



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Comparación de dos modelos poblacionales en
un estudio de caso para una cactácea columnar
(*Cephalocereus polylophus*) en la Reserva de la
Biosfera, Barranca de Metztitlán, Hidalgo,
México.

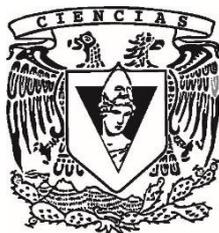
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

YESENIA RAMÍREZ BUSTAMANTE



DIRECTOR DE TESIS:
D en C. GABRIEL ARROYO COSULTCHI

CIUDAD DE MÉXICO

2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Ramírez
Bustamante
Yesenia
55 64 50 14 87
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
311128297

2. Datos del tutor

D. en C
Gabriel
Arroyo
Cosultchi

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Hibraim Adán
Pérez
Mendoza

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Mariana
Hernández
Apolinar

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Edgar Javier
González
Liceaga

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Jordan Kyri
Golubov
Figueroa

7. Datos del trabajo escrito

Comparación de dos modelos
poblacionales en un estudio de caso para
una cactácea columnar (*Cephalocereus
polylophus*) en la Reserva de la Biosfera,
Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México.
82p
2021

Agradecimientos

Los logros saben mejor cuando tienes con quien compartirlos y sin duda yo soy muy afortunada porque las personas de mi vida le dan el toque y apoyan mi desarrollo personal.

Quiero agradecer especialmente a mi madre por el amor, la disciplina, la paciencia, la libertad y la confianza que siempre me ha dado para desarrollar mis proyectos. A mi padre por la confianza y las enseñanzas tan precisas que valoro y sin duda repercuten en mi presente y futuro. A mi querida familia por el amor infinito que me dan, por la libertad y seguridad que me brindan, a mis abuelitos por cuidar dulcemente de mi desde pequeña, por quererme como a una hija y darme los valores que rigen mi vida, por siempre apoyar mis decisiones. A mi tío Gerardo por todo el cariño, la confianza y los esfuerzos para apoyarme en ser una mejor persona y profesional. A mi tía Alma por todas las risas, confidencias y locuras que seguro seguiremos teniendo. A Anita porque pese a la distancia siempre tiene un consejo y de alguna forma me contagia tranquilidad y amor. A Obd por siempre cuidarme y por la complicidad.

A mis amigos biólogos, por alegrar mi vida en la carrera, porque entre nosotros nos comprendimos y coincidimos. A Beto por ser mi acompañante incondicional de campo, porque cuando en los tiempos en que no pude escucharme al cien, me apoyaste, me cuidaste y salimos a flote juntos. A Sergio por la paciencia, la ayuda con la ecología y por fomentarme confianza para desarrollar nuevos proyectos. A Ceci y Biaani por el acompañamiento, la motivación, las carcajadas y los viajes interminables de regreso a casa. A Sandra y Adriana por su escucha, amistad, consejos, risas, fiestas y por siempre confiar. A Monse por ser tan ocurrente y los buenos momentos desde que coincidimos en querer ser biólogas.

Igualmente, a los no biólogos, a Yareni porque desde que está en mi camino lo endulza con sus risas y tanta diversión. A Yisel por siempre estar y compartirme su vida. A Amanda por su dedicación a enseñarme inglés y mostrarme una nueva ventana. A Poncho Ventura por su cariño, apoyo y por abrirme las puertas de su hogar. A Iván por ser mi amigo desde la secundaria y ser mi compañero de estudio. A Lalo por cuidarme y porque al día de hoy seguimos con tan bella amistad. Amigos, los adoro y les admiro demasiado, gracias por dejarme también estar en su vida.

Al Dr. Arroyo, mi asesor, quien hizo posible este proyecto. Gracias por darme la confianza de desarrollar tus ideas y la oportunidad para agregar las mías. Por tu seguimiento oportuno y por compartirme el conocimiento que has obtenido. Gracias por sacar lo mejor de mi como estudiante y por tu amistad.

Y por supuesto, a mis sinodales, por darse el tiempo de revisar detalladamente mi trabajo, así como de proponer mejoras para el mismo. Muchas gracias a todos por el apoyo.

ÍNDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	2
I. INTRODUCCIÓN.....	3
II. MARCO TEÓRICO.....	5
Ecología de poblaciones.....	5
Modelo de Proyección Matricial.....	8
Modelo de Proyección Integral.....	11
Demografía y cactáceas.....	13
III. JUSTIFICACIÓN.....	17
IV. OBJETIVOS.....	17
V. HIPÓTESIS.....	18
VI. MÉTODOS.....	18
Especie de estudio.....	18
Sitio de estudio.....	19
Trabajo de campo.....	21
Análisis de datos demográficos mediante PPM.....	22
Análisis de datos demográficos mediante IPM.....	24
Comparación de modelos poblacionales.....	24
VII. RESULTADOS.....	25
Condiciones ambientales.....	25
Análisis mediante Modelo de Proyección Matricial (PPM).....	25
Análisis mediante Modelo de Proyección Integral (IPM).....	42
VIII. DISCUSIÓN.....	48
IX. CONCLUSIONES.....	54
X. LITERATURA CITADA.....	55
XI. ANEXO I.....	66
XII. ANEXO II.....	68
XIII. ANEXO III.....	72

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Publicaciones con modelos demográficos de diferentes especies de cactáceas.	14
Cuadro 2. Categorías de altura utilizadas para el análisis poblacional de <i>C. polylophus</i> . Las letras (P= Plántula, J= Juvenil (1-2); A= Adulto (1-6)).	22
Cuadro 3. Resumen de las condiciones climáticas por periodo	25
Cuadro 4. Matriz de transición 2012-2013 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Las letras (P= plántula; J= Juvenil (1-2); A= Adulto (1-6) indican la categorización por altura (cm). El valor del I.C. 95 % para λ fue obtenido por bootstrap con los datos anuales y generando 1000 matrices por muestreo. Estructura estable (w) y valor reproductivo (v) a la derecha, número de muertes (m_i) y número de individuos (n_i) al final de las categorías.	30
Cuadro 5. Matriz de transición 2013-2014 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Las letras (P= plántula; J= Juvenil (1-2); A= Adulto (1-6) indican la categorización por altura (cm). El valor del I.C. 95 % para λ fue obtenido por bootstrap con los datos anuales y generando 1000 matrices por muestreo. Estructura estable (w) y valor reproductivo (v) a la derecha, número de muertes (m_i) y número de individuos (n_i) al final de las categorías.	31
Cuadro 6. Matriz de transición 2014-2015 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Las letras (P= plántula; J= Juvenil (1-2); A= Adulto (1-6) indican la categorización por altura (cm). El valor del I.C. 95 % para λ fue obtenido por bootstrap con los datos anuales y generando 1000 matrices por muestreo. Estructura estable (w) y valor reproductivo (v) a la derecha, número de muertes (m_i) y número de individuos (n_i) al final de las categorías.	32
Cuadro 7. Matriz de transición 2015-2016 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Las letras (P= plántula; J= Juvenil (1-2); A= Adulto (1-6) indican la categorización por altura (cm). El valor del I.C. 95 % para λ fue obtenido por bootstrap con los datos anuales generando 1000 matrices por muestreo. Estructura estable (w) y valor reproductivo (v) a la derecha, número de muertes (m_i) y número de individuos (n_i) al final de las categorías.	33
Cuadro 8. Valor reproductivo (v) por categoría de altura con PPM.	34
Cuadro 9. Número y porcentaje de individuos por categoría de altura con PPM.	34
Cuadro 10. Estructura poblacional observada (O) y estructura estable calculada (W) expresada en %, por categoría y periodo con PPM.	34
Cuadro 11. Matriz de sensibilidad 2012-2013 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Se resaltan los valores más grandes obtenidos.	36
Cuadro 12. Matriz de sensibilidad 2013-2014 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Se resaltan los valores más grandes obtenidos.	36
Cuadro 13. Matriz de sensibilidad 2014-2015 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Se resaltan los valores más grandes obtenidos.	37
Cuadro 14. Matriz de sensibilidad 2015-2016 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Se resaltan los valores más grandes obtenidos.	37
Cuadro 15. Matriz de elasticidad 2012-2013 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Se resaltan los valores más grandes obtenidos.	38
Cuadro 16. Matriz de elasticidad 2013-2014 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Se resaltan los valores más grandes obtenidos.	38
Cuadro 17. Matriz de elasticidad 2014-2015 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Se resaltan los valores más grandes obtenidos.	39
Cuadro 18. Matriz de elasticidad 2015-2016 con PPM para <i>C. polylophus</i> . Se resaltan los valores más grandes obtenidos.	39
Cuadro 19. Contribución de la elasticidad a λ por proceso demográfico con PPM.	41

Cuadro 20. Elasticidades por categoría y periodo, calculadas con PPM.....	41
Cuadro 21. Contribución de las probabilidades de elasticidad por tasa vital a λ con el IPM.	47
Cuadro 22. Valores de λ obtenidos por medio del Modelo de Proyección Matricial (PPM) y con Modelo de Proyección Integral (IPM) para <i>C. polylophus</i> en la Barranca de Metztlán, México.....	47
Cuadro 23. Comparación de los modelos PPM e IPM considerando la estructura estable de tamaño (w) y la estructura estable observada por periodo (o).	47

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Especie de estudio <i>Cephalocereus polylophus</i> en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán, Hidalgo, México. Foto: Gabriel Arroyo.....	19
Figura 2. Ubicación geográfica del sitio de estudio.....	20
Figura 3. <i>Cephalocereus polylophus</i> en flor en la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztlán, Hidalgo, México. Foto: Gabriel Arroyo.....	21
Figura 4. Ciclo de vida general de <i>Cephalocereus polylophus</i> . Se muestran las nueve categorías dependientes de la altura. El crecimiento (C), se expresa con las flechas en dirección a la derecha, mientras que la retrogresión (R) se muestra con las flechas hacia el lado izquierdo y la fecundidad (F) se marca con líneas punteadas desde la categoría 4 (A1) a la categoría 9 (A6) hacia la categoría 1 (P).	29
Figura 5. Estructura poblacional observada (O) y estructura estable calculada (W) de <i>C.</i> <i>polylophus</i> (por categorías de altura) para l.....	35
Figura 6.a) Comportamiento de la elasticidad por proceso demográfico en cada periodo, b) Comportamiento de la elasticidad por categoría en cada periodo.	40
Figura 7. a) Kernel para <i>C. polylophus</i> en el periodo 2012-2013. b) Estructura estable de tamaño 2012-2013. c) Valor reproductivo 2012-2013. d) Elasticidad 2012-2013. e) Sensibilidad.....	45
Figura 8.a) Kernel para <i>C. polylophus</i> en el periodo 2013-2014. b) Estructura estable de tamaño 2013-2014. c) Valor reproductivo 2013-2014. d) Elasticidad 2013-2014. e) Sensibilidad 2013-2014.	45
Figura 9. a) Kernel para <i>C. polylophus</i> en el periodo 2014-2015. b) Estructura estable de tamaño 2014-2015. c) Valor reproductivo 2014-2015. d) Elasticidad 2014-2015. e) Sensibilidad 2014-2015.	46
Figura 10.a) Kernel para <i>C. polylophus</i> en el periodo 2015-2016. b) Estructura estable de tamaño 2015-2016. c) Valor reproductivo 2015-2016. d) Elasticidad 2015-2016. e) Sensibilidad 2015-2016.	46
Figura 11.a) Procesos demográficos de <i>C. polylophus</i> para el periodo 2012-2013. b) Sobrevivencia 2012-2013. c) Número de estructuras reproductivas 2012-2013. d) Histograma de reclutas en 2013.....	66
Figura 12.a) Procesos demográficos de <i>C. polylophus</i> para el periodo 2013-2014. b) Sobrevivencia 2013-2014. c) Número de estructuras reproductivas 2013-2014. d) Histograma de reclutas en 2014.....	66
Figura 13.a) Procesos demográficos de <i>C. polylophus</i> para el periodo 2014-2015. b) Sobrevivencia 2014-2015. c) Número de estructuras reproductivas 2014-2015. d) Histograma de reclutas en 2015.....	67

Figura 14.a) Procesos demográficos de *C. polylophus* para el periodo 2015-2016. **b)** Sobrevivencia 2015-2016. **c)** Número de estructuras reproductivas 2015-2016. **d)** Histograma de reclutas en 2016.....67

Resumen

Cephalocereus polylophus es un cactus columnar monopódico presente en la Barranca de Metztitlán y catalogado como vulnerable por la IUCN. Los estudios demográficos referentes a esta especie son pocos y han sido desde la perspectiva de los modelos de proyección matricial (PPMs, por sus siglas en inglés). En el presente estudio se evaluó la dinámica poblacional de una población de *C. polylophus* a partir de dos de los modelos demográficos, los PPM y los modelos de proyección integral (IPM's, por sus siglas en inglés). Se censaron 11 cuadrantes de 10x10 m donde se ubicaron 729 individuos iniciales, los cuales fueron marcados, mapeados, registrada su fenología y medidas sus alturas totales acumuladas (cm) de 2012 a 2016 con cuatro transiciones. Además, se realizaron los análisis de elasticidad y sensibilidad para conocer la importancia de los procesos demográficos en la dinámica poblacional de la especie. Los resultados de los modelos demográficos mostraron valores de λ próximos entre sí, con valores encima de 1 a excepción del periodo 2015-2016 evaluada con IPM ($\lambda=0.734$ (0.413-0.929)), lo que indica en general que la población se encuentra con tendencia al crecimiento. Ambos modelos demográficos mostraron una relación con el fenómeno ENOS, ya que el periodo 2013-2014 que contó con la presencia de La Niña (modalidad débil) mostró los más altos valores de λ . La humedad registrada se pudo asociar con un mayor número de reclutas, al mismo tiempo que fue el periodo donde se registró menor mortalidad. En contraste, el periodo 2015-2016 ante la presencia de El Niño (muy severo) reveló un decremento de λ en ambos modelos. Por otro lado, los análisis de elasticidad indicaron que, como en otras cactáceas, la permanencia es el proceso demográfico más importante y los análisis de sensibilidad concluyeron que las categorías/tamaños (según el modelo) de reclutas y reproductivos son los más sensibles, por lo que se recomienda que los planes de conservación de la especie se encuentren encaminados hacia estos individuos. Ante la poca variación entre los modelos demográficos para el estudio de *C. polylophus*, se recomienda para futuras evaluaciones de la especie, considerar los objetivos y datos de cada investigación para elegir el modelo más adecuado.

Palabras clave: Demografía, *Cephalocereus polylophus*, PPM, IPM, sensibilidad y elasticidad.

Abstract

Cephalocereus polylophus is a monopodic columnar cactus present in the Barranca de Metztitlán and classified as vulnerable by the IUCN, the demographic studies regarding this species are few and have been from the perspective of matrix projection models (PPMs). In the present study, the population dynamics of a population of *C. polylophus* was evaluated from two of the demographic models, the PPM and the integral projection models (IPMs), 11 quadrants of 10x10m were surveyed where located 729 initial individuals, which were marked, mapped, their phenology recorded and their total heights (cm) measured from 2012 to 2016 with four transitions. In addition, elasticity and sensitivity analyzes were carried out to know the importance of demographic processes in the population dynamics of the species. The results between the demographic models show λ values close to each other, with values above 1 with the exception of the transition 2015-2016 testing with IPM ($\lambda = 0.734$ (0.413-0.929)), which generally indicates that the population it is with a trend growth. Both demographic models showed a relationship with ENOS, the 2013-2014 transition that had the presence of La Niña (weak modality) showed the highest values of λ . This transition showed the highest humidity registered, this could be associated with a greater number of recruits, at the same time, it was the transition where the lowest mortality was recorded. In contrast, the 2015-2016 transition with the presence of El Niño (very severe) shows a decrease in λ in both models. On the other hand, the elasticity analyzes indicated that as in other cacti, permanence is the most important demographic process and the sensitivity analyzes concluded that the categories / sizes (according to the model) of recruits and reproductive are the most sensitive, therefore It is recommended that conservation plans for the species are directed towards these individuals. Given the little variation between the demographic models for the study of *C. polylophus*, it is recommended for future evaluations of the species to consider the objectives and data of the research to choose the most appropriate model.

Keywords: Demography, *Cephalocereus polylophus*, PPM, IPM, sensibility and elasticity

I. INTRODUCCIÓN

Una población es un conjunto de individuos de la misma especie que están lo suficientemente próximos para que ocasionalmente se produzcan entrecruzamientos entre ellos. Para determinar la dinámica que desarrollan las poblaciones es indispensable conocer los cambios numéricos en escalas espacio temporales de la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad, procesos vitales fundamentales que permiten precisar el estado de conservación de las especies (Silvertown, 1982; Silvertown *et al.*, 1993; Caswell, 2001; Franco y Silvertown, 2004).

