuentren y su capacidad de retención de agua es de suma importancia para todos los procesos del ciclo de vida (Gibson y Nobel, 1986; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Probablemente lo limitado de nuestro tamaño de muestra en los diferentes sustratos nos impidió observar patrones más claros con respecto al efecto de esta variable sobre el crecimiento. Si queremos asegurar el éxito de futuras reintroducciones y así la permanencia de esta subespecie en la REPSA, es necesario investigar más a fondo el efecto tanto del tipo de sustrato como del ambiente lumínico sobre su crecimiento en diferentes etapas del ciclo de vida.

4.5 Esfuerzo reproductivo y fenología reproductiva

La cantidad de estructuras reproductivas que producen las plantas de *M. haageana* subsp. *santalensis* parece ser el resultado de una mezcla compleja de varios factores. En este trabajo se encontró que el tamaño inicial, el tipo de sustrato y las interacciones entre todos los factores experimentales incluidos en el análisis, tuvieron un efecto significativo sobre la reproducción (Tabla 5). Las plantas que produjeron una mayor cantidad de estructuras reproductivas fueron las más grandes y que se encontraban bajo un dosel más abierto (Fig. 16c). En el medio natural es muy común que conforme aumente el tamaño de los individuos aumente su fecundidad. Los individuos

más grandes suelen contar con una mayor cantidad de recursos para asignar a esta función mientras que los de menor tamaño asignan los recursos disponibles principalmente a la supervivencia y al crecimiento (Godínez–Álvarez *et al.*, 2003).

Sobre el sustrato de musgo y/o *Selaginella* se observó que individuos con una apertura del dosel superior al 70% y con un volumen inicial aproximado de 17 cm³ (Log Volumen = 1.25 cm³) ya tenían un esfuerzo reproductivo considerable (Fig. 16). Sin embargo, este sustrato tuvo un efecto negativo en la supervivencia de las plantas más grandes, que fueron precisamente las que produjeron más estructuras reproductivas. Los individuos que estaban sobre suelo tuvieron un mayor esfuerzo reproductivo que los que estaban sobre roca (Fig. 14). Debido a que el primer sustrato presenta una mayor disponibilidad de nutrientes, se favorece más la reproducción (Ruedas *et al.*, 2000; Godínez–Álvarez *et al.*, 2003; Castellanos-Vargas *et al.*, 2017).

En el periodo de estudio (2019) la floración de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* comenzó a finales de octubre y terminó en abril (Fig. 18). Los botones florales comenzaron a emerger en la segunda quincena de octubre y el máximo de floración se observó entre enero y febrero. La producción de frutos se observó de junio a noviembre correspondiendo con la temporada de lluvias. La floración es diurna y las flores duran pocos días abiertas (observación personal), lo que explica que se observaron con mayor frecuencia flores seniles que abiertas.

La fenología del taxón estudiado es similar a la de otras especies de *Mammillaria*, cuya temporada reproductiva comienza poco antes del invierno (Contreras y Valverde, 2002; Flores-Martínez *et al.*, 2013). Por su parte, *M. magnimamma*, que también se distribuye en la REPSA, tiene un periodo de floración que va de febrero a junio y la producción de frutos va de junio a agosto (Valverde *et al.*, 2004; Valverde y Chávez, 2009). Existe un ligero desfase temporal en la floración de estas dos especies pues *M. magnimamma* comienza a florecer poco después de que

termina el pico de floración de *M. haageana* subsp. *san-angelensis*. Las flores de *M. magnimamma* son ligeramente más grandes y de color más blanquecino, pero morfológicamente similares por lo que es posible que compartan polinizadores (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Si la floración de ambas fuera completamente simultánea, sería menos probable que los polinizadores encontraran uno tras otro a dos individuos en flor de *M. haageana* subsp. *san-angelensis*, pues su densidad poblacional es muy baja, y sería más probable que se encontraran con flores de *M. magnimamma*, cuya densidad poblacional es mucho más alta. Esto puede interpretarse como una expresión del efecto Alleé, un fenómeno al que seguramente ya está sometida la población, pero que se acentuaría si los picos de floración de ambas especies se sobrelaparan (Primack, 1993; Valverde y Chávez, 2009). La competencia por polinizadores entre dos especies puede llevar a la exclusión de una de ellas convirtiéndose en una fuerza selectiva que promueve la divergencia de rasgos asociados a la reproducción, como es la temporada de floración. En el sitio de estudio, este fenómeno podría explicar el desfase temporal que existe en la fenología reproductiva de estas dos especies congéneres, disminuyendo la competencia por polinizadores y la probabilidad de hibridación entre éstas (Waser, 1978; Moreira-Hernández y Muchhala, 2019).

Durante la toma de datos se observaron visitantes florales como abejas, hormigas y coleópteros pequeños. Las abejas, que eran de talla muy pequeña, fueron las únicas que entraron por completo a las flores en busca de néctar, manteniéndose en contacto directo con las anteras (observación personal). En otras plantas del género (*M. hutzilopochtli* y *M. grahamii*) se tienen registros de abejas y avispas como polinizadores (Bowers, 2002; Flores-Martínez *et al.*, 2013).

La fructificación de *M. magnimamma* inicia poco después de terminar la floración mientras que los frutos de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* empiezan a surgir aproximadamente dos meses después de que termina su floración (Fig. 18). La primera es una planta de mayor tamaño

por lo que se puede suponer que dispone de más recursos para producir los frutos en menos tiempo. Aunque a *M. haageana* subsp. *san-angelensis* le toma dos meses que sus frutos maduren, su producción coincide con la temporada de lluvias, lo cual es favorable para la germinación de semillas y el subsecuente establecimiento de plántulas (Ruedas, 2000; Valverde *et al.*, 2004).

Las semillas liberadas al principio de la temporada de lluvias, las cuales no presentan latencia, tendrán condiciones hídricas adecuadas para la germinación, mientras que las que son liberadas al final de esta temporada podrían formar un banco de semillas (Zahid Cosío-Arreola, com. pers.). Una vez que las semillas están en el suelo, pueden pasar por ciclos de hidratación y deshidratación, lo que probablemente favorecería que la germinación al siguiente año sea más rápida y que el porcentaje de supervivencia de plántulas sea mayor (preacondicionamiento natural) (González-Zertuche *et al.*, 2001; Flores y Briones, 2001; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Santini y Martorell, 2013). Para identificar el efecto de la selección de hábitat durante la germinación de las semillas, es necesario estudiar más a fondo los procesos de dispersión y los requerimientos específicos que necesitan para germinar.

Algunas especies del género tienen semillas quiescentes que germinan poco tiempo después de ser liberadas, siempre y cuando estén en condiciones favorables de humedad y temperatura (Ruedas *et al.*, 2000; Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004; Flores-Martínez *et al.*, 2008). Para *M. haageana* subsp. *san-angelensis*, el porcentaje de germinación de semillas recién colectadas es de 69% en condiciones controladas; y las de un año de edad alcanzan un porcentaje de 86% (Cosío-Arreola y Valverde, datos sin publicar). Como se mencionó, las semillas de este taxón no presentan latencia innata, sin embargo, la capacidad germinativa sí parece aumentar durante el primer año, al menos en condiciones controladas (en semillas de 2 años de edad la germinación vuelve a disminuir hasta poco menos de 70%). Si estas semillas son dispersadas por endozoocoria, el paso por el

tracto digestivo de sus dispersores podría ser solo un medio de transporte, y no un requerimiento para la germinación (Navarro-Carbajal *et al.*, 2015).

Las cactáceas producen frutos con un gran número de semillas y su porcentaje de germinación suele ser bajo en el medio natural (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). El número de semillas de los frutos de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* es relativamente bajo en comparación con otras especies del género, con sólo alrededor de 13 ± 7.9 semillas por fruto ($n = 110$) (observación personal). Sería importante evaluar el *seed set* en esta especie, es decir, qué proporción de los óvulos disponibles se transforman en semillas. Un *seed set* bajo podría deberse a una limitación por polinizadores o a un problema de endogamia, siendo que todos los individuos introducidos provienen de un número limitado de plantas parentales (Contreras y Valverde, 2002; Valverde *et al.*, 2004; Peters *et al.*, 2009).

4.6 Implicaciones y perspectivas para la conservación

Es claro que *M. haageana* subsp. *san-angelensis* es un taxón sumamente vulnerable. Su baja densidad poblacional, su reducida área de distribución, el hecho de que la REPSA se encuentra inmersa en medio de una gran metrópoli y la colecta ilegal son los principales factores que han llevado a que sea categorizada como una subespecie en peligro de extinción (Guzmán *et al.*, 2003; Valverde y Chávez, 2009; NOM-059-SEMARNAT, 2010). Como se comentó, la especie está virtualmente extinta en la REPSA y la población estudiada es reintroducida. Se cree que los factores que causaron su virtual extinción fueron la colecta ilegal y el cambio en las condiciones ambientales debido al proceso de sucesión por el que pasa la REPSA (Salvador Arias, com. pers.), aunado a sus características demográficas intrínsecas que la limitan en su potencial de crecimiento poblacional, al igual que en otras especies del género (Contreras y Valverde., 2002).

Los primeros esfuerzos de conservación *ex situ* de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* fueron la reproducción en el invernadero del Jardín Botánico de la UNAM y el cultivo y propagación *in vitro* a partir de unos cuantos individuos que se rescataron de la zona en la que se construyó el centro comercial Perisur (Jerónimo Reyes, com. pers.). Para la reproducción se llevaron a cabo polinizaciones manuales entre los individuos con los que se contaba, de las cuales se obtuvieron semillas. Éstas se pusieron a germinar en invernadero para obtener nuevos individuos, y así ha seguido el proceso de producción de plantas, todas descendientes de ese puñado de individuos iniciales. Por su parte, en el laboratorio de cultivo de tejidos del Dr. Víctor Chávez se ha llevado a cabo la producción de individuos por ese medio. Aprovechando estos esfuerzos, también se han producido plantas para la venta, reduciendo así la presión de colecta (Valverde y Chávez, 2009).

Las reintroducciones de las que se derivó la población estudiada se llevaron a cabo con organismos obtenidos de las cruas realizadas en el invernadero (Valverde, com. pers.). Como no se utilizaron criterios específicos durante las reintroducciones, lo que se buscó en el presente trabajo fue brindar elementos para mejorar la estrategia de conservación. Así, nos propusimos evaluar cuáles son los microambientes más favorables para realizar futuras reintroducciones. En el sustrato de musgo y/o *Selaginella* las plantas de al menos 17 cm³ (Log Volumen Inicial = 1.25 log) tuvieron un porcentaje de supervivencia superior al 85% y presentaban un esfuerzo reproductivo considerable, sin embargo, este tipo de sustrato tuvo efectos negativos en las plantas de mayor tamaño. Por otro lado, en el sustrato de suelo las plantas con un volumen aproximado de 30 cm³ (Log Volumen Inicial = 1.5 cm³) tuvieron un porcentaje de supervivencia similar y este porcentaje incrementó al aumentar el tamaño (Fig. 10). Reintroducir plantas más grandes asegura una mayor proporción de sobrevivientes a largo plazo, pero requiere de un tiempo más prolongado de cuidados