La demografía es la disciplina central que reúne los métodos para la evaluación de la dinámica poblacional proveniente de los datos de campo. Los resultados obtenidos repercuten en la conservación, por ejemplo, en la protección de especies amenazadas, en la gestión de los recursos naturales y en el control de las plagas (Picó, 2002; Ramula *et al.*, 2009). Al tiempo que también resulta crucial para el entendimiento de la evolución, ya que al obtener la descripción detallada de los cambios numéricos de los elementos poblacionales, se pueden generar las posibles explicaciones de las causas del cambio evolutivo y las consecuencias que estos cambios pueden reflejar en el ciclo de vida (Burns *et al.*, 2010). Esta cualidad se debe principalmente a que los modelos demográficos son capaces de mostrar algunos atributos de la historia de vida como el estadio más susceptible a las presiones de selección, la contribución a la tasa finita de crecimiento poblacional, la edad o talla de la primera y última reproducción y el valor reproductivo (Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005; Metcalf y Pavard, 2007). Debe señalarse que los cambios numéricos en la dinámica poblacional adicionalmente se pueden ver afectados por diferentes causas de origen biótico (como la competencia y/o depredación) y de origen abiótico como el clima y los eventos catastróficos (Silvertown, 1982; Godínez *et al.*, 2003; Lemos *et al.*, 2005; Jones *et al.*, 2013).

Los estudios demográficos se pueden abordar por medio de los análisis que consideran a las poblaciones como no estructuradas y estructuradas. Como ejemplo de los primeros análisis tenemos el modelo de crecimiento exponencial el cual enuncia que la reproducción es continua, todos los individuos son idénticos y los recursos son ilimitados (Lemos *et al.*, 2005). En poblaciones silvestres algunos de los anteriores supuestos no se cumplen y la interpretación de la información demográfica se limita, ya que por ejemplo muchas veces la reproducción ocurre estacionalmente y/o la probabilidad de morir o reproducirse cambia con la edad, tamaño o estadio. Cuando esto ocurre se dice que la población es estructurada (Lemos *et al.*, 2005).

Como ejemplos de modelos demográficos estructurados existen los modelos de proyección matricial (PPMs, por sus siglas en inglés) y los modelos de proyección integral

(IPMs, por sus siglas en inglés). En los primeros, se ubica a los individuos en categorías discretas de acuerdo a su naturaleza, por ejemplo: estadio, edad o tamaño y su análisis se hace con base a estas categorías (Caswell, 2001). Por su parte, los IPM's abordan el estudio de la dinámica poblacional pero su principal ventaja es que para su construcción no es indispensable realizar la típica categorización de los individuos acorde a su naturaleza, sino que, para su estudio todos los individuos de la población presentan la misma variable de estado continuo (Easterling *et al.*, 2000; Ellner y Rees, 2006).

Para el estudio poblacional en cactáceas, la primera perspectiva (PPM) ha sido la más utilizada. Sin embargo, debido a que se desarrollan en climas áridos, tienen largos ciclos de vida o presentan lento crecimiento (Valiente y Godínez, 2002; Easterling *et al.*, 2000; Godínez *et al.*, 2003). En los últimos años se ha impulsado el estudio de sus poblaciones por medio de los IPM (Easterling *et al.*, 2000; Ferrer-Cervantes *et al.*, 2012; Larios *et al.*, 2020).

La familia Cactaceae, es una de las familias de plantas más diversificadas y una de las más representativas en la vegetación de América tropical y subtropical, debido a sus condiciones de latitud, topografía y climas, México posee el mayor número de especies totales y endémicas, seguido de Argentina, Bolivia, Brasil y Perú (Bravo, 1978; Nobel, 2002; Guzmán *et al.*, 2003; Ortega-Baes y Godínez, 2006; Goettsch *et al.*, 2015). Sin embargo, las cactáceas son uno de los grupos taxonómicos más amenazados debido a que presentan bajas tasas de crecimiento y reclutamiento, bajos porcentajes de germinación, ciclos de vida muy largos y un lento restablecimiento después de una perturbación de origen natural o derivada de actividades humanas (Gibson y Nobel, 1986; Hernández y Dávila, 1994; Godínez *et al.*, 2003).

Las anteriores características acompañadas de los particulares patrones de distribución geográficos, la especificidad al sustrato, la destrucción de los hábitats naturales donde se desarrollan y el saqueo ilegal, representan riesgos para la supervivencia de las poblaciones de cactáceas (Nobel, 2002; Esparza-Olguin *et al.*, 2005; Goettsch *et al.*, 2015). Ortega-Baes y Godínez (2006) consideran que para preservar todas las especies de cactus se necesitan de 24 países; sin embargo, considerando los patrones de diversidad y los análisis de complementariedad, el 94% de las especies bien podrían conservarse en 10 países que se dividen en tres grupos importantes. El primero considera a México, Perú, Argentina, Bolivia, Chile y Costa Rica el segundo a Paraguay y Cuba, y el tercero a Brasil y Estados Unidos.

Debido a las peculiares características antes descritas, se han establecido normas para su protección a nivel nacional e internacional. En México se cuenta con la NOM-059-SEMARNAT-2010 y en el medio internacional están protegidas en los apéndices I y II de la Convención sobre el Tráfico Internacional de Especies Silvestres de Flora y Fauna Amenazadas (CITES) y en el listado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (Hernández y Godínez, 1994; Hunt 1999; Benítez y Dávila, 2002). También, para sustentar su conservación, además de los estudios

poblacionales, se han intensificado los estudios que detallan las características particulares de las especies cuyo fin es tener más información de ellas y así generar ideas acordes a su estado de conservación. Por ejemplo, se encuentran reportes de diferentes especies de cactáceas sobre biología reproductiva (Tinoco y Molina, 2000; Clark- Tapiay Molina, 2006; Martins *et al.*, 2016), sus interacciones (Ashman *et al.*, 2004), eco-fisiología de la germinación (Rojas-Arechiga y Vázquez 2000; Rojas-Arechiga y Batis, 2001) y restauración de las poblaciones (Ureta y Martorell, 2009), entre otros.

II. MARCO TEÓRICO

Ecología de poblaciones

Para el estudio de las poblaciones, el modelo general (ecuación 1) se basa en que el tamaño poblacional se ve directamente afectado por el tamaño inicial de la población, el número de nacimientos (en este caso semillas germinadas) y por el número de muertes. Sin embargo, cuando se cuenta con la información de los procesos de inmigración y emigración es recomendable agregarlos a la ecuación. Aunque la dinámica poblacional también se puede ver afectada por diferentes causas que pueden ser de origen demográfico, biótico y abiótico (Silvertown, 1982; Godínez *et al.*, 2003 y Lemos *et al.*, 2005; Picó *et al.*, 2008; Hegland *et al.*, 2010).

Los procesos vitales permiten conocer el tamaño de una población N_t al siguiente intervalo de tiempo (N_{t+1}) de la siguiente forma (Silvertown, 1982; Lemos *et al.*, 2005):

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \quad (\text{ecuación 1})$$

Donde N_t corresponde al tamaño poblacional inicial (número de individuos), N_{t+1} es el tamaño poblacional al siguiente tiempo, B es el número de individuos que nacieron entre t y $t+1$, D es número de individuos que murieron entre t y $t+1$, I corresponde al proceso de inmigración y E al proceso de emigración. Por lo general, las poblaciones se consideran cerradas, por lo que las tasas de inmigración (I) y de emigración (E) sólo se incorporan cuando se trata de poblaciones de especies evidentemente migratorias; aún en las poblaciones de plantas cuya dispersión se da a grandes distancias, la migración no se considera puesto que resulta imposible determinar el origen y la edad de las semillas (Gotelli, 1995 y Lemos *et al.*, 2005).

La evaluación del crecimiento poblacional es posible a través de los modelos exponenciales y logísticos para especies de generaciones discretas y/o continuas. El modelo exponencial parte de un sistema cerrado donde los nacimientos y muertes son constantes y, al ser los recursos infinitos, las poblaciones tienden a crecer indefinidamente. Por otro lado, el modelo logístico es denso dependiente; considera que las condiciones cambian a través del tiempo, que los recursos son finitos y los nacimientos y muertes no son constantes en el tiempo (Gotelli, 1995; Stevens, 2009).

Debido a que los modelos antes descritos ignoran una serie de características importantes (e.g. las tasas de migración e inmigración, variabilidad genética, estructura de edades y/o tamaños) existen otros modelos que consideran algunas de las características antes mencionadas, estos son las tablas de vida, los PPM y los IPM. Los primeros dos estructuran a las poblaciones en categorías de acuerdo a su biología, éstas pueden ser: tamaño, edad o estadio de desarrollo (Begon *et al.*, 2006; Caswell, 2001), mientras que los últimos cuentan con una categorización continua (Easterling *et al.*, 2000; Ellner y Rees 2006; Rees y Ellner, 2009).

De forma particular, las tablas de vida son arreglos tabulares donde es posible medir los parámetros demográficos (sobrevivencia, mortalidad y natalidad) para obtener la tasa de crecimiento poblacional (λ) (Begon *et al.*, 2006; Caswell 2001). Existen dos formas de construir una tabla de vida; las tablas de vida horizontales mediante las cuales se pueden obtener las tasas de sobrevivencia a través del seguimiento desde el momento que nace hasta que muere una cohorte (grupo de individuos de la población que nacieron aproximadamente al mismo tiempo), estos estudios son comúnmente utilizados para especies cuyas generaciones no se superponen y tienen ciclos de vida cortos (Begon *et al.*, 2006; Lemos *et al.*, 2005).

El estudio de ecología de poblaciones en cactáceas, muestra ser una rama en auge que con el tiempo ha incrementado el número de especies estudiadas, principalmente por la popularidad de los modelos matriciales. En la mayoría de los estudios poblacionales de estas especies de vida larga se ha registrado una tasa finita de crecimiento poblacional (λ) cercana a la unidad (cuadro 1), lo que significa que las poblaciones se encuentran cerca del equilibrio numérico (Silvertown *et al.*, 1993; Godínez *et al.*, 2003, Valverde *et al.*, 2004, Arroyo-Cosultchi *et al.*, en prensa) (cuadro 1). Una revisión bibliográfica de Godínez y colaboradores (2003) sobre cactáceas resalta que los cactus se desarrollan en toda América, América del Sur es la zona menos representativa en cuanto al número de publicaciones de cactáceas (Antonini *et al.*, 2020), siendo por ende América del Norte y Central, las zonas más estudiadas. Por otro lado, también hay algunas especies y temas que cuentan con más información que otras; por ejemplo, el número de estudios referentes a la reproducción sexual es mayor que aquellos estudios de propagación vegetativa, y en cuanto a las formas de vida (Godínez *et al.*, 2003).

Los diversos trabajos de ecología de poblaciones en cactáceas han resultado de vital importancia para conocer el estatus de las poblaciones y así realizar una toma de decisiones más objetiva. Estos trabajos se han enfocado en ser enriquecedores. Sin embargo, muchas publicaciones se enfrentan a la incertidumbre de desconocer la existencia y características de los bancos de semillas, así también varios trabajos señalan que en el tiempo de la investigación no se observó reclutamiento (García, 2004; Ureta y Martorell, 2009; Ruíz, 2012; Larios *et al.*, 2020), procesos que junto con la germinación y el crecimiento temprano de las plántulas resultan fundamentales para describir los patrones demográficos de las poblaciones vegetales de una forma más completa (More y Chapman, 1986; Valiente y Ezcurra, 1991; Peralta *et al.*, 2016). Por esta razón es que se han agregado experimentos *in situ* y *ex situ* para conocer el efecto de la germinación y las plántulas en la dinámica poblacional (Portilla-Alonso y Martorell, 2011; Flores-Martínez, 2008; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2016; Aranda, 2015; Fernández, 2017; Martínez *et al.*, 2016, Ortiz-Martínez *et al.*, en prensa).

Como anteriormente se había mencionado, el destino de las poblaciones de cactáceas que se desarrollan en regiones desérticas se encuentra ligado con las condiciones ambientales de la región, principalmente con la temperatura y precipitación (Silvertown, 1982; Godínez *et al.*, 2003; Lemos *et al.*, 2005). En los ecosistemas áridos y semiáridos, se ha observado que, en la dinámica poblacional de cactáceas, la sobrevivencia de los adultos es el proceso demográfico dominante, las primeras etapas del ciclo de vida son las más frágiles y el reclutamiento no es un fenómeno habitual (Jordán y Nobel, 1979; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez *et al.*, 2003; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2016; Antonini *et al.*, 2020).

La presencia del fenómeno del Niño y la oscilación del Sur (ENOS) alteran el clima en diversas regiones del mundo. Este fenómeno resulta de vital importancia ya que se caracteriza por el aumento de las precipitaciones invernales (Woodhouse, 1997). Existe una amplia diversidad en los efectos que desencadena en las poblaciones vegetales; por ejemplo, se ha documentado que favorecen a las poblaciones mediante el aumento del establecimiento de las plántulas dando lugar a un reclutamiento eficiente. También puede relacionarse con los atributos demográficos de la población y el crecimiento vegetativo (Mandujano *et al.*, 1997; Godínez *et al.*, 2003; Peters *et al.*, 2010; Salguero-Gómez *et al.*, 2012; Ferrer-Cervantes *et al.*, 2011; Cruz y Pavón, 2013; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2016; Larios *et al.*, 2020). Sin embargo, el aumento de la precipitación no siempre ha tenido un efecto positivo, ejemplo de esto es la disminución de la fructificación de *Isolatocereus dumortieri* (Cruz y Pavón, 2013).

Modelo de Proyección Matricial

Los modelos de proyección matricial son los modelos más utilizados para el estudio de la ecología de poblaciones. Usualmente son recomendados para evaluar poblaciones donde es evidente el paso de un estadio a otro, por ejemplo, en los insectos (Merow *et al.*, 2014). La categorización se realiza en función de criterios biológicos (Horvitz *et al.*, 1997) o por medio de métodos matemáticos (Vandermeer, 1978; Moloney, 1986).

Matemáticamente se basan en el análisis de la probabilidad de que los individuos que pertenecen a la categoría i en un intervalo de tiempo (t) pasen a la categoría j en el siguiente intervalo ($t+1$). Esto es representado mediante una matriz de transición (**A**) donde cada celda muestra la probabilidad de transición de una categoría a otra (Silvertown, 1982) y se refleja en un gráfico de ciclo de vida donde se muestra la contribución por categoría (tamaño, edad o estadio de desarrollo) a las tasas vitales de la población (Harper, 1977; Hubell y Werner, 1979; Franco y Silvertown 2004).

El número de individuos de cada categoría (ecuación 2) es representado con un vector $n(t)$ donde para conocer el número de individuos en un tiempo distinto a la inicial, la matriz de transición **A** deberá ser multiplicada por el vector $n(t)$. Este resultado es considerado un nuevo vector que después de ser multiplicado varias veces se vuelve constante, dando lugar así a la estructura estable de la variable de estado elegida (edad, estadio o tamaño) (Silvertown, 1982; Caswell, 2001).

$$n_{t+1} = \mathbf{A}n_t \quad (\text{ecuación 2})$$

Donde:

n_{t+1} = número de individuos en el tiempo $t+1$

n_t = vector que indica el tamaño poblacional en el tiempo t

A = matriz de proyección poblacional

Tras la obtención de la estructura estable poblacional, es posible cuantificar la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y el valor reproductivo (v). El cálculo de λ se consigue mediante la siguiente ecuación:

$$\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t} \quad (\text{ecuación 3})$$

Donde:

λ = tasa finita de crecimiento poblacional

N_{t+1} = tamaño poblacional en el tiempo $t+1$

N_t = tamaño poblacional inicial

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) es el *eigenvalor* dominante en la matriz de transición que puede interpretarse como la estructura que la población alcanzaría ante condiciones ambientales constantes. Cuando el resultado obtenido es $\lambda > 1$, se concluye que la población está creciendo, cuando $\lambda < 1$ la población está decreciendo, o bien, la población se encuentra estable cuando su valor es $\lambda = 1$ (Caswell, 2001). Por último, el valor reproductivo (v), se explica como el número de descendientes que los individuos de cada categoría generarán, considerando las características propias de cada categoría para sobrevivir y reproducirse (Silvertown, 1982; Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005).

Cada entrada de la matriz es un proceso demográfico diferente, donde la primera fila corresponde a la fecundidad (F), la diagonal principal ubica la permanencia (P), en las sub diagonales inferiores se encuentra el crecimiento (G) y, por último, en las sub diagonales superiores se localizan las retrogresiones (R) (Caswell, 2001; Gotelli, 1995).

Se conocen dos tipos principales de modelos matriciales, las matrices de Leslie (Leslie, 1945) y las matrices de Lefkovitch (Lefkovitch, 1965). Los primeros son frecuentes en estudios de dinámica de animales cuyo ciclo de vida es relativamente sencillo (*e.g* Lee *et al.*, 2008; Álvarez-Longoño *et al.*, 2013), solo se presentan entradas positivas en el primer renglón correspondientes a la fecundidad (F), en la subdiagonal principal se encuentran los valores que corresponden al crecimiento (Leslie, 1945; Caswell, 1989). En la matriz de tipo **A**, los organismos están clasificados por edad, su crecimiento no es mayor al de una clase y no pueden permanecer siempre en el mismo estadio, ni regresar a los estadios anteriores, es así como se marca el tránsito de una categoría de edad a la siguiente categoría en un intervalo de tiempo t a $t+1$ (Leslie, 1945; Caswell, 2001).

Por otro lado, las matrices de Lefkovitch permiten explicar ciclos de vida más complejos. Se han empleado en el estudio de algunas poblaciones animales, pero son recomendables en los estudios de plantas ya que permiten clasificaciones por estadio o tamaño (Caswell, 2001). Por medio de las matrices de Lefkovitch es posible mostrar la probabilidad de transición de un estadio a los siguientes estadios (cuando los individuos pasan de la categoría 1 a la categoría 2 o subsiguientes categorías), la permanencia en el mismo estadio (cuando los individuos del $t+1$ se mantienen en la misma categoría que en el t_0), o bien, la retrogresión a algún estadio previo, excepto al estadio de semilla (cuando los individuos regresan a una categoría anterior; causado por herbivoría o reducción) (Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005; Gurevitch *et al.*, 2006; Quintana-Ascencio *et al.*, 2018).

Complementariamente, cuando una o más tasas vitales presentan cambios, se pueden realizar los análisis de perturbación prospectiva, es decir, de sensibilidad y elasticidad (de

Kroon *et al.*, 1986). El análisis de sensibilidad muestra los cambios absolutos reflejados en λ producto de una modificación en cada elemento de la matriz. A partir de ella es posible determinar la categoría en la cual la población es más sensible y de esta forma enfocar los esfuerzos de conservación, manejo o de aprovechamiento sustentable (Benton y Grant, 1999). Matemáticamente se expresa mediante $S = \{s_{ij}\}$ y se obtiene de la siguiente ecuación (de Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 2001):

$$S_{ij} = \frac{V_i W_j}{\omega, \nu} \quad (\text{ecuación 4})$$

Donde:

S_{ij} = Sensibilidad

V_i = i-ésimo elemento del vector izquierdo (valor reproductivo)

W_j = j-ésimo elemento del vector propio derecho (estructura estable)

Por otro lado, el análisis de elasticidad cuantifica los cambios proporcionales o porcentuales en λ , producto de los cambios en los elementos de la matriz, se expresa mediante e_{ij} y se obtiene de la siguiente ecuación cuya suma = 1 (de Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 2001):

$$e_{ij} = \left(\frac{a_{ij}}{\lambda} \right) (S_{ij}) \quad (\text{ecuación 5})$$

Donde:

e_{ij} = elasticidad

a_{ij} = entradas de la matriz **A**

λ = tasa finita de crecimiento

S_{ij} = valores de sensibilidad

Modelo de Proyección Integral

En los últimos 20 años, los modelos de Proyección Integral (IPM), desarrollados por Easterling y colaboradores (2000) han adquirido gran importancia en el estudio de las poblaciones. Estos modelos son otra propuesta para el modelaje de las tasas vitales de una población, adicionalmente, resultan de gran utilidad para estudiar el impacto de factores ambientales a nivel poblacional; mismos que pueden ser incluidos en los análisis de regresión estadística de las tasas vitales, así como para obtener la información necesaria para el manejo y conservación de las especies (Jongejans y de Kroon, 2012; Salguero-Gómez *et al.*, 2012; García *et al.*, 2017).

Los IPM's parten del álgebra empleada en los modelos matriciales. En ellos se pueden utilizar variables continuas o semicontinuas o bien, la combinación que detalle la dinámica poblacional durante un periodo de tiempo discreto (Coulson *et al.*, 2010; Easterling *et al.*, 2000; Coulson, 2012; Metcalf *et al.*, 2013). También mediante este modelaje es posible obtener los valores de la tasa de crecimiento poblacional, el vector de valores reproductivos, la distribución estable de tamaño y los análisis de sensibilidad y elasticidad, por estas razones en los últimos años se ha incrementado su utilización en los estudios poblacionales (Kuss *et al.*, 2008; González, 2008; Ramula *et al.*, 2009; Jacquemyn *et al.*, 2010; Martorell *et al.*, 2012; Salguero-Gómez *et al.*, 2012; González y Martorell, 2013; Ortiz, 2015; González *et al.*, 2016; Larios *et al.*, 2020).

La popularidad de este modelo en los últimos años se debe a que aumenta la confiabilidad de los resultados en relación al modelo PPM, al eliminar la subjetividad de la categorización, supuesto que argumenta que todos los individuos presentes dentro de la misma categoría tienen el mismo comportamiento demográfico (Easterling *et al.*, 2000; Ellner y Rees 2006; Ferrer-Cervantes *et al.*, 2012). Además, es flexible al número de datos necesario para su realización ya que este modelo se recomienda en casos donde la información demográfica es mínima, ya sea porque se cuenta con una base de datos reducida o un tamaño de muestra pequeño (Easterling *et al.*, 2000; Ramula *et al.*, 2009).

Se recomiendan los IPM para las poblaciones en peligro de extinción o poblaciones de especies invasoras, ya que sus algoritmos de simulación emplean datos mínimos para su desarrollo (Zuidema *et al.*, 2010). Estos datos generalmente deben estar en función de la variable de estado interés que describa adecuadamente los procesos demográficos (*e.g* talla, masa, diámetro, longitud, peso, etc) y son: los tamaños de los individuos en dos censos (para estimar las tasas de crecimiento), registro de los individuos que mueren y sobreviven (para estimar las tasas de sobrevivencia), datos sobre la reproducción como pueden ser número de estructuras reproductivas como son flores, frutos o semillas (para estimar la fecundidad), así como la distribución de tamaños de la descendencia (Metcalf, 2013). Además, incorporan

explícitamente la variación en la tasa de crecimiento entre los individuos (Easterling *et al.*, 2000; Molowny y Espelta, 2013; García, 2017).

Para realizar el IPM no es necesario efectuar una clasificación previa de los individuos en categorías que en su mayoría tienden a ser artificiales, sino que las tasas demográficas se modelan como una función continua del estado del individuo (Enright *et al.*, 1995; Ramula *et al.*, 2009). En la mayoría de los análisis en plantas se considera a la altura o diámetro, como la variable continua representativa (González *et al.*, 2013; Ford, 2015). Esta se utiliza para integrar la probabilidad de distribución de las tallas, misma que se presenta en el tiempo t y después será presentada en el siguiente tiempo por el *kernel*, el cual es una función circunscrita a otras funciones generadas por la variable continua que representa todas las posibles transiciones de tamaño y reproducción, y resulta análogo a la matriz de proyección.

El *kernel* se encuentra conformado por dos funciones: $p(x, y)$, que incorpora las probabilidades de sobrevivencia ($s(x)$) y crecimiento ($g(x, y)$) y son equivalentes a la sobrevivencia y crecimiento en la matriz de Lefkovitch (1965). La segunda función $f(x, y)$, corresponde a la fecundidad. Adicionalmente, se pueden incluir al kernel particularidades del ciclo de vida de la especie como la presencia de banco de semillas, tipo de reproducción, entre otros (Coulson, 2012; Merow *et al.*, 2014; Rees *et al.*, 2014; Quintana-Ascencio *et al.*, 2019).

Como en los modelos matriciales, en los IPM también es posible realizar análisis de sensibilidad y elasticidad con variables continuas para determinar la contribución de los procesos demográficos a la población. El análisis de sensibilidad describe los cambios en λ como el resultante de un cambio en los parámetros demográficos, que afecta solo una vez a los individuos de algún tamaño particular y su cálculo se puede obtener mediante la siguiente ecuación (Easterling *et al.*, 2000):

$$S(Z_1, Z_2) = \frac{\partial \lambda}{\partial \kappa(Z_1, Z_2)} = \frac{v(Z_1)w(Z_2)}{\langle w, v \rangle} \quad (\text{ecuación 6})$$

Donde $s(Z_1, Z_2)$ corresponde a la sensibilidad de λ a un pequeño cambio en $k(y, x)$ valores cercanos (Z_1, Z_2) y $(w, v) = \int w(x)v(x)dx$ (Easterling *et al.*, 2000). Por lo que la elasticidad está dada por:

$$e(Z_1, Z_2) = \frac{\kappa(Z_1, Z_2)}{\lambda} x \frac{v(Z_1)w(Z_2)}{\langle w, v \rangle} \quad (\text{ecuación 7})$$

En una comparación entre modelos demográficos, Ramula y colaboradores (2009) estudiaron la dinámica poblacional de hierbas perennes, ellos encontraron que para evaluar pequeños conjuntos de datos (<300 individuos) es más recomendable utilizar el IPM, debido a que la evaluación por medio del PPM sobrestima el valor de λ , al tiempo que el sesgo va

en aumento conforme disminuye la cantidad de datos. En adición, también concluyen en la importancia de la historia de vida, ya que ésta, junto con los objetivos de los estudios, influyen en la selección del modelo demográfico.

Existe otro modelo adicional que ofrece la opción de clasificar a los individuos por edad o categorías del ciclo de vida y tallas o tamaños simultáneamente mediante matrices anidadas dentro de la matriz principal en los PPMs o en los análisis de IPM's, lo que se conoce como matrices de Goodman (Goodman, 1969; Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005; Silvertown y Charlesworth, 2006; Quintana-Ascencio *et al.*, 2018) que podrían explicar la dinámica poblacional de las especies estudiadas.

Demografía y cactáceas

Los cactus son un abundante grupo taxonómico (1 480 especies), que presenta diferentes factores que limitan su desarrollo y crecimiento. Estos son de origen biótico y abiótico, como pueden ser los requerimientos fisiológicos propios de cada especie y las presiones derivadas de actividades humanas (Godínez *et al.*, 2003). En 2015, Goettsch y colaboradores presentaron la evaluación más grande de cactáceas para la lista Roja donde evaluaron 1 478 especies de las 1 480 reconocidas hasta ese momento (las otras dos especies no fueron evaluadas debido a su inexistente información). La evaluación mostró que, pese a la importancia que tienen en el sistema donde se desarrollan, este grupo de plantas no ha recibido un estudio exhaustivo y también concluye que las cactáceas son uno de los grupos más amenazados donde el 31% de sus representantes se están viendo afectados por presiones humanas, principalmente por el cambio de uso de suelo con fines agrícolas, acuícolas y el de uso residencial y comercial (Goettsch *et al.*, 2015).

En cuanto a la demografía, ésta ha probado ser una herramienta fundamental para la conservación, por ello se han intensificado los estudios. Sin embargo, aún resultan insuficientes ante la amplia diversidad de cactáceas en América (Godínez *et al.*, 2003; Zepeda *et al.*, 2013). De manera puntual, en los últimos 20 años la plataforma Tesis UNAM con las palabras “*demografía*” y “*cactáceas*” registró 25 tesis tanto de licenciatura, maestría y doctorado con esta temática, en las cuales predomina el modelo de proyección matricial (92%) frente al modelo de proyección integral (8%). En el mismo periodo, empleando Scopus (<https://www.scopus.com/home.uri>), una de las bases de datos bibliográfica de resúmenes y citas de artículos de revistas científicas más importante a nivel mundial, se registraron 30 publicaciones con las mismas palabras claves, de las cuales el 86.66% corresponde al modelo matricial y 13.33% al modelo integral. Algunas de las publicaciones se muestran en el cuadro 1 clasificadas de acuerdo al tipo de hábito de crecimiento.

Por lo general, en las investigaciones demográficas en cactáceas se utilizan los modelos matriciales (cuadro 1) y sugieren incrementar el tiempo de duración de los análisis demográficos, así como el número de los mismos, reforzándose con información sobre los particulares requisitos fisiológicos de las especies, su genética y una descripción de las limitaciones presentes durante las primeras etapas de desarrollo que en conjunto darían lugar a programas sólidos de reintroducción y conservación (Contreras y Valverde, 2002; Olvera, 2018).

Estas investigaciones también concluyen que en condiciones de campo se presentan fuerzas de selección que actúan intensamente, y sobre todo, se encuentran cuellos de botella en las poblaciones que provocan cambios en los componentes demográficos de las plantas expresados en bajas tasas de reclutamiento (Steengergh y Lowe, 1969; Harper, 1977). A través de simulaciones se ha concluido que por medio del aumento de la tasa de germinación de las semillas y sobrevivencia de las plántulas se pueden obtener tasas de crecimiento poblacional positivas (Contreras y Valverde, 2002, Arroyo-Cosultchi *et al.*, en prensa).

Cuadro 1. Publicaciones con modelos demográficos de diferentes especies de cactáceas.

Cactáceas globosas						
Especie de estudio	Autor	Año de la publicación	Número de sitios de muestreo	Número de años estudiados	Modelo poblacional	
					PPM	IPM
<i>Ariocarpus fissuratus</i>	Mancilla	2012	2	5	•	
<i>A.scaphirostris</i>	Mandujano <i>et al.</i> ,	2007	1	2	•	
<i>Astrophytum asterias</i>	Martínez <i>et al.</i> ,	2007	2	3	•	
<i>A. capricorne</i>	Mandujano <i>et al.</i> ,	2015	4	3	•	
<i>A. myriostigma</i>	López	2012	3	1	•	
<i>A. ornatum</i>	Zepeda	2010	2	2	•	
	Zepeda <i>et al.</i> ,	2013	1	3	•	
<i>Escobaria robbinsorum</i>	Schmalzer <i>et al.</i> ,	1995	1	5	•	
<i>Coryphantha werdermannii</i>	Portilla	2007	3	1	•	
<i>Discocactus placentiformis</i> y <i>D. pseudoinsignis</i>	Antonini <i>et al.</i> ,	2020	4	1	•	

<i>Echinocactus platyacanthus</i>	Jiménez Sierra <i>et al.</i> ,	2007	6	3	•	
<i>E. erectocentrus</i>	Larios <i>et al.</i> ,	2020	6	23		•
<i>Ferocactus wislizeni</i>	Ford <i>et al.</i> ,	2015	2	4		•
<i>Lophophora diffusa</i>	Díaz	2013	1	3	•	
	Chiu	2017	1	1		•
<i>Mammillaria crucígera</i>	Contreras y Valverde	2002	1	2	•	
<i>M. dixanthocentron</i>	Ramos	2007	1	1	•	
	Ureta y Martorell	2009	2	3	•	
	Ureta <i>et al.</i> ,	2012	4	5		•
<i>M. gaumeri</i>	Ferrer-Cervantes <i>et al.</i> ,	2011	9	9	•	
	Ferrer-Cervantes <i>et al.</i> ,	2012	9	9		•
<i>M. hernandezii</i>	González	2008	2	5		•
	Rodríguez	2008	4	4	•	
	Ureta y Martorell	2009	2	3	•	
	Ureta <i>et al.</i> ,	2012	4	5		•
<i>M. huitzilopochtli</i>	Flores-Martínez <i>et al.</i> ,	2010	2	5	•	
<i>M. humboldtii</i>	Martínez-Ramos <i>et al.</i> ,	2016	1	1	•	
<i>M. magnimamma</i>	Valverde <i>et al.</i> ,	2004	2	3	•	
<i>M. mystax</i>	Saldívar y Navarro	2012	1	1	•	
<i>M. napina</i>	Rodríguez	2008	4	4	•	
<i>M. pectinifera</i>	Vite y Zavala	1998	3	3	•	
	Valverde y Zavala	2006	1	1	•	
	Peters <i>et al.</i> ,	2010	1	2	•	
	Deméneghi <i>et al.</i> ,	2013	1	1	•	
<i>M. solisioides</i>	Rodríguez	2008	4	4	•	
<i>M. supertexta</i>	Avendaño	2007	1	1	•	
<i>Pediocactus bradyi</i>	Shryock <i>et al.</i> ,	2014	4	22	•	
<i>Stenocactus crispatus</i>	López y Navarro	2009	1	1	•	