en invernadero (Ceccon, 2015). Se sugiere que la opción más viable es reintroducir plantas de al menos 17 cm³ en musgo y/o *Selaginella*, considerando que se encuentren a unos centímetros de una roca para conservar algunas ventajas del amortiguamiento ambiental, condición que no es difícil de encontrar en el pedregal. De esta manera no se invierten tantos recursos en su mantenimiento, como sería el caso si se reintrodujeran plantas más grandes, y se aumenta la probabilidad de que, tras la reproducción, al caer las semillas de estas plantas, encuentren las condiciones microambientales necesarias para germinar y establecerse. En el caso de que se cuenten con los recursos necesarios para mantener y posteriormente reintroducir plantas de mayor tamaño, una opción viable para éstas sería el sustrato de suelo.

La siembra directa de semillas puede ser una opción alternativa para reducir los esfuerzos de reintroducción, sin embargo, en este taxón no se recomienda utilizar este método como única estrategia de conservación (Ceccon, 2015). Los datos de Cosío-Arreola (en preparación) muestran que la germinación de semillas sobre el suelo de la REPSA fue menor de 20%, sin embargo, al cabo de una semana ninguna de las plántulas resultantes sobrevivió.

También debemos considerar en qué zonas de la REPSA es conveniente reintroducir las plantas. Si se colocan en áreas concurridas, como son las zonas de amortiguamiento o los alrededores del Jardín Botánico, la extracción ilegal podría llegar a impedir que las poblaciones se establecieran. Es recomendable que la reintroducción se realice en las partes más conservadas de las zonas núcleo en las que el acceso sea difícil y poco probable, lejos de caminos y veredas.

En junio de 2018 se registró un individuo con una altura de 0.86 cm y un diámetro de 0.99 cm (Fig. 19). Su pequeño tamaño nos llevó a pensar que era el primer evento de reclutamiento natural observado por nosotros, muy probablemente ocurrido a partir de la reproducción de los individuos de la población reintroducida que hemos estado siguiendo. Desafortunadamente, en

marzo de 2019 este individuo desapareció junto con un individuo de *Mammillaria magnimamma* que estaba junto a él. Se sospecha que ambos individuos fueron extraídos ilegalmente por algún colector aficionado, pues encontramos la tierra completamente removida en el punto exacto en el que estaban establecidos. Esto mismo se ha observado en otras plantas de la población estudiada, que han desaparecido sin dejar ningún otro rastro más que un hoyo en la tierra en el punto en el que estaban establecidas, sugiriendo igualmente que fueron extraídas. Lamentablemente, el problema de la extracción ilegal probablemente no va a desaparecer, pero la presión de colecta será menor si las plantas se encuentran menos accesibles. Mientras esta fuente de “mortalidad” no sea controlada en la población de *M. haageana* subsp. *san-angelensis*, seguirá siendo sumamente difícil que ésta sea autosostenible.

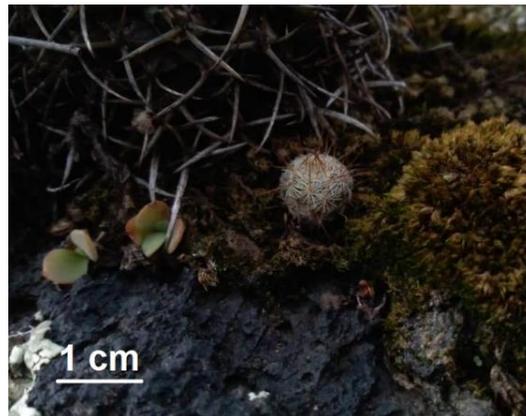


Figura 19. Ejemplar de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* encontrado en junio de 2018, posiblemente resultado de reclutamiento natural.

Entre 2018 y 2019 no se localizaron 18 ejemplares de los que se tenía registro. Se descarta que su desaparición haya sido resultado de herbivoría, pues en la REPSA no se ha registrado ningún animal que consuma por completo este tipo de planta sin dejar rastro de ellas. Usualmente los herbívoros, como mamíferos pequeños o lagartijas, se alimentan únicamente de una parte o de los frutos de las mismas, siendo las espinas el principal impedimento para su consumo (Eguiarte y

Búrquez, 1987; Castellanos-Morales, 2006; Pacheco-Coronel, 2006). En un par de ocasiones el tipo de depredación que se observó fue probablemente por larvas de artrópodos que consumen el tejido vascular, dejando restos de la epidermis y las espinas (Reyes, 2015) (Fig. 20). Este no fue un evento recurrente como para dilucidar la existencia de algún patrón, pero es poco probable que represente un problema para el restablecimiento de la población.



Figura 20. Restos de un ejemplar de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* probablemente depredado por la larva de algún artrópodo no identificado.

Finalmente, hay que considerar la diversidad genética que deben de tener los organismos candidatos a reintroducirse. En principio, las plantas provenientes de cultivo de tejidos no suelen ser buenos candidatos, ya que es común que la variación genética sea limitada. Es preferible reintroducir individuos obtenidos a partir de reproducción sexual, pues el intercambio de gametos incrementa la variabilidad genética y favorece la capacidad de adaptación (Pearson y Dawson, 2003; Piña-Poujol *et al.*, 2007).