<i>Turbincarpus horripilus</i>	Matías	2007	1	1	•	
<i>T. leucacanthus</i>	Fernández	2017	1	1	•	
Cactáceas columnares						
Especie de estudio	Autor	Año	Número de sitios de muestreo	Número de años de estudio	Modelo poblacional	
					PPM	IPM
<i>Cephalocereus macrocephala</i>	Esparza-Olguín <i>et al.</i> ,	2002	1	2	•	
	Esparza-Olguín <i>et al.</i> ,	2005	3	1	•	
	Godínez y Valiente	2004	1	3	•	
<i>C. mezcalaensis</i>	Esparza-Olguín <i>et al.</i> ,	2005	3	3	•	
<i>C. polylophus</i>	Arroyo -Cosultchi <i>et al.</i> ,	2016	1	2	•	
<i>C. tetetzo</i> (= <i>N. tetetzo</i>)	Esparza-Olguín <i>et al.</i> ,	2005	1	4	•	
	Godínez <i>et al.</i> ,	1999	1	2	•	
	Godínez <i>et al.</i> ,	2002	3	3	•	
<i>E. erectocentrus</i>	Larios <i>et al.</i> ,	2020	6	23		•
<i>Escontria chiotilla</i>	Ortega	2001	4	1	•	
<i>Harrisia fragrans</i>	Rae y Ebert	2002	2	5	•	
<i>H. portoricensis</i>	Rojas-Sandoval y Meléndez-Ackerman	2013	1	3	•	
<i>P. pecten-aboriginum</i>	Morales-Romero <i>et al.</i> ,	2012	2	3	•	
<i>Pachycereus fulviceps</i>	Vite y Zavala	1998	3	3	•	
<i>Pterocereus gaumeri</i>	Méndez <i>et al.</i> ,	2004	1	3	•	
Opuntias						
Especie de estudio	Autor	Año de la publicación	Número de sitios	Número de años estudiados	Modelo poblacional	
					PPM	IPM
<i>Opuntia imbricata</i>	Miller <i>et al.</i> ,	2009	3	5		•
	Czachura y Miller	2019	1	14		•
<i>O. macrocentra</i>	Mandujano <i>et al.</i> ,	2007	2	4	•	

<i>O. macrorhiza</i>	Keeler y Tenhumberg	2011	5	7	•	
	Haridas <i>et al.</i> ,	2015	4	7	•	
<i>O. microdasys</i>	Carrillo	2011	3	3	•	
<i>O. rastrera</i>	Mandujano <i>et al.</i> ,	2001	2	7	•	
	Ureta <i>et al.</i> ,	2018	4	15		•

III. JUSTIFICACIÓN

Los cactus poseen características evolutivas para desarrollarse en climas de condiciones extremas como son los semidesérticos. Sin embargo, la demografía de algunos cactus muestra ser susceptible a las condiciones climáticas principalmente a eventos de precipitación o sequías.

Cephalocereus polylophus Pfeiff. es una especie de cactácea columnar considerada en categoría V (vulnerable) en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2020), debido principalmente al limitado rango de distribución (aproximadamente 600 km²), por lo cual los estudios demográficos resultan cruciales para comprender el estado de conservación de la especie.

Este estudio busca hacer una comparación entre las tasas de crecimiento poblacional con ambos modelos demográficos (PPM y IPM) con el fin de evaluar cuál de ellos podría emplearse para futuros estudios de la dinámica poblacional de la especie y en especies columnares.

IV. OBJETIVOS

General

Comparar dos modelos demográficos (PPM e IPM) para el estudio de la dinámica poblacional de la cactácea columnar *Cephalocereus polylophus* en un periodo de 2012 a 2016 en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México.

Particulares

- Modelar la dinámica poblacional bajo el modelo de proyección matricial (PPM) y el modelo de proyección integral (IPM) para estimar la tendencia demográfica de la

población para los años 2012-2013, 2013-2014, 2014-2015 y 2015-2016 con sus respectivos cálculos de la tasa de crecimiento poblacional y sus análisis de perturbación prospectiva.

- Comparar la dinámica poblacional y los procesos demográficos de la especie durante los cuatro años de estudio empleando ambos modelos demográficos.

V. HIPÓTESIS

Debido a que la especie presenta un lento crecimiento, se espera que los valores de λ sean cercanos a la unidad para ambos modelos, lo cual indicará que la población de *Cephalocereus polylophus* en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, en Hidalgo, México se encuentra en estado estable. Además, se espera que los análisis de sensibilidad y elasticidad con ambos modelos muestren coincidencia con otros estudios en cactáceas, siendo la permanencia el proceso demográfico al que λ es más sensible.

VI. MÉTODOS

Especie de estudio

Cephalocereus polylophus Pfeiff. es un cactus columnar monopódico catalogado en la lista roja de la Unión Mundial de Conservación como una especie vulnerable (figura 1). Se desarrolla en los suelos rocosos de los bosques caducifolios de los estados de Guanajuato, Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí; entre los 900 y los 1500 m s.n.m. (Bravo, 1978; IUCN, 2020). *C. polylophus* alcanza hasta 13 metros de altura, su color verde claro al paso del tiempo tiende a oscurecerse y cuenta con 40 costillas. Las áreas fértiles se expresan mediante la presencia de areolas (0.26 x 0.19 cm) a partir de los 3 m de altura. De cada areola se produce una flor nocturna en forma de embudo (de 4.5 a 7.5 cm), cuyos colores se difuminan de rosa a rojo escarlata y son polinizadas principalmente por insectos nocturnos y murciélagos (Bravo, 1978; Gibson y Horak, 1978; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010; Arias *et al.*, 2012; Tapia *et al.*, 2017). Presenta siete espinas radiales (>1.2 cm) las cuales, además de ser las más largas, son las de mayor cobertura angular del género, se agrupan de tamaño decreciente a partir de la espina *a* en tonos color amarillo a café y con la edad estas espinas se tiñen grises (Tapia *et al.*, 2017), las semillas son negras con superficie lustrosa y testa delgada; los frutos son ovoides de color verde olivo con lana y cerdas (Anderson, 2001; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2007; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010).

Las investigaciones existentes sobre esta especie detallan la morfología de la semilla mediante microscopía de barrido (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2007), la morfología de las espinas del tallo para la identificación de especies del género *Cephalocereus* (Tapia *et al.*, 2017). También se encuentran análisis cladísticos del género *Pachycereus* (Arias y Terrazas, 2006), estudios de sus poblaciones, las causas y consecuencias del reclutamiento en la dinámica de las cactáceas columnares (Arroyo- Cosultchi, 2016).

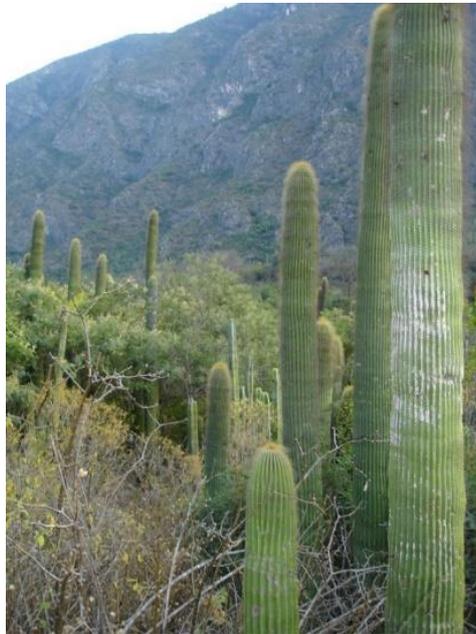


Figura 1. Especie de estudio *Cephalocereus polylophus* en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Foto: Gabriel Arroyo.

Sitio de estudio

La Barranca de Metztitlán se encuentra localizada en el centro-este del estado de Hidalgo, en una depresión de la Sierra Madre Occidental cercana al río Pánuco, entre los paralelos 98° 23' 00" y 98° 57' 08" longitud oeste y 20° 14' 15" y 20° 45' 26" latitud norte, con una altitud de los 1,000 hasta los 2,000 m s.n.m. Cuenta con una superficie de 96,042.94ha que abarcan los municipios de Metepec, Acatlán, Huasca de Ocampo, Atotonilco El Grande y San Agustín Metztitlán (CONABIO, 2003; Vázquez-Cuevas y Roldán, 2010). El clima es semiárido con una precipitación media anual debajo de los 500 mm y una máxima de 700 mm en las zonas de mayor altitud; la temperatura media anual fluctúa entre los 18 y los 22 °C (Bravo, 1978; Vázquez-Cuevas y Roldán, 2010).

La Barranca cuenta desde el año 2000 con el título de Reserva de la Biósfera debido a que funciona como corredor biológico, ya que presenta una amplia diversidad en sus ecosistemas con substratos geológicos ígneos y sedimentarios donde se han registrado

endemismos en animales y plantas. Particularmente, en estos plegamientos montañosos se encuentra flora desértica que hace de ella una de las zonas cactológicas más importantes de México (Bravo, 1978).

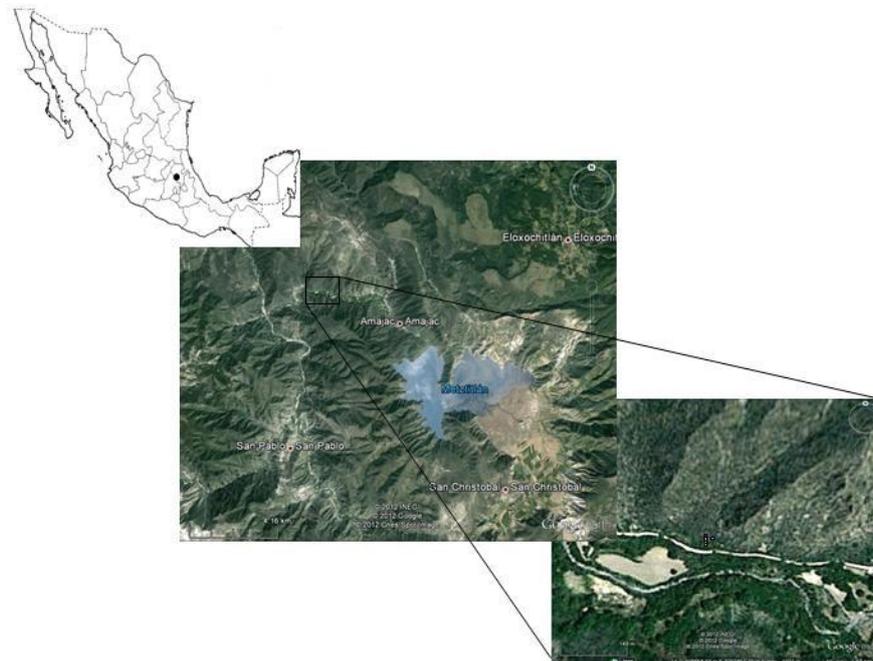


Figura 2.Ubicación geográfica del sitio de estudio.

En la Reserva de la Biósfera se encuentran representadas 71 familias, 221 géneros y 392 especies. Las plantas más representativas son las familias Asteraceae, Cactaceae, Leguminosae y Agavaceae (Eguiarte *et al.*, 2008). Puntualmente, la zona posee amplia presencia de géneros de cactáceas como son: *Astrophytum*, *Cephalocereus*, *Coryphantha*, *Echinocactus*, *Ferocactus*, *Myrtillocactus*, *Neobuxbaumia*, *Opuntia*, *Selenicereus* y *Stenocereus* (Bravo y Sánchez, 1978). Dentro de la reserva se presentan diferentes tipos de vegetación, como son: bosque tropical caducifolio, bosque de coníferas, pastizales, vegetación ribereña, matorral submontano y el más abundante de la zona: matorral xerófilo (Bravo y Sánchez, 1978).

El presente estudio se realizó en San Miguel Almolón (Eloxochitlán) (figura 2), dentro de la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán. El sitio de estudio se encuentra aproximadamente a 2km del poblado de San Miguel Almolón, en un área de riego. El suelo es alcalino (pH 8.2) de textura franco-arcillo-arenosa con una conductividad eléctrica de 0.23 mmhos/cm a 25C. Este suelo presenta 19% de contenido de materia orgánica, una baja presencia de nitrógeno (0.01%) y potasio (0.8 meq/100g) y un alto contenido de fósforo (41 ppm) (Arroyo, 2016).

Trabajo de campo

Para la obtención de los datos de campo se establecieron en abril de 2012 un total de 11 cuadros permanentes de 10x10 m donde se marcaron 729 individuos de *Cephalocereus polylophus*, los cuales fueron censados entre 2012 a 2016, es decir, se lograron cuatro transiciones (5 años). Cada individuo fue marcado y medido su altura total (cm) y diámetro a la altura del pecho (DAP) (cm).

Para obtener la altura total de los individuos adultos ramificados se midió la longitud de la rama principal y se agregó la longitud de cada rama secundaria obteniendo así la altura total acumulada mediante un estadal graduado. Las ramificaciones de estos individuos fueron marcadas desde el vértice con el fin de que en los censos posteriores se cuantificaran los incrementos relativos en la altura del tallo (Esparza-Olguín *et al.*, 2005). Para fines prácticos, a partir de este momento nos referiremos a la altura total acumulada, solo como altura.

Cada año se registró, para cada individuo, el crecimiento apical de la rama principal (cm), el número de estructuras reproductivas (botones florales, flores o frutos) (figura 3), el número de nuevos reclutas y la mortalidad de los individuos. Debido a la inaccesibilidad del sitio, dos cuadrantes no fueron censados en el último año de estudio.

Para los fines de esta investigación se consultaron los datos de precipitación y temperatura desde el 1° de enero de 2012 y hasta 31 de diciembre de 2016. Obteniéndose las temperaturas y precipitaciones acumuladas de cada año. Bajo estas características y por medio de bibliografía se identificaron los ciclos del Niño y la Niña, así como la intensidad de cada uno (Golden Gate Weather Services, 2020).



Figura 3. *Cephalocereus polylophus* en flor en la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Foto: Gabriel Arroyo.

Análisis de datos demográficos mediante PPM

Matrices de transición

Para desarrollar los modelos matriciales de tipo Lefkovich (Caswell, 2001) y de acuerdo con el estudio previo de Arroyo (2016), se consideró a la altura total como el principal atributo para mostrar la transición de t a t_{+1} ya que se relacionó con la sobrevivencia ($c^2_{2013}=239.46$; $g/=1$; $P<0.001$, $c^2_{2014}=86.8$; $g/=1$; $P<0.001$) y con la fecundidad dada por el número de estructuras reproductivas por individuo ($c^2_{2012}=388.29$; $g/=1$; $P<0.001$, $c^2_{2013}=133.91$; $g/=1$; $P<0.001$) (Arroyo- Cosultchi, 2016).

El ciclo de vida (figura 4) se dividió en nueve categorías de altura (cuadro) donde no se consideró al banco de semillas. De acuerdo con Loza-Cornejo y Terrazas (2011), para establecer los límites de las primeras categorías se consideró la anatomía y morfología de dos congéneres de *Cephalocereus*. Se establecieron tres límites bien definidos en la categorización: el primero en la categoría 1, denominada plántula, donde se ubicó a los individuos inferiores a los 8 cm de altura; el segundo límite se adjudicó a los individuos cuya altura es 180 cm debido a que es la altura mínima en la cual la especie inicia su reproducción (cuadro 2). Para establecer la diferencia entre categorías con respecto a las tasas vitales (sobrevivencia y crecimiento), con un modelo generalizado lineal (GLM) de distribución binomial se ajustó a la sobrevivencia como la variable de respuesta y a la categoría como el factor de respuesta. Se encontraron diferencias significativas en el crecimiento de todas las categorías de adultos reproductivos ($P<0.05$) (Arroyo, 2016).

Cuadro 2. Categorías de altura utilizadas para el análisis poblacional de *C. polylophus*. Las letras (P= Plántula, J= Juvenil (1-2); A= Adulto (1-6)).

Categoría	Altura (cm)
P	0.01-8.8
J1	8.9 - 45.00
J2	45.01 - 120.00
A1	120.01 - 180.00
A2	180.01 – 300.00
A3	300.01 – 450.00
A4	450.01 – 600.00
A5	600.01 – 800.00
A6	<800

Para determinar el promedio de semillas por fruto, en 2013 se colectaron 53 frutos al azar de 20 individuos. Las entradas de las celdas correspondientes a fecundidad, se

encuentran ubicadas en la primera fila de la matriz (a_{1j}) y muestran el número de estructuras reproductivas en cada categoría de altura x número de plántulas, dividido por el número de individuos de cada categoría de altura (Caswell, 2001).

En los periodos 2012-2013, 2013-2014, 2014-2015 y 2015-2016 se registró el número de reclutas en el campo y la mortalidad de los individuos de la población. El efecto potencial de λ del reclutamiento de plántulas fue determinado por los experimentos de germinación en campo y por medio de un análisis de perturbación realizado por Arroyo (2016).

Para calcular la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) o eigenvalor, la estructura estable de altura (w) y el valor reproductivo (v) (eigen vectores) se construyó una matriz $\mathbf{A}=a_{ij}$ que muestra las probabilidades de transición, así como las contribuciones a la reproducción de los individuos en promedio durante un año. El modelo básico está descrito por la ecuación (Caswell, 2001):

$$n_{t+1} = \mathbf{A}n_t \quad (\text{ecuación 8})$$

Donde \mathbf{A} es la dimensión de la matriz de transición (9 X 9) y \mathbf{n} es la frecuencia de los individuos por cada categoría de altura en t y $t+1$. El producto de la multiplicación da a lugar a un nuevo vector poblacional n_{t+1} y se repite hasta que la proporción de cada categoría no presente cambios (por método de iteración), produciéndose así el valor constante de λ (Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005). Las matrices de proyección anual se utilizaron para determinar la dinámica poblacional de la especie y de esta forma conocer y comparar los valores reproductivos y las tasas vitales (crecimiento, permanencia y fecundidad) entre años, así como para obtener el ciclo de vida general de *C. polylophus* (figura 4). El intervalo de confianza se calculó con el método *bootstrap*, el cual remuestrea a los individuos para construir nuevas matrices y calcular las λ de cada una (Caswell, 2001). Se realizaron 1000 repeticiones. Por medio del método de percentil se estimaron los intervalos de confianza al 95% para λ . Además, se realizó una prueba de χ^2 para establecer si existe alguna diferencia significativa con una confianza estadística del 95%, entre la estructura estable de altura observada (O) y la estructura estable de altura calculada (w) de las cuatro transiciones (Caswell, 2001).

Para conocer la contribución de los procesos demográficos y de la tasa de crecimiento fue necesario realizar análisis prospectivos de perturbación (sensibilidad y elasticidad) por periodo, proceso demográfico y categoría (Caswell, 2001). Además, se realizó la comparación de los valores de sensibilidad y elasticidad por año. Los análisis fueron realizados con el paquete *popbio* (Stubben *et al.*, 2019) versión 3.6.1 (R Development Core Team, 2019).

Análisis de datos demográficos mediante IPM

Se construyeron cuatro Modelos de Proyección Integral (IPM) con base en los censos de 2012 a 2016 para conocer la dinámica poblacional de *C. polylophus* utilizando el paquete *IPMpack* (Metcalf *et al.*, 2013) R versión 3.6.1. (R Development Core Team, 2019). Mediante el IPM fue posible obtener el valor de λ , la estructura estable de altura (w), el valor reproductivo (v), y los análisis prospectivos de sensibilidad y elasticidad para cada periodo.

Matemáticamente, los IPM parten de la interacción de una función de distribución de altura de los individuos en el tiempo t [$n(x, t)$] por el *kernel* [$k(x, y)$], función que representa todas las posibles transiciones de los individuos de una determinada altura del t_0 al t_1 . El *kernel* se encuentra integrado por las funciones de sobrevivencia y crecimiento individual [$p(x, y)$] y la función de fecundidad [$f(x, y)$] (Ecuación 9; Easterling *et al.*, 2000).

$$\begin{aligned}n(y, t + 1) &= \int [p(x, y) + f(x, y)] n(x, t) dx \quad (\text{ecuación 9}) \\ &= \int k(y, x) n(x, t) dx\end{aligned}$$

La obtención del kernel se logra calculando por separado la función $p(x, y)$ que contempla la sobrevivencia y el crecimiento y la función $f(x, y)$ que considera a la fecundidad. Para obtener la matriz P se utilizaron funciones lineales para el crecimiento y la de sobrevivencia, mientras que para calcular la fecundidad (distribución Poisson) se tomaron en cuenta las probabilidades binomiales de reproducción y el número de semillas por individuos reproductivos. Para la resolución de la ecuación 9 se discretizaron las alturas de la especie obteniendo una matriz de 100x100 por medio de la regla del punto medio (Easterling *et al.*, 2000). Los intervalos de confianza de λ se calcularon mediante Bootstrap (Crowney, 1992) al 95% determinado por mil reempleos.

Comparación de modelos poblacionales

Posteriormente, para hacer la comparación de los modelos poblacionales, se realizó una prueba de χ^2 entre la estructura estable de la altura observada (o) y la estructura estable de altura calculada (w) por periodo para comparar los valores de probabilidad entre ambos modelos y de esta forma establecer cual de los modelos realiza una estimación más clara de la estructura de altura como variable de estado.

VII. RESULTADOS

Condiciones ambientales

El periodo 2012-2013 se caracterizó por contar con el fenómeno ENOS del Niño débil, la precipitación acumulada fue de 370mm, la temperatura máxima de 23.84°C y la mínima de 10.31°C. El periodo 2013-2014 fue el único periodo evaluado que presentó el fenómeno de la Niña, aunque en una modalidad débil, la precipitación acumulada fue de 499.5 mm, su temperatura máxima de 25.40°C y la mínima de 10.22°C.

Por otro lado, en el periodo 2014-2015, aun con la presencia del Niño débil, se presentó la precipitación acumulada más sobresaliente de los periodos evaluados (654 mm) la temperatura máxima fue de 29.48°C mientras que la mínima fue de 14.90°C. Por último, en el periodo 2015-2016 se presentó el Niño en una modalidad muy severa incrementando la temperatura máxima a 29.69°C y la mínima a 15.79°C y disminuyendo la precipitación acumulada a 407 mm (cuadro 3)

Cuadro 3. Resumen de las condiciones climáticas por periodo

Periodo	Fase ENOS	Precipitación acumulada (mm)	Temp max (°C)	Temp min (°C)
2012-2013	Niño débil	370	23.84	10.31
2013-2014	Niña débil	499.5	25.40	10.22
2014-2015	Niño débil	654.5	29.48	14.90
2015-2016	Niño muy severo	407	29.69	15.79

Análisis mediante Modelo de Proyección Matricial (PPM)

Estructura poblacional (PPM)

La estructura poblacional en el primer periodo de evaluación (2012-2013) comenzó con 729 individuos (t_0), los cuales se ubicaron predominantemente en las categorías P (29.77%), J1 (12.07%) y A2 (13.17%). En el segundo periodo (2013-2014), en el tiempo t_0 se censaron un total de 624 individuos, que se distribuyeron principalmente en la categoría P, J1 y A2 cuyos valores fueron 18.43%, 14.10% y 14.26%, respectivamente. El tercer periodo (2014-2015) evaluó a 764 individuos que se ubicaron en la categoría P con 31.94%, J1 con 12.96%

y A2 con 10.99% de individuos. Por último, el periodo 2015-2016 censó a 299 individuos, los cuales se distribuyeron en las categorías J1, A3 y A4 con 13.20% 15.23% y 14.72% respectivamente (cuadro 9).

Con la información anterior y con las matrices **A** generadas, se consiguió la elaboración del ciclo de vida general para la cactácea columnar *C. polylophus* (figura 4). En el ciclo se observan los diferentes procesos en los que participan los individuos. Es así se logró apreciar el paso de los individuos de una categoría a otra posterior por medio del crecimiento, algunos saltos entre categorías que se pueden presentar en campo como el que sobresalió de J2 a A2, los procesos de permanencia en cada categoría, las retrogresiones de una categoría mayor a una menor como en el caso de A6 a A4 y la relación que tienen las categorías reproductivas (A1-A6) a la categoría P.

Modelo de Proyección Matricial (PPM)

El análisis de proyección población de *C. polylophus* durante el periodo 2012-2013 (cuadro 4) bajo un intervalo de confianza de 95% mostró un valor de lambda (λ) igual a 1.057(1.042-1.061), lo que indica que en ese periodo la población se encontró con una tendencia al crecimiento en un 5.7%. Durante este periodo se identificó al Niño en una modalidad débil (cuadro 3). El valor más alto en la estructura estable de altura (w) lo obtuvo la categoría P (0.5849) (cuadro 4). La prueba de χ^2 mostró diferencias significativas entre los valores de O y W ($\chi^2=48.881$; $P<0.001$) (cuadro 10). El valor reproductivo (v), se muestra creciente conforme se avanza de categoría, excepto para las dos últimas (A5 y A6), donde el valor decrece (cuadro 8). La mortalidad para el periodo fue de 11.12%, por lo que la sobrevivencia de los individuos fue de 88.88%.

En cuanto a los análisis prospectivos, la sensibilidad tuvo el valor más alto en la transición de P a A2 (4.0380), de P a A3 (4.6161), de P a A4 (4.6855) y también de J1 a A2 (2.0008), de J1 a A3 (2.2872), y de J1 a A4 (2.3216) (cuadro 11). El análisis de elasticidad mostró en su matriz correspondiente que los valores de elasticidad más altos para este periodo se encontraron en la diagonal principal (cuadro 15), es decir, en el proceso de permanencia, siendo el más alto el valor de la categoría P (0.1829). Por otro lado, el gráfico de elasticidad por proceso demográfico (figura 6a) presentó a la permanencia como el proceso demográfico que más contribuye a λ , seguido del crecimiento (cuadro 19). Por último, el comportamiento de la elasticidad por categoría en este periodo (figura 6b) fue decreciente conforme aumentó la categoría; inició con 0.2109 en la categoría P y terminó con 0.0090 en la categoría A6 (cuadro 19).

El periodo 2013-2014, con un intervalo de confianza de 95% señaló que el valor de λ fue de 1.084 (1.071-1.088), lo que indica que en dicho periodo la población exhibió una

tendencia al crecimiento en un 8.4% con base al valor de λ . En este periodo se presentó La Niña débil (cuadro 3). El valor más alto en la estructura estable de altura (w) lo obtuvo la categoría P (0.3498) (cuadro 5). La prueba de χ^2 mostró diferencias significativas entre los valores de O y W ($\chi^2=34.578$; $P<0.001$) (figura 5). El valor reproductivo (v), se manifestó creciente conforme se avanzó de categoría siendo el valor mayor el ubicado en A6 (cuadro 8). La mortalidad para este periodo mostró el 2.08%, por lo que la sobrevivencia fue del 97.92%.

Los análisis de perturbación prospectiva describieron que la sensibilidad tuvo el valor más alto en la transición de P a A4 (1.0901), de P a A5 (1.1342), de P a A6 (1.3239) y de J1 a A6 (1.1146) (cuadro 12). El análisis de elasticidad, en su matriz correspondiente (cuadro 16) reflejó que los valores de elasticidad más altos para este periodo se encontraron en el proceso de permanencia, siendo el más alto el valor de J1 (0.1370). El comportamiento de la elasticidad por categoría en este periodo (cuadro 20) fue irregular entre categorías. Es así como la mayor elasticidad la obtuvo la categoría J1 (0.1751) (cuadro 19). Por último, la elasticidad por proceso demográfico (figura 6a) expuso a la permanencia como el proceso demográfico que contribuyó más a λ , seguida del crecimiento.

En el tercer periodo (2014-2015) se manifestó el fenómeno del Niño débil. La población reflejó junto con su intervalo de confianza (95%), un valor de λ igual a 1.032 (1.020-1.034), lo que indica que la población en dicho periodo presentó una tendencia al crecimiento en un 3.2%. El valor más alto en la estructura estable de altura (w) lo obtuvo la categoría J1 (0.2236) (cuadro 6). La prueba de χ^2 no mostró diferencias significativas entre los valores de O y W ($\chi^2=11.404$; $P=0.1798$) (figura 5). El valor reproductivo (v) se mostró creciente conforme se avanza de categoría, siendo la categoría A6 la del valor más alto en este periodo (cuadro 8). Dentro de este periodo, la mortalidad se elevó considerablemente, registrando un 33.77%.

Los análisis de perturbación prospectiva, reflejaron que la sensibilidad tuvo el valor más alto en la transición de P a A1 (0.4015), de P a A5 (0.4605), de P a A6 (0.5304) y de J1 a A4 (0.4522), J1 a A5 (0.5186) y de J1 a A6 (0.5973) (cuadro 13). El análisis de elasticidad (cuadro 17) manifestó los valores de elasticidad más altos en el proceso de permanencia, siendo el más alto el valor de A6 (0.1292). El comportamiento de la elasticidad por categoría en este periodo (cuadro 19) fue fluctuante entre categorías. Es así como la mayor elasticidad la obtuvo la categoría A6 (0.1475) (figura 6b). Por último, la elasticidad por proceso demográfico indicó a la permanencia como el proceso demográfico que más contribuyó a λ , seguido del crecimiento (cuadro 19) en el periodo.

El último periodo (2015-2016) ofreció un valor de λ igual a 1.020 (1.000-1.037), lo que señaló que la población se mantuvo con tendencia al crecimiento en un 2%, de acuerdo

a su intervalo de confianza. El fenómeno ENOS que se identificó fue el de El Niño muy severo (cuadro 3). El valor más alto en la estructura estable de altura (w) lo obtuvo la categoría J2 (0.3816) (cuadro 7). La prueba de χ^2 mostró diferencias significativas entre los valores de O y W ($\chi^2= 38.331$; $P<0.001$) (cuadro 20). El valor reproductivo (ν) se mostró creciente conforme se avanzó de categoría, siendo A6 el más representativo (cuadro 8). En cuanto a la mortalidad, ésta continuó incrementándose como en las transiciones anteriores, alcanzando así el máximo valor registrado de 34.11%.

Adicionalmente, los análisis de perturbación prospectiva describieron que la sensibilidad tuvo el valor más alto en la transición de J1 a A4 (0.4862), de J1 a A5 (0.5482), de J1 a A6 (0.7596), de J2 a A4 (0.8319), de J2 a A5 (0.9380) y de J2 a A6 (1.2997) (cuadro 14). El análisis de elasticidad (cuadro 18) presentó los valores de elasticidad más altos en el proceso de permanencia, siendo el más alto el valor de J2 (0.1981). El comportamiento de la elasticidad por categoría en el periodo (cuadro 20) fue fluctuante entre categorías. Es así como la mayor elasticidad la obtuvo la categoría J2 (0.2291), esta elasticidad fue la más alta en todas las transiciones analizadas. Por último, la elasticidad por proceso demográfico mostró a la permanencia como el proceso demográfico que más contribuye a λ , seguido del crecimiento (cuadro 19).

Ciclo de vida

a

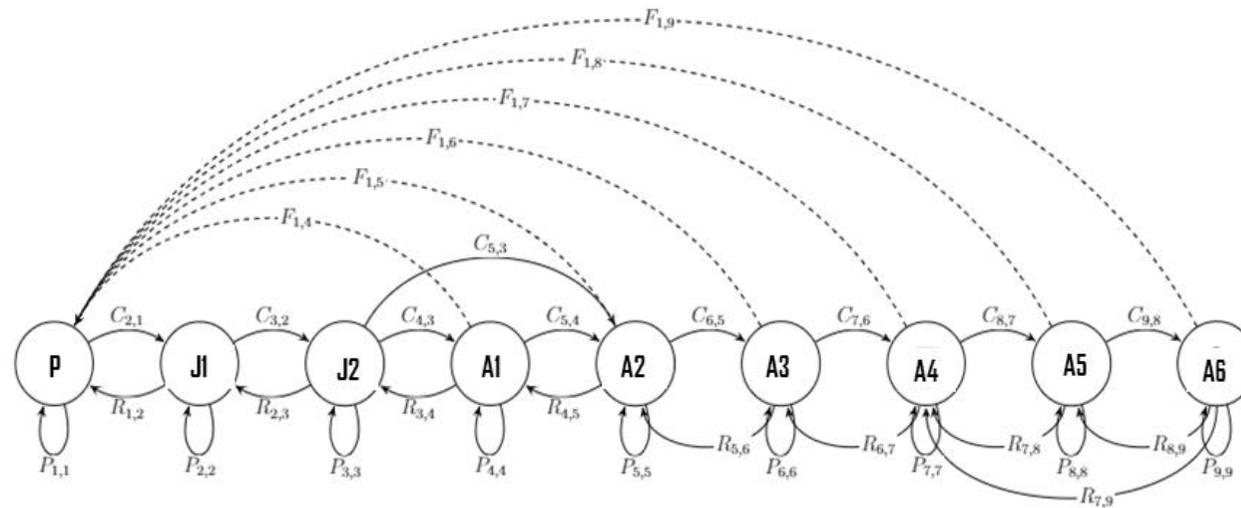


Figura 4. Ciclo de vida general de *Cephalocereus polylophus*. Se muestran las nueve categorías dependientes de la altura. El crecimiento (C), se expresa con las flechas en dirección a la derecha, mientras que la retrogresión (R) se muestra con las flechas hacia el lado izquierdo y la fecundidad (F) se marca con líneas punteadas desde la categoría 4 (A1) a la categoría 9 (A6) hacia la categoría 1 (P).