En varias especies del género se han documentado niveles altos de endogamia. La población estudiada de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* se puede encontrar en la misma situación debido a que los individuos reintroducidos provienen de un número bajo de plantas parentales. Es probable que la baja producción de semillas y/o la ausencia de reclutamiento tenga que ver con algún

problema de depresión por endogamia (Solórzano *et al.*, 2016). Para evaluar los posibles efectos de este fenómeno en la población se tendrían que llevar a cabo estudios específicos sobre el tema. Durante este estudio se identificaron individuos que constantemente produjeron una alta cantidad de estructuras reproductivas. Es difícil asociar esto a las condiciones ambientales, porque son un porcentaje pequeño de la población y no se encuentran en el mismo tipo de microambiente. Si bien la reproducción de las cactáceas está ligada a la presencia de condiciones ambientales favorables, es necesario estudiar el trasfondo genético para saber si existe algún genotipo que tenga una mayor adecuación respecto a los otros. De ser así, estos organismos podrían usarse para llevar a cabo polinizaciones manuales, de tal manera que la descendencia herede esta capacidad reproductiva (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Existen 7 subespecies aceptadas para *M. haageana*, según Guzmán *et al.* (2003). Si bien esto no se deriva de lo observado en este trabajo, es importante mencionar que éstas fueron propuestas con base en estudios morfológicos sin respaldo ecológico ni molecular, por lo que es necesario complementarlos para delimitar la clasificación correctamente. Se ha reportado que ejemplares de esta especie provenientes de Oaxaca tienen un cariotipo y un comportamiento meiótico distinto del de *M. haageana* subsp. *san-angelensis*, sin embargo, se desconoce con qué otras subespecies trabajaron (Briones *et al.*, 2004). Recientemente se obtuvo el genoma del cloroplasto de la subespecie de estudio, revelando que *M. supertexta* es la especie hermana de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* y que estas dos forman un grupo monofilético estrechamente relacionado con *M. crucigera* y *M. huitzilopochtli* (Hinojosa-Álvarez *et al.*, 2020). Si bien el trabajo mencionado previamente no consideró a otras subespecies de *M. haageana*, Cervantes *et al.* (datos sin publicar) encontraron que al menos 5 de las subespecies, incluyendo a *M. haageana* subsp. *san-*

angelensis, representan unidades evolutivas diferentes y se agrupan en dos clados distintos, sugiriendo que el gran grupo de taxa aceptados como *M. haageana* contiene más de una especie.

El trabajo de sistemática molecular de Cervantes *et al.* (en preparación) nos puede dar luz sobre la variabilidad genética de la población de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* ayudando a identificar si existen problemas potenciales de endogamia. Hasta donde se han analizado dichos resultados, parece ser que las plantas que se están propagando en el invernadero del Jardín Botánico difieren un poco genéticamente de las dos plantas silvestres que se conocen (Cristian Cervantes, com. pers.). Esto podría explicarse si se hubiera dado algún grado de hibridación con otros taxa de las plantas del invernadero o a nivel de los organismos parentales de las que éstas se derivaron. Es fundamental aclarar en detalle los aspectos genéticos del grupo de plantas disponibles para la reintroducción, con el objeto de que las futuras reintroducciones tengan altas probabilidades de éxito, además de que se lleven a cabo con la mayor responsabilidad que la ocasión permita. La información sobre la sistemática molecular del grupo es importante, pues si se pudiera definir si todas o algunas de las subespecies actuales de *M. haageana* son un mismo grupo con cierto nivel de homogeneidad, existiría la posibilidad de enriquecer genéticamente a la población de la REPSA, realizando cruces con individuos de la misma especie, pero de otras localidades.

A pesar de que *M. haageana* subsp. *san-angelensis* ha sido considerada una subespecie por varios años, estos estudios indican que es necesario reevaluar su clasificación con más detenimiento pues existe la posibilidad de elevarla a la categoría de especie, haciendo aún más urgentes los esfuerzos de conservación.

5. Conclusiones

1. La estructura de la población de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* en la REPSA está dominada por individuos de tamaño mediano, y tuvo cambios poco notables entre 2015 y 2018. No se observaron eventos de reclutamiento durante el periodo de estudio. La única planta nueva de tamaño pequeño que se observó en 2018 no se encontró para 2019, probablemente porque fue extraída.
2. Hasta 2018, las reintroducciones de 2011 y 2015 presentaron un porcentaje aproximado de supervivencia de 13% y 47% respectivamente. Se puede decir que el éxito de ambos esfuerzos no fue totalmente satisfactorio.
3. Para el 2019 la supervivencia de la población de estudio se vio afectada por la interacción entre el tipo de sustrato y el volumen inicial (2015). Las plantas más pequeñas tuvieron un mayor porcentaje de supervivencia sobre musgo y/o *Selaginella*, aunque en plantas más grandes la mortalidad aumentó en este sustrato. En el suelo se alcanzaron mayores porcentajes de supervivencia con plantas de un mayor tamaño inicial. Las plantas que estaban sobre roca tuvieron un comportamiento similar al del suelo, sin embargo, el porcentaje de supervivencia en este sustrato siempre fue menor.
4. El crecimiento relativo de las plantas se vio afectado únicamente por el tamaño inicial (2015), es decir, mientras más pequeñas eran, mayor fue su crecimiento relativo.
5. El esfuerzo reproductivo se vio afectado por el tamaño inicial de las plantas, el tipo de sustrato, y las interacciones entre todos los factores incluidos en el análisis. Entre mayor fue el tamaño inicial y la apertura de dosel, mayor fue la producción de estructuras

reproductivas. Los organismos que se encontraban sobre musgo y/o *Selaginella* produjeron más estructuras reproductivas, seguidos de los que estaban sobre suelo.