Cuadro 4. Matriz de transición 2012-2013 con PPM para *C. polylophus*. Las letras (P= plántula; J= Juvenil (1-2); A= Adulto (1-6) indican la categorización por altura (cm). El valor del I.C. 95 % para λ fue obtenido por bootstrap con los datos anuales y generando 1000 matrices por muestreo. Estructura estable (w) y valor reproductivo (v) a la derecha, número de muertes (m_i) y número de individuos (n_i) al final de las categorías.

$\lambda=1.0571$ (1.042-1.061)	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6	w	v
P	0.9167	0.0864	0.0000	0.1250	0.7391	1.3433	1.8750	0.1522	0.3667	0.5849	1.0000
J1	0.0833	0.8889	0.0000	0	0	0	0	0	0	0.2898	1.6849
J2	0	0.0247	0.9091	0	0	0	0	0	0	0.0484	7.9770
A1	0	0	0.0909	0.9000	0	0	0	0	0	0.0280	12.9853
A2	0	0	0	0.1000	0.8710	0.0429	0	0	0	0.0185	19.1468
A3	0	0	0	0	0.1290	0.8857	0.0172	0	0	0.0149	21.8881
A4	0	0	0	0	0	0.0714	0.9310	0.0625	0	0.0098	22.2169
A5	0	0	0	0	0	0	0.0517	0.8333	0.0333	0.0027	10.5925
A6	0	0	0	0	0	0	0	0.1042	0.9667	0.0031	7.9610
m_i	60	1	7	0	8	0	0	5	0		
n_i	157	87	72	43	88	75	62	44	34		

Cuadro 5. Matriz de transición 2013-2014 con PPM para *C. polylophus*. Las letras (P= plántula; J= Juvenil (1-2); A= Adulto (1-6) indican la categorización por altura (cm). El valor del I.C. 95 % para λ fue obtenido por bootstrap con los datos anuales y generando 1000 matrices por muestreo. Estructura estable (w) y valor reproductivo (v) a la derecha, número de muertes (m_i) y número de individuos (n_i) al final de las categorías.

$\lambda=1.084$ (1.071- 1.088)	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6	w	v
P	0.8015	0.0506	0.0000	0.1364	0.5506	0.5067	0.6452	0.6136	0.9118	0.3498	1.0000
J1	0.1985	0.8481	0	0	0	0	0	0	0	0.2945	1.4225
J2	0	0.1013	0.8571	0	0.0114	0	0	0	0	0.1347	2.8117
A1	0	0	0.1429	0.8605	0.0114	0.0135	0	0	0	0.0922	4.4621
A2	0	0	0	0.1395	0.8409	0.0541	0.0	0.0233	0	0.0636	6.1664
A3	0	0	0	0	0.1364	0.8784	0.0492	0.0233	0	0.0455	6.3425
A4	0	0	0	0	0	0.0541	0.8361	0.0465	0	0.0110	7.4545
A5	0	0	0	0	0	0	0.1148	0.8140	0.1176	0.0059	7.7563
A6	0	0	0	0	0	0	0	0.0930	0.8824	0.0027	9.0533
m_i	0	0	4	0	4	0	5	0	0		
n_i	244	99	69	49	85	81	57	46	34		

Cuadro 6. Matriz de transición 2014-2015 con PPM para *C. polylophus*. Las letras (P= plántula; J= Juvenil (1-2); A= Adulto (1-6) indican la categorización por altura (cm). El valor del I.C. 95 % para λ fue obtenido por bootstrap con los datos anuales y generando 1000 matrices por muestreo. Estructura estable (w) y valor reproductivo (v) a la derecha, número de muertes (m_i) y número de individuos (n_i) al final de las categorías.

$\lambda = 1.032$ (1.020-1.034)	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6	w	v
P	0.7612	0.0984	0.0145	0.0000	0.0000	0.0122	0.0862	0.1304	0.3235	0.1985	1.0000
J1	0.2388	0.8197	0	0	0	0	0	0	0	0.2236	1.1328
J2	0	0.0820	0.8704	0.0233	0.0263	0	0	0	0	0.1446	1.7305
A1	0	0	0.1296	0.8605	0.0263	0.0133	0	0	0	0.1274	2.0421
A2	0	0	0	0.1163	0.7368	0.0933	0.0182	0	0	0.0773	2.6614
A3	0	0	0	0	0.2105	0.7600	0.0545	0.0238	0.0323	0.0787	3.2561
A4	0	0	0	0	0	0.1333	0.6909	0.0238	0.0000	0.0350	4.4768
A5	0	0	0	0	0	0	0.2364	0.8333	0.0645	0.0596	5.1341
A6	0	0	0	0	0	0	0	0.1190	0.9032	0.0552	5.9133
m_i	183	30	14	1	15	4	9	0	1		
n_i	61	69	55	47	69	78	49	50	33		

Cuadro 7. Matriz de transición 2015-2016 con PPM para *C. polylophus*. Las letras (P= plántula; J= Juvenil (1-2); A= Adulto (1-6) indican la categorización por altura (cm). El valor del I.C. 95 % para λ fue obtenido por bootstrap con los datos anuales generando 1000 matrices por muestreo. Estructura estable (w) y valor reproductivo (v) a la derecha, número de muertes (m_i) y número de individuos (n_i) al final de las categorías.

$\lambda=1.020$ (1.000-1.037)	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6	w	v
P	0.6667	0	0	0	0	0.0426	0.0667	0.0667	0.2727	0.0579	1.0000
J1	0.3333	0.8333	0.0588	0	0	0	0	0	0	0.2230	1.0614
J2	0	0.1667	0.8824	0.1429	0	0	0	0	0	0.3816	1.1918
A1	0	0	0.0588	0.7857	0.0357	0.0370	0	0	0	0.1087	1.7369
A2	0	0	0	0.0714	0.6786	0.0370	0	0.0435	0	0.0321	3.3248
A3	0	0	0	0	0.2857	0.7037	0.0833	0.0435	0	0.0523	3.7615
A4	0	0	0	0	0	0.2222	0.7917	0.1739	0	0.0732	4.3267
A5	0	0	0	0	0	0	0.1250	0.6087	0.0714	0.0295	4.8787
A6	0	0	0	0	0	0	0	0.1304	0.9286	0.0418	6.7597
m_i	11	14	14	12	15	17	1	12	1		
n_i	23	26	19	14	22	30	29	18	33		

Cuadro 8. Valor reproductivo (ν) por categoría de altura con PPM.

Periodo	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6
2012-2013	1.0000	1.6849	7.9770	12.9853	19.1468	21.8881	22.2169	10.5925	7.9610
2013-2014	1.0000	1.4225	2.8117	4.4621	6.1664	6.3425	7.4545	7.7563	9.0533
2014-2015	1.0000	1.1328	1.7305	2.0421	2.6614	3.2561	4.4768	5.1341	5.9133
2015-2016	1.0000	1.0614	1.1918	1.7369	3.3248	3.7615	4.3267	4.8787	6.7597

Cuadro 9. Número y porcentaje de individuos por categoría de altura con PPM.

Período	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6	n
2012-2013	217	88	79	40	96	72	58	49	30	729
	29.77	12.07	10.84	5.49	13.17	9.88	7.96	6.72	4.12	
2013-2014	115	88	73	44	89	75	62	44	34	624
	18.43	14.10	11.70	7.05	14.26	12.02	9.94	7.05	5.45	
2014-2015	244	99	69	48	84	82	58	46	34	764
	31.94	12.96	9.03	6.28	10.99	10.73	7.59	6.02	4.45	
2015-2016	34	40	33	26	37	47	30	30	22	299
	11.68	13.20	9.64	7.11	11.17	15.23	14.72	9.14	8.12	

Cuadro 10. Estructura poblacional observada (O) y estructura estable calculada (W) expresada en %, por categoría y periodo con PPM.

Categoría Periodo	P		J1		J2		A1		A2		A3		A4		A5		A6	
	O	W	O	W	O	W	O	W	O	W	O	W	O	W	O	W	O	W
2012-2013	29.77	58.49	12.07	28.98	10.84	4.84	5.49	2.80	13.17	1.85	9.88	1.49	7.96	0.98	6.72	0.27	4.12	0.31
2013-2014	18.43	34.98	14.10	29.45	11.70	13.47	7.05	9.22	14.26	6.36	12.02	4.55	9.94	1.10	7.05	0.59	5.45	0.27
2014-2015	31.94	19.85	12.96	22.36	9.03	14.46	6.28	12.74	10.99	7.73	10.73	7.87	7.59	3.50	6.02	5.96	4.45	5.52
2015-2016	11.68	5.79	13.20	22.30	9.64	38.16	7.11	10.87	11.17	3.21	15.23	5.23	14.72	7.32	9.14	2.95	8.12	4.18

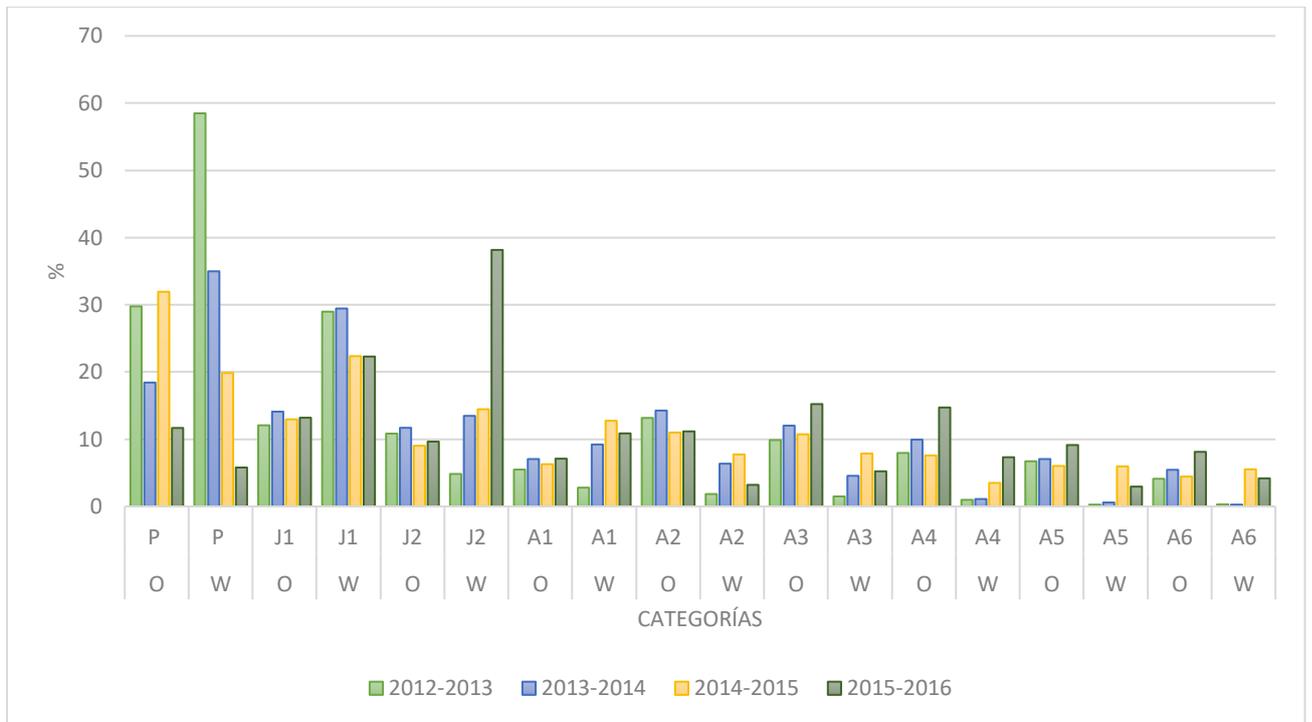


Figura 5. Estructura poblacional observada (O) y estructura estable calculada (W) de *C. polylophus* (por categorías de altura) para I

Cuadro 11. Matriz de sensibilidad 2012-2013 con PPM para *C. polylophus*. Se resaltan los valores más grandes obtenidos.

	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6
P	0.2109	0.1045	0.0174	0.0101	0.0067	0.0054	0.0035	0.0010	0.0011
J1	0.3553	0.1761	0.0294	0.0170	0.0112	0.0090	0.0059	0.0017	0.0019
J2	1.6823	0.8336	0.1391	0.0805	0.0531	0.0428	0.0282	0.0079	0.0091
A1	2.7386	1.3569	0.2264	0.1310	0.0865	0.0697	0.0459	0.0128	0.0147
A2	4.0380	2.0008	0.3338	0.1932	0.1275	0.1028	0.0676	0.0189	0.0217
A3	4.6161	2.2872	0.3816	0.2209	0.1457	0.1175	0.0773	0.0216	0.0249
A4	4.6855	2.3216	0.3874	0.2242	0.1479	0.1193	0.0785	0.0219	0.0252
A5	2.2339	1.1069	0.1847	0.1069	0.0705	0.0569	0.0374	0.0104	0.0120
A6	1.6790	0.8319	0.1388	0.0803	0.0530	0.0427	0.0281	0.0078	0.0090

Cuadro 12. Matriz de sensibilidad 2013-2014 con PPM para *C. polylophus*. Se resaltan los valores más grandes obtenidos.

	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6
P	0.1462	0.1231	0.0563	0.0385	0.0266	0.0190	0.0046	0.0025	0.0011
J1	0.2080	0.1751	0.0801	0.0548	0.0378	0.0271	0.0066	0.0035	0.0016
J2	0.4112	0.3461	0.1584	0.1083	0.0748	0.0535	0.0130	0.0069	0.0032
A1	0.6525	0.5493	0.2513	0.1719	0.1187	0.0849	0.0206	0.0110	0.0051
A2	0.9017	0.7592	0.3473	0.2375	0.1640	0.1174	0.0284	0.0151	0.0070
A3	0.9275	0.7808	0.3572	0.2443	0.1687	0.1207	0.0293	0.0156	0.0072
A4	1.0901	0.9177	0.4199	0.2872	0.1982	0.1419	0.0344	0.0183	0.0084
A5	1.1342	0.9549	0.4369	0.2988	0.2063	0.1476	0.0358	0.0190	0.0088
A6	1.3239	1.1146	0.5099	0.3488	0.2408	0.1723	0.0418	0.0222	0.0103

Cuadro 13. Matriz de sensibilidad 2014-2015 con PPM para *C. polylophus*. Se resaltan los valores más grandes obtenidos.

	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6
P	0.0897	0.1010	0.0653	0.0576	0.0349	0.0356	0.0158	0.0269	0.0250
J1	0.1016	0.1144	0.0740	0.0652	0.0396	0.0403	0.0179	0.0305	0.0283
J2	0.1552	0.1748	0.1130	0.0996	0.0605	0.0615	0.0273	0.0466	0.0432
A1	0.1832	0.2063	0.1334	0.1176	0.0713	0.0726	0.0323	0.0550	0.0510
A2	0.2387	0.2688	0.1738	0.1532	0.0930	0.0946	0.0420	0.0717	0.0664
A3	0.2920	0.3289	0.2127	0.1875	0.1137	0.1158	0.0514	0.0877	0.0812
A4	0.4015	0.4522	0.2924	0.2578	0.1564	0.1592	0.0707	0.1206	0.1117
A5	0.4605	0.5186	0.3353	0.2956	0.1794	0.1826	0.0811	0.1383	0.1281
A6	0.5304	0.5973	0.3862	0.3405	0.2066	0.2103	0.0934	0.1593	0.1476

Cuadro 14. Matriz de sensibilidad 2015-2016 con PPM para *C. polylophus*. Se resaltan los valores más grandes obtenidos.

	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6
P	0.0292	0.1124	0.1923	0.0548	0.0162	0.0263	0.0369	0.0148	0.0211
J1	0.0309	0.1193	0.2041	0.0582	0.0172	0.0280	0.0391	0.0158	0.0224
J2	0.0347	0.1339	0.2291	0.0653	0.0193	0.0314	0.0439	0.0177	0.0251
A1	0.0506	0.1952	0.3339	0.0952	0.0281	0.0457	0.0640	0.0258	0.0366
A2	0.0969	0.3736	0.6393	0.1822	0.0538	0.0876	0.1226	0.0494	0.0701
A3	0.1097	0.4227	0.7232	0.2061	0.0609	0.0991	0.1387	0.0558	0.0793
A4	0.1261	0.4862	0.8319	0.2371	0.0700	0.1140	0.1595	0.0642	0.0912
A5	0.1422	0.5482	0.9380	0.2673	0.0790	0.1285	0.1799	0.0724	0.1028
A6	0.1971	0.7596	1.2997	0.3704	0.1094	0.1780	0.2492	0.1004	0.1424

Cuadro 15. Matriz de elasticidad 2012-2013 con PPM para *C. polylophus*. Se resaltan los valores más grandes obtenidos.