6. La floración de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* comienza a finales de octubre y termina en abril con un pico de floración entre enero y febrero, coincidiendo con la temporada de secas. La producción de frutos va de julio a noviembre, con un pico entre agosto y octubre, coincidiendo con la temporada de lluvias. Existe un ligero desfase temporal con la floración de *M. magnimamma*, lo cual disminuiría las probabilidades de hibridación y la competencia por polinizadores.

7. Para futuras reintroducciones se recomienda utilizar individuos con un volumen mínimo de 17 cm³ en un sustrato de musgo y/o *Selaginella* procurando que se encuentren a unos centímetros de una roca, la cual podría ayudar a amortiguar la insolación. Si se quiere reintroducir plantas más grandes, éstas deberán colocarse en un sustrato de suelo para asegurar su supervivencia. También se debe considerar que los microambientes para la reintroducción tengan una apertura del “dosel” mayor al 70% (recuérdese que la palabra “dosel” aquí se refiere a todo aquello que podría obstruir el paso de la luz, incluyendo rocas u otras plantas). De esta manera, se aumentarían las probabilidades de supervivencia, crecimiento y reproducción de los organismos y, por lo tanto, de la conservación de este taxón en la REPSA.

6. Referencias

- Allan, C. y Stankey, G. (2009). *Adaptive environmental management. A practitioner's guide*. Springer Science and Business Media B.V., Dordrecht, The Netherlands. 351 pp.
- Altesor, A., Ezcurra, E. y Silva, C. (1992). Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecológica* 13:777-785.
- Arena, G., Witkowski, E.T.F. y Symes, C.T. (2015). Growing on rocky ground: Microhabitat predictors for site-occupancy of *Aloe peglerae*, an endangered endemic species with a restricted range. *South African Journal of Botany* 100: 174-182.
- Arias-Medellín, L., Bonfil, C., Briones, O. y Valverde, T. (2019). Metabolismo CAM en plántulas de *Agave angustifolia* Haw. (Asparagaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 64:17-28.
- Ayala-Cordero, G., Terrazas T., López-Mata L. y Trejo C. (2006). Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil water deficit. *Journal of Experimental Botany* 57: 3165-3174.
- Begon, M., Townsend, C.R. y Harper, J.L. (2006). *Ecology: from Individuals to Ecosystems*. Cuarta edición. Blackwell Publishing, Oxford, G.B. 738 pp.
- Benítez-Rodríguez, J. L., Orozco-Segovia, A. y Rojas-Aréchiga, M. (2004). Light effect on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *The Southwestern Naturalist* 49: 11-17.
- Bernal, R., Valverde, T. y Hernandez-Rosas, L. (2005). Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany* 83: 1238-1247.
- Birnbaum, S.J., Poole, J.M. y Williamson, P.S. (2011). Reintroduction of star cactus *Astrophytum asterias* by seed sowing and seedling transplanting, Las Estrellas Preserve, Texas, USA. *Conservation Evidence* 8: 43-52.

- Bowers, J.E., Webb, R.H. y Rondeau, R.J. (1995). Longevity, recruitment and mortality of desert plants in Grand Canyon, Arizona, USA. *Journal of Vegetation Science* 6: 551-564.
- 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.
- Bravo-Hollis, H. (1978). *Las cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México. 743 pp.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. (1991). *Las cactáceas de México*. Segunda edición. Vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 404 pp.
- Bravo-Mendoza, M., Espinosa-Cantú, A., Castellanos-Vargas, I. y Cano-Santana, Z. (2007). Tamaño de *Neobuxbaumia tetetzo* y longitud de sus espinas apicales en un gradiente de luz bajo *Mimosa luisana*, un arbusto nodriza. *Acta Botánica Mexicana* 79: 69-80.
- Briones, F., Palomino, G. y García, A. (2004). Chromosome analysis of *Mammillaria supertexta*, *M. crucigera* and *M. haageana* and their comparison with *M. san-angelensis* (Cactaceae). *Caryologia* 57: 211-218.
- Cabrelli, D., Rebottaro, S. y Efron, D. (2006). Caracterización del dosel forestal y del microambiente lumínico en rodales con diferente manejo, utilizando fotografía hemisférica. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales* 13: 17-25.
- Cano-Santana, Z. (1994). Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófita. Tesis doctoral, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cano-Santana, Z., Domínguez-Álvarez, L.A., Moyers-Arévalo, R.L., Velázquez-López, R. y García-Jiménez, C. (2009). La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Estudios ecosistémicos. Memorias *in extenso* VII Congreso sobre Áreas Naturales Protegidas de México, San Luis Potosí.

- Carabias, J., Meave, J. A., Valverde, T. y Cano-Santana, Z. (2009). *Ecología y Medio Ambiente en el Siglo XXI*. Pearson Educación, México D.F., México. 250 pp.
- Castellanos-Morales, G. (2006). Sobre el ámbito hogareño y los hábitos alimentarios de un carnívoro en un ambiente suburbano. El Cacomixtle (*Bassariscus astutus*) en la Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel". Ciudad Universitaria. México, D. F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Castellanos-Vargas, I., García-Calderón, N.E. y Cano-Santana, Z. (2017). Procesos físicos del suelo en la reserva ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria: atributos para su conservación. *Terra Latinoamericana* 35: 51-64.
- Castillo, S., Montes-Cartas, G., Romero-Romero, M.A., Martínez-Orea, Y., Guadarrama-Chávez, P., Sánchez-Gallén, I. y Núñez-Castillo, O. (2004). Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (DF, México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 74: 51-75.
- Ceccon, E., González, E. J. y Martorell, C. (2016). Is direct seeding a biologically viable strategy for restoring forest ecosystems? Evidences from a Meta-analysis. *Land Degradation & Development* 27: 511-520.
- Céspedes, L., Ortiz, E. y Villaseñor, J.L. (2018). La familia Asteraceae en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 193-207.
- CITES. (2020). Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, 1973. Disponible en: <https://www.cites.org/esp/app/appendices.php> [Consultado el 7 de febrero del 2020].
- Contreras, C. y Valverde, T. (2002). Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of this population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51: 89–102.