	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6
P	0.1829	0.0085	0.0000	0.0012	0.0047	0.0068	0.0063	0.0001	0.0004
J1	0.0280	0.1481	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
J2	0.0000	0.0195	0.1196	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
A1	0.0000	0.0000	0.0195	0.1116	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
A2	0.0000	0.0000	0.0000	0.0183	0.1050	0.0042	0.0000	0.0000	0.0000
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0178	0.0985	0.0013	0.0000	0.0000
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0081	0.0691	0.0013	0.0000
A5	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0018	0.0082	0.0004
A6	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0008	0.0083

Cuadro 16. Matriz de elasticidad 2013-2014 con PPM para *C. polylophus*. Se resaltan los valores más grandes obtenidos.

	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6
P	0.1081	0.0058	0.0000	0.0048	0.0135	0.0089	0.0027	0.0014	0.0010
J1	0.0381	0.1370	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
J2	0.0000	0.0323	0.1252	0.0000	0.0008	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
A1	0.0000	0.0000	0.0331	0.1365	0.0012	0.0011	0.0000	0.0000	0.0000
A2	0.0000	0.0000	0.0000	0.0306	0.1272	0.0059	0.0000	0.0003	0.0000
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0212	0.0978	0.0013	0.0003	0.0000
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0071	0.0265	0.0008	0.0000
A5	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0038	0.0143	0.0010
A6	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0019	0.0084

Cuadro 17. Matriz de elasticidad 2014-2015 con PPM para *C. polylophus*. Se resaltan los valores más grandes obtenidos.

	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6
P	0.0662	0.0096	0.0009	0.0000	0.0000	0.0004	0.0013	0.0034	0.0078
J1	0.0235	0.0909	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
J2	0.0000	0.0139	0.0953	0.0022	0.0015	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
A1	0.0000	0.0000	0.0168	0.0981	0.0018	0.0009	0.0000	0.0000	0.0000
A2	0.0000	0.0000	0.0000	0.0173	0.0664	0.0086	0.0007	0.0000	0.0000
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0232	0.0853	0.0027	0.0020	0.0025
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0206	0.0473	0.0028	0.0000
A5	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0186	0.1117	0.0080
A6	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0184	0.1292

Cuadro 18. Matriz de elasticidad 2015-2016 con PPM para *C. polylophus*. Se resaltan los valores más grandes obtenidos.

	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6
P	0.0190	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0011	0.0024	0.0010	0.0056
J1	0.0101	0.0974	0.0118	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
J2	0.0000	0.0219	0.1981	0.0091	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
A1	0.0000	0.0000	0.0192	0.0733	0.0010	0.0017	0.0000	0.0000	0.0000
A2	0.0000	0.0000	0.0000	0.0128	0.0358	0.0032	0.0000	0.0021	0.0000
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0170	0.0683	0.0113	0.0024	0.0000
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0248	0.1237	0.0109	0.0000
A5	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0220	0.0432	0.0072
A6	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0128	0.1296

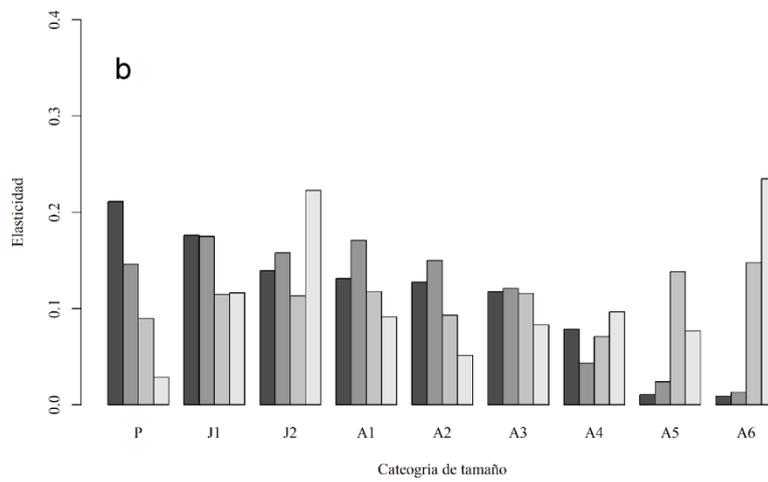
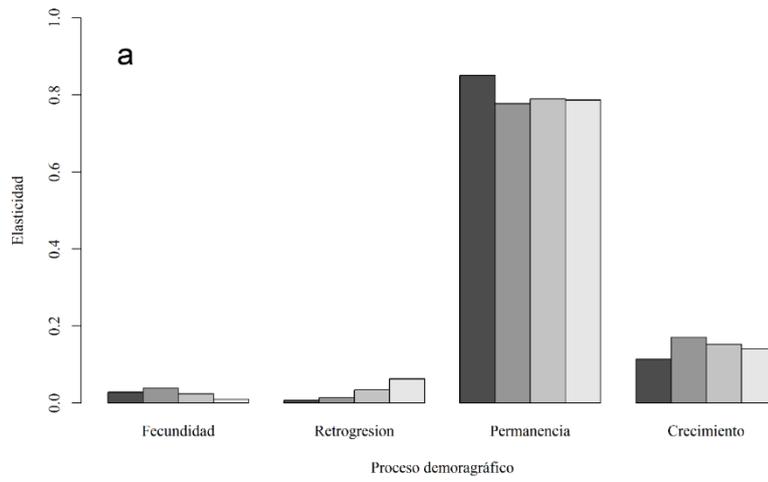


Figura 6.a) Comportamiento de la elasticidad por proceso demográfico en cada periodo, **b)** Comportamiento de la elasticidad por categoría en cada periodo.

Cuadro 19. Contribución de la elasticidad a λ por proceso demográfico con PPM.

Periodo	Fecundidad	Retregresión	Permanencia	Crecimiento
2012-2013	0.0280	0.0071	0.8512	0.1137
2013-2014	0.0381	0.0127	0.7811	0.1681
2014-2015	0.0235	0.0339	0.7904	0.1522
2015-2016	0.0102	0.0607	0.7885	0.1407

Cuadro 20. Elasticidades por categoría y periodo, calculadas con PPM.

Periodo	P	J1	J2	A1	A2	A3	A4	A5	A6
2012-2013	0.2109	0.1761	0.1391	0.1310	0.1275	0.1175	0.0785	0.0104	0.0090
2013-2014	0.1462	0.1751	0.1583	0.1718	0.1639	0.1207	0.0343	0.0190	0.0102
2014-2015	0.0897	0.1144	0.1130	0.1175	0.0929	0.1157	0.0707	0.1382	0.1475
2015-2016	0.0292	0.1193	0.2291	0.0952	0.0538	0.0991	0.1595	0.0724	0.1424

Análisis mediante Modelo de Proyección Integral (IPM)

Considerando los mismos datos con los que se realizó el Modelo de Proyección Matricial, se elaboró el Modelo de Proyección Integral. Bajo esta perspectiva se encontró que el periodo 2012-2013 presentó al fenómeno ENOS del Niño débil (cuadro 3) con un intervalo de confianza del 95% se encontró una λ igual a 1.008 (0.969-1.017), lo que indica que la población en el periodo se encontró con tendencia al crecimiento en un 0.8% anual en relación con su valor de λ .

La estructura estable de altura para este periodo estuvo mayormente representada por los individuos cuya altura sumaba entre los 1300 cm (figura 7b). El *kernel* mostró los valores más altos en la diagonal principal, es decir, en el proceso de permanencia (figura 7a). El valor reproductivo (figura 7c) se ubicó principalmente en los individuos cuya altura fue de 2500 cm. La elasticidad del periodo mostró al proceso de permanencia de los individuos cuya altura va de los 1000 a los 1500 cm, como el más sobresaliente (figura 7d). Según la elasticidad, el crecimiento contribuyó en un 99.56% al valor de λ , mientras que la fecundidad aportó un 0.44% (cuadro 21). La sensibilidad mayor la presentaron los individuos de las primeras alturas y los individuos que se ubicaron entre los 1000 y los 1500 cm de altura (figura 7e).

Referente a este periodo, como se mencionó anteriormente, la permanencia fue el proceso más importante para la población. La sobrevivencia realizada con datos de tipo binomial mostró tendencia hacia la altura. En este periodo se presentó una baja mortalidad de individuos, los decensos fueron principalmente de los individuos que se ubicaron en las primeras alturas. Las estructuras reproductivas se presentaron principalmente en las alturas menores a los 500 cm y las alturas de los reclutas se ubicaron desde los 3 a los 10 cm, teniendo una mayor frecuencia las alturas de los 6 a los 8 cm (Anexo I).

El periodo 2013-2014, se caracterizó por presentar el fenómeno ENOS de La Niña débil (cuadro 3), la dinámica poblacional mostró, con un intervalo de confianza de 95%, un valor de λ igual a 1.183 (1.140-1.220), lo que indica que la población se encontraba creciendo en un 18.3% anual. El *kernel* del periodo ubicó a la permanencia con los valores más altos y por ende se identificó como el proceso más sobresaliente (figura 8a). La estructura estable en el periodo se concentró en los individuos de los tamaños más pequeños (figura 8b). El valor reproductivo se encontró creciente en los individuos menores a los 500 cm de altura y después de esto, se mantuvo constante (figura 8c).

En cuanto a los análisis de sensibilidad y elasticidad, el crecimiento y sobrevivencia contribuyeron a λ un 79.60%, mientras la fecundidad contribuyó un 20.40% (cuadro 21).

Para este periodo, se presentó una baja mortalidad de individuos, principalmente perecieron en las primeras alturas, el mayor número de estructuras reproductivas fueron aquellas de los individuos entre los 500 cm y los 1000 cm de altura. Por último, los reclutas

se ubicaron antes de los 10 cm y la mayor frecuencia fue de individuos menores a los 5 cm (Anexo II).

El periodo 2014-2015 presentó el fenómeno ENOS del Niño débil (cuadro 3), donde el valor de λ fue igual a 1.004 (0.955-1.009), lo que indica que para esta transición la población presentó un crecimiento anual de 0.4%. La estructura estable para esta transición ubicó una presencia mayor de los individuos de las alturas más pequeñas y a los de 700 cm de altura (figura 9b). La transición reflejó en su *kernel* que el valor más importante se ubica en la diagonal principal, es decir en el proceso de permanencia (figura 9a). El mayor valor reproductivo en la transición tuvo un comportamiento constante de acuerdo a la altura, presentando el valor mayor en los individuos de 2000 cm de altura (figura 9c). La elasticidad para la transición mostró al proceso de permanencia de los individuos entre los 500 y los 1000 cm de altura como el proceso más sobresaliente (figura 19d) y la sensibilidad se mostró mayor en las primeras alturas (figura 9e). El crecimiento y sobrevivencia contribuyen en un 99.64% a λ y la fecundidad solo un 0.36% (cuadro 21).

Dentro del periodo aumentó la mortalidad principalmente en las primeras alturas, pero la sobrevivencia continuó siendo predominante, se observaron menos estructuras reproductivas entre los individuos y la mayor proporción de reclutas se ubicó en los menores a los 5 cm de altura y entre los 10 y 15 cm de altura (Anexo III).

Por último, el periodo 2015-2016 bajo la presencia del Niño en una modalidad muy severa (cuadro 3) mostró un valor de λ de 0.734 (0.413-0.929), lo que indica que para este periodo la población decreció 26.6%. En el *kernel*, el proceso sobresaliente fue la permanencia (figura 10a). La estructura estable del periodo presentó mayor concentración en las alturas de los 1500 cm (figura 10b). En cuanto al valor reproductivo (figura 10c), se observó que los individuos con mayor altura, es decir los que oscilan en los 2000 cm son los individuos con mayor valor reproductivo. La elasticidad reflejó al proceso de permanencia de los individuos cuya altura osciló entre los 1500 y los 2000 cm de altura como el más sobresaliente del periodo (figura 10d). La sensibilidad en este periodo se mostró mayor para las primeras alturas (figura 10e). El crecimiento junto con la sobrevivencia, contribuyeron con el 99.99%, mientras que la fecundidad tan solo aportó el 3.55×10^{-06} al valor de λ (cuadro 21).

La mortalidad siguió la tendencia del periodo anterior, es decir, continuó en descenso, principalmente perecieron las primeras alturas, en cuanto a estructuras reproductivas, los individuos que contribuyeron se localizaron entre los 800 y los 1000 cm de altura, pero la disminución continuó como en el periodo anterior. Los reclutas encontrados presentaron una altura entre 1 y 14 cm, siendo los más frecuentes entre los 2 y 4 cm.

Comparación de modelos poblacionales

Como se pudo observar (a excepción del último periodo evaluado con IPM), los valores de λ en ambos modelos se tornaron encima de la unidad (cuadro 22). Sin embargo, por medio de la prueba de χ^2 se evidenció que el IPM resulta más confiable para los fines de esta investigación, así como para la evaluación de esta población de *C. polylophus*, ya que fue bajo este modelo donde se encontraron los valores más altos de χ^2 , así como en todos los periodos, los valores de P fueron igual a 1 (cuadro 23).

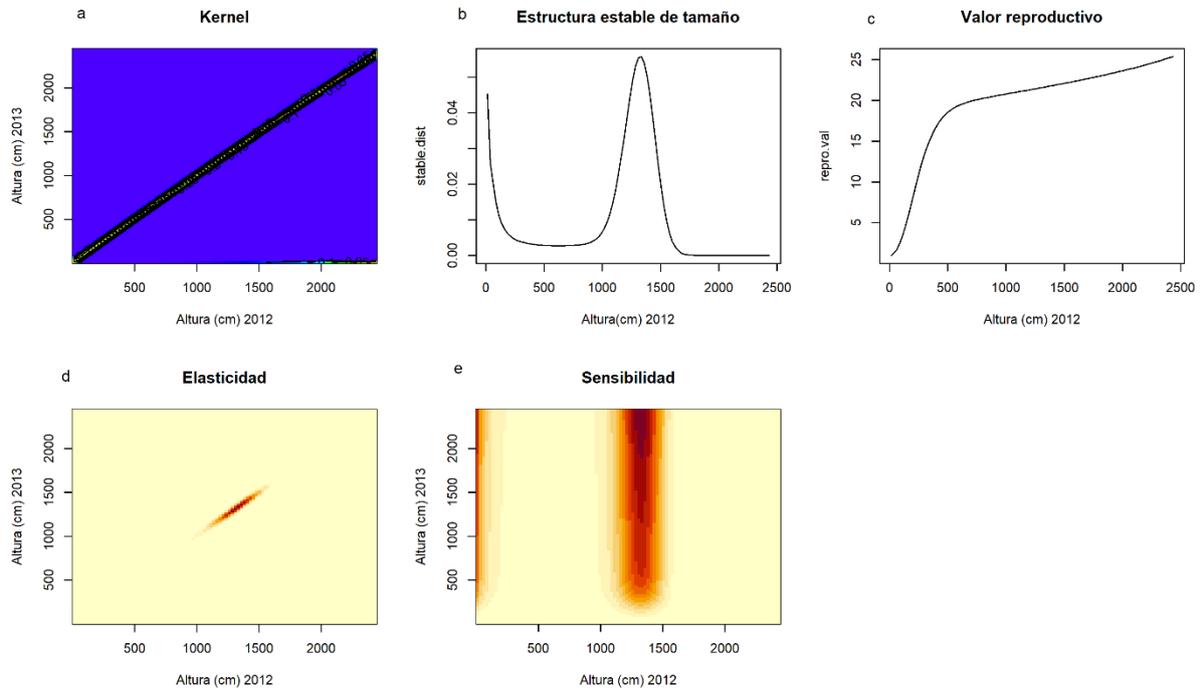


Figura 7. a) Kernel para *C. polyophus* en el periodo 2012-2013. **b)** Estructura estable de tamaño 2012-2013. **c)** Valor reproductivo 2012-2013. **d)** Elasticidad 2012-2013. **e)** Sensibilidad.