- Conver, J.L., Yarwood, E., Hetherington, L.D. y Swann, D. E. (2020). Nurse rock microclimates significantly buffer exposure to freezing temperature and moderate summer temperature. *Journal of Arid Environments* 177: 104-140.
- Cruz-Plancarte, D. (2019). Crecimiento, mortalidad y longevidad de la cactácea columnar *Neobuxbaumia macrocephala* en Tehuacán, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.
- De Candolle, A. P. (1828). *Revue de la Famille des Cactées*. Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle. Paris, Francia. 119 pp.
- Eguiarte, L., y Búrquez, A. (1987). Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous species of Agavaceae. *The Southwestern Naturalist* 32: 169-178.
- Esparza-Olguín, L., Valverde T. y Vilchis-Anaya, E. (2002). Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *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., Valverde, T. y Mandujano, M.C. (2005). Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47: 229–245.
- Evans, K., Larson, A., Mwangi, E., Cronkleton, P., Maravanyika, T., Hernández, X. y Tibazalwa, A. (2014). *Guía práctica de manejo adaptativo y colaborativo (ACM) y mejora de la participación de las mujeres*. Centro para la Investigación Forestal Internacional. Bogor, Indonesia. 48 pp.
- Flores, J. y Briones, O. (2001). Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments* 47: 485-497.

- Flores-Martínez, A., Manzanero, M., Gladys, I., Golubov, J. y Mandujano, M.C. (2013). Biología floral de *Mammillaria huitzilopochtli*, una especie rara que habita acantilados. *Botanical Sciences* 91: 349-356.
- Flores-Martínez, A., Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M.C. y Golubov, J. (2008). Seed age germination responses and seedling survival of an endangered cactus that inhabits cliffs. *Natural Areas Journal* 28: 51-57.
- Franco, A.C. y Nobel, P.S. (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. y Lertzman, K.P. (1999). *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies. Nueva York, E.U.A. 36 pp.
- Fujita, T. y Mizuno, K. (2015). Role of nurse rocks on woody plant establishment in a South African grassland. *Tropics* 24: 57-64.
- Fusco, G. y Minelli, A. (2010). Phenotypic plasticity in development and evolution: Facts and concepts. Introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 365: 547-556.
- Gaston, K. J. (1994) *What is rarity?* Springer. Dordrecht, Holanda. 21 pp.
- García, E. (2004). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Quinta edición, Serie Libros Núm. 6. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 90 pp.
- García-Rubio, O. y Malda-Barrera, G. (2010). Micropropagation and reintroduction of the endemic *Mammillaria mathildae* (Cactaceae) to its natural habitat. *HortScience* 45: 934-938.

- Gareca, E.E., Martínez, Y.Y., Solís, C. y Aguirre, L.F. (2018). Efectos de los árboles exóticos y del ambiente materno sobre la producción de semillas, la germinación y el crecimiento inicial de *Polylepis subtusalbida* (Rosaceae) en el Parque Nacional Tunari, Bolivia. *Ecología Austral* 28: 262-277.
- Gibson, A. y Nobel, P. (1986). *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, E.U.A. 286 pp.
- González-Zertuche, L., Vázquez-Yanes, C., Gamboa, A., Sánchez-Coronado, M.E., Aguilera, P. y Orozco-Segovia, A. (2001). Natural priming of *Wigandia urens* seeds during burial: effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research* 11(1): 27-34.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., y Ortega-Baes, P. (2003). Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173-203.
- Goetsch, B., Hilton-Taylor, C., Cruz-Piñón, G., Duffy, J.P., Frances, A., Hernández, H.M., Inger, R., Pollock, C., Schipper, J., Superina, M., Taylor, N.P., Tognelli, M., Abba, A.M., Arias, S., Arreola-Nava, H.J., Baker, M.A., Barcenas, R.T., Barrios, D., Braun, P., Butterworth, C.A., Búrquez, A., Caceres, F., Cházaro-Basañez, M., Corral-Díaz, R., Perea, M.V., Demaio, P.H., Duarte de Barros, W.A., Durán, R., Yancas, L.F., Felger, R.S., Fitz-Maurice, B., Fitz-Maurice, W.A., Cann, G., Gómez-Hinostrosa, C., Gonzales-Torres, L.R., Griffith, M.P., Guerrero, P.C., Hammel, B., Heil, K.D., Hernández-Oria, J.G., Hoffmann, M., Ishihara, M.I., Kiesling, R., Larocca, J., León de la Luz, J.L., Loaiza, C.R., Lowry, M., Machado, M.C., Majure, L.C., Martínez-Ávalos, J.G., Martorell, C., Maschinski, J., Méndez, E., Mittermeier, R.A., Nassar, J.M., Negrón-Ortiz, V., Oakley, L.J., Ortega-Baes, P., Pin-Ferreira, A.B., Pinkava, D.J., Porter, J.M., Puente-Martínez, R., Gamarra, J.R., Saldivia-Pérez, P., Sánchez-Martínez, E., Smith, M., Sotomayor, J.M., Stuart, S.N., Tapia-Muñoz, J.L., Terrazas, T., Martin, T., Trevisson, M., Valverde, T., Van Devender, T.R., Véliz-Pérez, M.E., Walter, H.E., Wyatt, S.A., Zappi, D., Zavala-Hurtado, A y Gaston, K. (2015). High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* 1: 15142.

- Grime, J.P., Crick, J.C. y Rincon, E. (1986). The ecological significance of plasticity. En: D.H. Jennings y A.J. Trewavas (Eds.), *Plasticity in Plants*. 5-30 pp. Company of Biologists, Cambridge, G.B.
- Gurevitch, J., Scheiner, S.M. y Fox, G.A. (2002). *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, E.U.A. 523 pp.
- Guzmán, U., Arias, S. y Dávila, P. (2003). *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F., México. 315 pp.
- Guzmán, U., Arias, S. y Dávila, P. (2007). Catálogo de autoridades taxonómicas de las cactáceas (Cactaceae: Magnoliopsida) de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Hamrick, J.L. y Godt, M.W. (1996). Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 351: 1291-1298.
- Harper, J. L. (1977). *Plant population biology*. Academic Press, Nueva York, E.U.A.
- Hernández-Apolinar, M., Valverde, T. y Purata, S. (2006). Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: an evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management* 223: 139-151.
- Hernandez, H.M., y Godinez, H. (1994). Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Hinojosa-Álvarez, S., Arias, S., Ferrand, S., Purugganan, M.D., Rozas, J., Rosas, U. y Wegier, A. (2020). The chloroplast genome of the pincushion cactus *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis*, a Mexican endangered species. *Mitochondrial DNA Part B* 5: 2038-2039.

- Howe, H.F. y Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hunt, D. (2006). *The new cactus lexicon*. DH Books, Milborne Port, G.B. 925 pp.
- IUCN (2013). *Guidelines for reintroductions and other conservation translocations. Version 1.0*. IUCN Species Survival Commission Gland, Switzerland.
- IUCN. (2014). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014-1. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org>
- James, F. (1971). Ordination of habitat relationships among birds. *Wilson Bulletin* 83: 215-236.
- Loza-Cornejo S, Terrazas T y López-Mata L. (2003). Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* 28: 83-89.
- MacArthur, R. y Levins, R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 51: 1207–1210.
- Martínez-Berdeja, A. y Valverde, T. (2008). Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments* 72: 1766-1774.
- Mendoza-Hernández, P.E., Rosete-Rodríguez, A., Sánchez-Coronado, M.E., Orozco, S., Pedrero-López, L., Méndez, I. y Orozco-Segovia, A. (2014). Vegetation patches improve the establishment of *Salvia mexicana* seedlings by modifying microclimatic conditions. *International journal of biometeorology* 58: 853-866.
- Miquelajauregui, Y. y Valverde, T. (2010). Survival and early growth of two congeneric cacti that differ in their level of rarity. *Journal of Arid Environments* 74: 1624-1631.

- Moreira-Hernández, J.I. y Muchhala, N. (2019). Importance of pollinator-mediated interspecific pollen transfer for angiosperm evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 50: 191-217.
- Mostacedo, B. y Fredericksen, T.S. (2000). *Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal*. El País. Santa Cruz, Bolivia. 87 pp.
- Munguia-Rosas, M.A. y Sosa V.J. (2008). Nurse plants vs. nurse objects: Effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany* 101: 175-185.
- Navarro-Carbajal, M., Eliosa-León, H., González-Machorro, E. y Rodríguez-Pérez, R. (2015). Efecto de tratamientos pregerminativos en la germinación de semillas y supervivencia de plántulas de *Pseudomitrocereus fulviceps*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 60: 68-79.
- Nobel, P.S. (1988). *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, Cambridge, G.B. 220 pp.
- Nobel, P.S., Miller, P.M. y Graham, E.A. (1992). Influence of Rocks on Soil-Temperature, Soil-Water Potential, and Rooting Patterns for Desert Succulents. *Oecologia* 92: 90-96.
- Norma Oficial Mexicana. (2010). NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para la inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010. México, D.F., México. 93 pp.
- Pacheco-Coronel, N. (2006). Estudio comparativo de la carga parasitaria y hábitos alimentarios de cuatro especies de lagartijas simpátricas de la comunidad de Monte Alegre, Ajusco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Parker, K.C. (1989). Nurse plant relationships of columnar cacti in Arizona. *Physical Geography* 10: 322-335.

- Pearson, R.G. y Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361–371.
- Peters, E.M., Martorell, C. y Ezcurra, E. (2008). Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72: 593-601.
- Peters, E.M., Martorell, C. y Ezcurra, E. (2009). The adaptive value of cued seed dispersal in desert plants: seed retention and release in *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae), a small globose cactus. *American Journal of Botany* 96: 537-541.
- Piña-Poujol, P., Valverde, T. y Reyes-Santiago, J. (2007). Propagación de la especie en peligro de extinción *Echeveria laui* con fines de conservación. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 52: 4-9.
- Piñero, D., Caballero-Mellado, J., Cabrera-Toledo, D., Canteros, C.E., Casas, A. y Castañeda-Sortibrán, A. (2008). La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas. En: J. Llorente-Bousquets y S. Ocegueda (Eds.), *Capital Natural de México*. 437-494 pp. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México.
- Primack, R.B. (1993). *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Cambridge, Massachusetts. E.U.A. 698 pp.
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria. Disponible en: <https://www.r-project.org/>
- Rams, S. (2008). ¿Para qué sirven los musgos después de navidad? Primera parte. El papel ecológico de los briófitos. *Eubacteria* 20: 15-18.

- Rabinowitz, D., Cairns, S. y Dillon, T. (1986). Seven Forms of Rarity and their Frequency in the Flora of the British Isles. En: M.E. Soulé (Ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. 182-203 pp. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. E.U.A.
- Reyes, S.J. (2015). *Conservación y restauración de cactáceas y otras plantas suculentas mexicanas*. Comisión Nacional Forestal. México, D.F., México. 108 pp.
- Rodríguez-Ortega, C.E. y Ezcurra, E. (2001). Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 45: 4–14.
- Ruedas, M., Valverde, T. y Castillo-Argüero, S. (2000). Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66: 25-35.
- Ruedas, M., Valverde, T. y Zavala-Hurtado, J. (2006). Analysis of the factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in their degree of rarity. *Acta Oecologica* 29:155–164.
- Rzedowski, J. (1954). Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 8: 59-129.
- Rzedowski, J. (2019). Los géneros de fanerógamas que, sin ser exclusivos de México, dan carácter a su flora. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90: 1-15.
- Santini, B.A. y Martorell, C. (2013). Does retained-seed priming drive the evolution of serotiny in drylands? An assessment using the cactus *Mammillaria hernandezii*. *American Journal of Botany* 100: 365-373.
- Segura, A. (2002). Fuentes de fertilizantes foliares. En: G. Melendes y E. Molina (Eds.), *Fertilización foliar: Principios y Aplicaciones*. 26-35 pp. Centro de Investigaciones Agronómicas. San José, Costa Rica.

- SEMARNAT. (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental– Especies nativas de México de flora y fauna silvestres– Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio– Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 diciembre, 2010.
- SEREPSA (Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel). (2013). Portal oficial de la Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel. Coordinación de la Investigación Científica, UNAM. Ciudad Universitaria, Ciudad de México. Disponible en: <http://www.repsa.unam.mx> [Consultado el 28 de mayo del 2018].
- Serio-Silva, J.C. (2010). La translocación y reintroducción en el manejo y conservación de las especies. En: S. Gallina-Tessaro y C. López-González (Eds.), *Manual de Técnicas para el estudio de la Fauna*. México. 203–213 pp. Instituto de Ecología, A.C., Universidad Autónoma de Querétaro, INE–SEMARNAT. México, D.F., México.
- Siebe, C. (2009). La erupción del volcán Xitle y las lavas del Pedregal hace 1670 ± 35 años AP y sus implicaciones. En: A. Lot y Z. Cano-Santana (Eds.), *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. 43-49 pp. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.
- Smith, T.M. y Smith, R. (2007). *Ecología*. Sexta edición. Pearson Educación. Madrid, España. 776 pp.
- Solórzano S., Arias, S. y Dávila, P. (2016) Genetics and conservation of plant species of extremely narrow geographic range. *Diversity* 8: 1-12.
- Solórzano, S., Téllez, O., Álvarez-Espino, R. y Dávila, P. (2017). Unidades genéticas para la conservación de *Mammillaria* (cactaceae). *Revista Fitotecnia Mexicana* 40: 119-129.
- Soulé, M.E. (1986). Patterns of diversity and rarity: their implications for conservation. En: M.E. Soulé (Ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. 111-124 pp. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. E.U.A.

StatSoft, Inc. (2007). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. Disponible en: <http://www.statsoft.com>

Stiling, P., Rossi, A. y Gordon, D. (2000). The difficulties of single factor thinking in restoration: Replanting a rare cactus in the Florida Keys. *Biological Conservation* 94: 327–333.

Teeri, J.A., Stowe, L.G. y Murawski, D.A. (1978). The climatology of two succulent plant families: Cactaceae and Crassulaceae. *Canadian Journal of Botany* 56: 1750-1758.

Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.

Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M.D.C. y Dávila, P. (1997). Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455.

Valverde, T. y Chávez, V.M. (2009). *Mammillaria* (Cactaceae) como indicadora del estado de conservación del ecosistema. En: A. Lot y Z. Cano-Santana (Eds.), *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. 497-507 pp. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. México.

Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M. y Castillo, S. (2004). Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170: 167–184.

Valverde, T., Trejo, M.L. y Castillo-Argüero, S. (1999). Patrón de distribución y abundancia de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel, México D. F. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 44: 64–74.

- Vargas-Mendoza, M.C. y González-Espinosa, M. (1992). Habitat heterogeneity and seed dispersal of *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) in nopaleras of Central Mexico. *The Southwestern Naturalist* 37: 379-385.
- Waser, N.M. (1978). Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36: 223-236.
- Whitham, T.G. (1980). The theory of habitat selection: examined and extended using Pemphigus aphids. *The American Naturalist* 115: 449-466.
- Wilson, R.S. y Franklin, C.E. (2002). Testing the beneficial acclimation hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 66-70.
- Winter, K., Garcia, M. y Holtum, A. (2008). On the nature of facultative and constitutive CAM: environmental and developmental control of CAM expression during early growth of *Clusia*, *Kalanchoe*, and *Opuntia*. *Journal of Experimental Botany* 59: 1829-1840.
- Winter, K., Garcia, M. y Holtum, A. (2011). Drought-stress-induced up-regulation of CAM in seedlings of a tropical cactus, *Opuntia elatior*, operating predominantly in the C3 mode. *Journal of Experimental Botany* 62: 4037-404.
- Zavala-Hurtado, J.A. y Valverde, P.L. (2003). Habitat restriction in *Mammillaria pectinifera*, a threatened endemic Mexican cactus. *Journal of Vegetation Science* 14: 891-898.