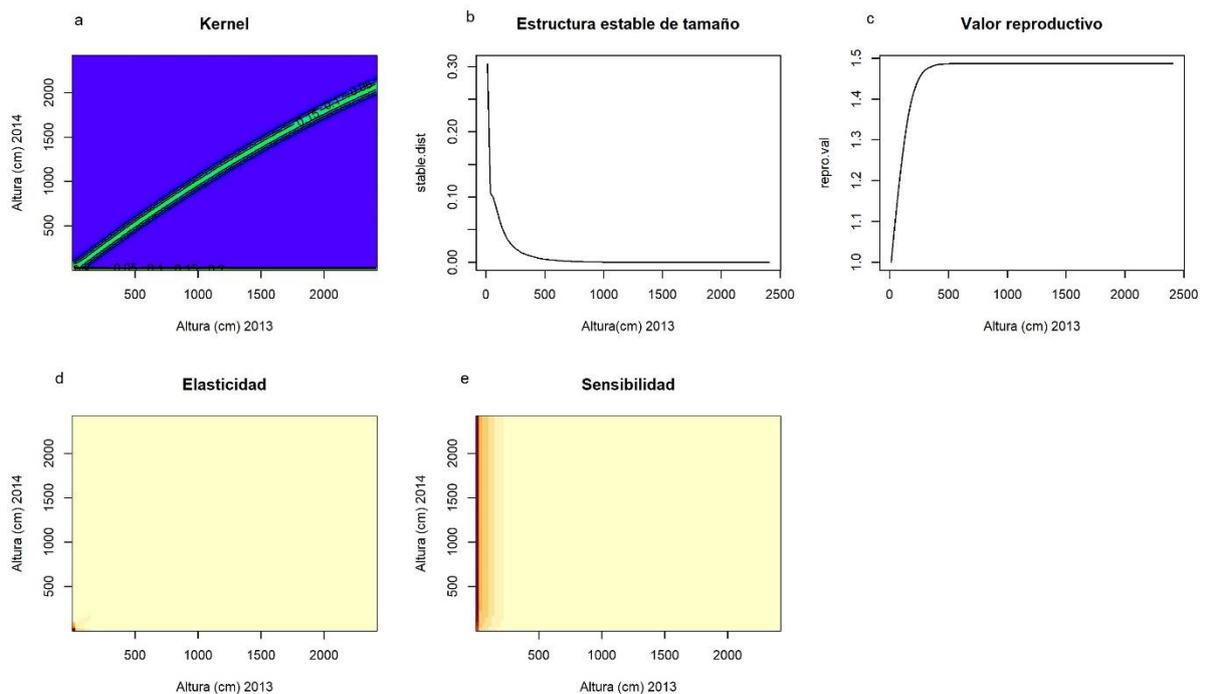


Figura 8.a) Kernel para *C. polyophus* en el periodo 2013-2014. **b)** Estructura estable de tamaño 2013-2014. **c)** Valor reproductivo 2013-2014. **d)** Elasticidad 2013-2014. **e)** Sensibilidad 2013-2014.

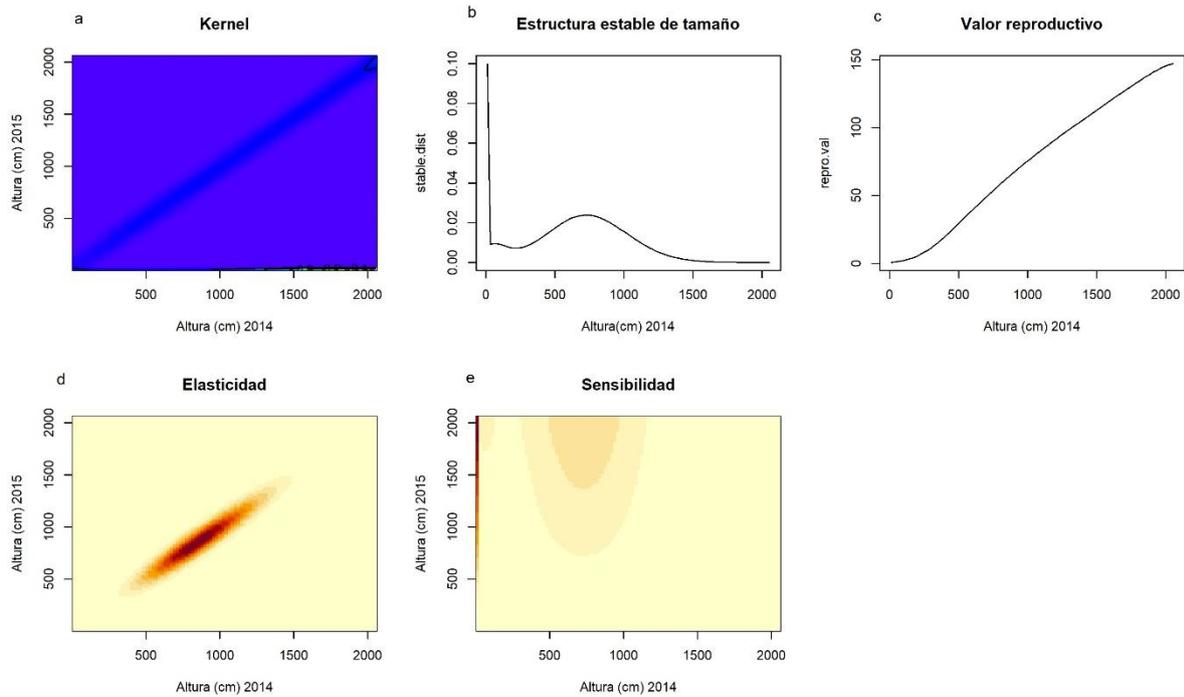


Figura 9. a) Kernel para *C. polylophus* en el periodo 2014-2015. **b)** Estructura estable de tamaño 2014-2015. **c)** Valor reproductivo 2014-2015. **d)** Elasticidad 2014-2015. **e)** Sensibilidad 2014-2015.

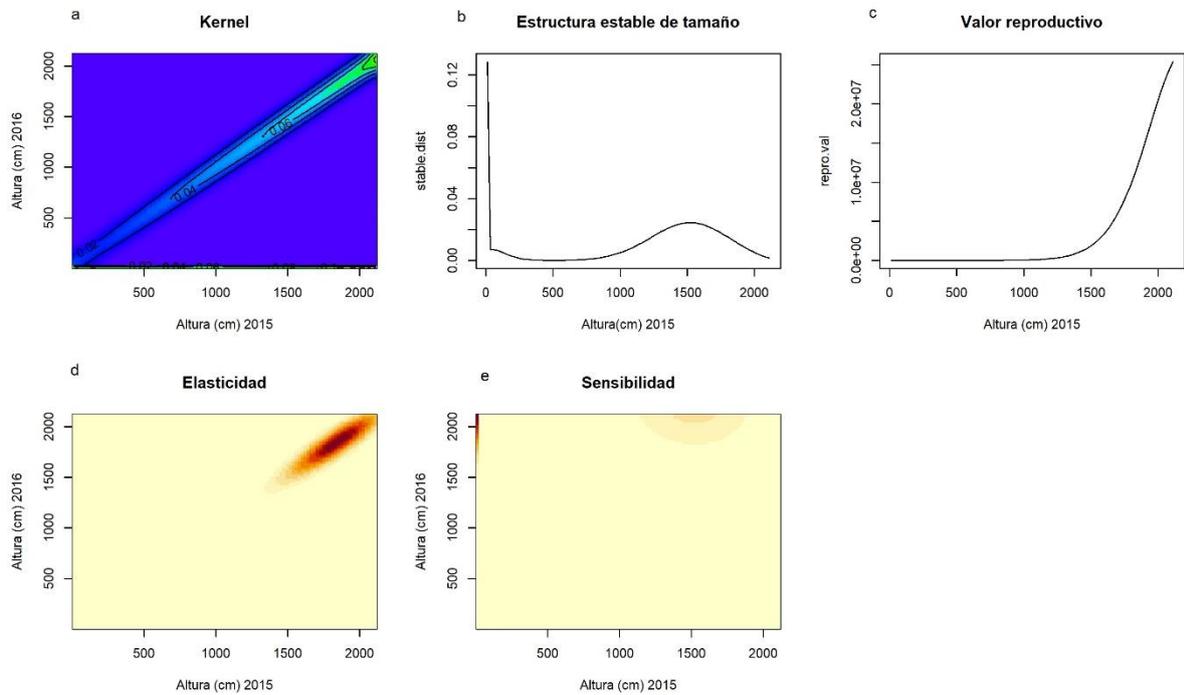


Figura 10.a) Kernel para *C. polylophus* en el periodo 2015-2016. **b)** Estructura estable de tamaño 2015-2016. **c)** Valor reproductivo 2015-2016. **d)** Elasticidad 2015-2016. **e)** Sensibilidad 2015-2016.

Cuadro 21. Contribución de las probabilidades de elasticidad por tasa vital a λ con el IPM.

Periodo	Crecimiento y supervivencia	Fecundidad
2012-2013	99.56	0.44
2013-2014	79.6	20.4
2014-2015	99.64	0.36
2015-2016	99.99	3.55×10^{-06}

Cuadro 22. Valores de λ obtenidos por medio del Modelo de Proyección Matricial (PPM) y con Modelo de Proyección Integral (IPM) para *C. polyophus* en la Barranca de Metztitlán, México

Periodo	Valor de λ con PPM	Valor de λ con IPM
2012-2013	1.057 (1.042-1.061)	1.008 (0.969-1.017)
2013-2014	1.084 (1.071-1.088)	1.183 (1.140-1.220)
2014-2015	1.032 (1.020-1.034)	1.004 (0.955-1.009)
2015-2016	1.020 (1.000-1.011)	0.734 (0.413-0.929)

Cuadro 23. Comparación de los modelos PPM e IPM considerando la estructura estable de tamaño (w) y la estructura estable observada por periodo (o).

Periodo	PPM	IPM
2012-2013	$\chi^2=0.5805$ $df=8$ $P=0.9998$	$\chi^2=1.0296$ $df=100$ $P=1.00$
2013-2014	$\chi^2=0.23967$ $df=8$ $P=1.00$	$\chi^2=0.66404$ $df=100$ $P=1.00$
2014-2015	$\chi^2=0.13077$ $df=8$ $P=1.00$	$\chi^2=0.98972$ $df=100$ $P=1.00$
2015-2016	$\chi^2=0.39346$ $df=8$ $P=0.9999$	$\chi^2=1.2459$ $df=100$ $P=1.00$

VIII. DISCUSIÓN

El PPM encontró que la población de *C. polylophus* durante los periodos 2012-2013, 2013-2014 y 2014-2015 estuvo mayormente representada por las categorías de menor altura, es decir la categoría P, J1 y A2. Tras comparar la categorización realizada por Arroyo (2016) con la realizada en esta investigación, se concluye que el resultado obtenido coincide con lo reportado por Arroyo (2016) en los mismos periodos (2012-2013 y 2013-2014) ya que se presentó una alta frecuencia de individuos en las primeras categorías de altura, resultado del alto número de reclutas que lograron establecerse en los años previos a estas investigaciones, para ser precisos los periodos donde se presentó el fenómeno de La Niña (Golden Gate Weather Services, 2020).

En el periodo 2013-2014 se presentó La Niña en una intensidad débil cuya precipitación acumulada fue 499.5 mm (*datos sin publicar*) y fue la primicia para encontrar una alta frecuencia de individuos en las primeras categorías de altura. El efecto de esta precipitación continuó en el siguiente periodo (2014-2015) con la alta frecuencia en las categorías P y J1. En el periodo 2015-2016 las frecuencias de individuos cambiaron radicalmente, las altas frecuencias estuvieron enfocadas en la permanencia de los individuos adultos, principalmente, las categorías A3 y A4, resultado de la presencia del fenómeno del Niño en una modalidad muy severa donde disminuyó la precipitación en la zona de estudio (Golden Gate Weather Services, 2020).

Por otro lado, el IPM muestra resultados completamente diferentes a los expuestos por el PPM en cuanto a la estructura de la población. En este modelo, el primer periodo muestra una mayor frecuencia de individuos adultos entre los 1300 cm de altura, lo que refuerza la teoría de los importantes eventos de reclutamiento en el pasado y que en la actualidad el reclutamiento de la especie es mediante pulsos como en *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* (Fernández, 2017) y otras especies de cactáceas (Antonini *et al.*, 2020). En contraste, los siguientes dos periodos (2013-2014 y 2014-2015) muestran un gráfico completamente opuesto a los antes descritos por el IPM, donde sobresalen las alturas menores, esto debido al establecimiento del fenómeno de la Niña débil en el periodo 2013-2014 cuya precipitación acumulada, fue el estímulo para encontrar una frecuencia mayor de individuos de las primeras categorías. En el periodo 2014-2015, de la mano de la frecuencia de individuos de las primeras alturas, también se encontró una gran presencia de individuos entre los 700 cm de altura, y en el último periodo se mostró una mayor frecuencia de individuos entre los 1500 cm de altura.

Como se pudo observar, en ambos modelos demográficos se expresó ligeramente diferente el efecto ENOS sobre la dinámica poblacional de *C. polylophus*. En el periodo 2012-2013 el PPM mostró el efecto de las lluvias previas al primer censo reflejado en un alto porcentaje de individuos en las primeras categorías, mientras que el IPM no mostró ese efecto, éste solo destacó la permanencia de los adultos (oscilando entre los 1300 cm). El periodo 2013-2014 con el PPM continuó mostrando una alta frecuencia de individuos en las primeras categorías de altura, esta vez favorecidas por la presencia de La Niña débil. A su vez el IPM cambió conforme al periodo anterior ya que también cuantificó este efecto por medio de un registro mayor de individuos de las primeras alturas. En el periodo 2014-2015 ambos modelos mostraron el efecto de la precipitación con una gran frecuencia de individuos de las primeras altura o categorías, según el modelo. Por último, el periodo 2015-2016 con el IPM conservó el efecto de la precipitación con una alta frecuencia de individuos en las primeras alturas, mientras que el PPM cambió radicalmente y sobresalió la permanencia de los individuos de la categoría A3.

La mayoría de cactáceas presenta una alta mortalidad en las primeras etapas de vida (Valiente y Ezcurra, 1991; Cruz 2019), esta tiende a disminuir una vez que los individuos incrementan su talla (Vite y Zavala, 1998; Godínez *et al.*, 2003; Thomas, 2005; Ferrer-Cervantes *et al.*, 2012; Cruz, 2019, Ortiz-Martínez *et al.*, en prensa). Durante los cuatro periodos estudiados y en ambos modelos demográficos se observó la mortalidad de los individuos de la población, principalmente de aquellos que se ubicaron en las primeras etapas del ciclo de vida (en PPM categoría P y J1). Esto coincide con la literatura ya que en especies como *Cephalocereus* sp. y *Lophocereus schottii* se ha reportado una mortalidad en plántulas casi total o total durante el primer año de vida (Drezner y Lazarus, 2008). Como en otras investigaciones, en ambos modelos la mortalidad de *C. polylophus* disminuyó a medida que los individuos aumentaron su altura (Vite y Zavala; 1998; Godínez *et al.*, 2003; Thomas, 2005; Ferrer-Cervantes *et al.*, 2012; Cruz, 2019; Ortiz-Martínez *et al.*, en prensa).

La mortalidad de las cactáceas está relacionada a la temperatura, radiación solar, disponibilidad de agua, de nutrientes y la depredación (Valiente y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.*, 1997; Godínez *et al.*, 2003; Jiménez-Sierra, 2011). Es así como el presente estudio encontró relación entre la mortalidad y el fenómeno ENOS, ya que el periodo 2013-2014, que se caracterizó por presentar a La Niña débil, fue el periodo donde se registró la menor mortalidad (2.08%), debido quizá a que, en comparación con el periodo pasado, la precipitación acumulada se incrementó (499.5 mm). En contraste, el periodo 2014-2015 ante la presencia del Niño en una modalidad débil, fue el periodo donde se incrementó notoriamente la mortalidad (33.76%) pese a que se presentó la máxima precipitación acumulada registrada (654.5 mm), esto quizá pudiera relacionarse más con el aumento de la temperatura (29.48°C). En el último periodo estudiado, la mortalidad se agudizó con el

establecimiento del Niño en una modalidad muy severa, la mortalidad se disparó hasta el 34.11%, debido quizá a que la precipitación decreció a los 407 mm y la temperatura máxima ascendió a los 29.69°C, de la mano de la temperatura mínima (15.79°C).

En cuanto al aporte a la fecundidad mostrado como el establecimiento de las plántulas, este lo realizaron las categorías reproductivas y aumentó conforme los individuos incrementaron su altura, es decir de la categoría A1 a A6 en PPM y en IPM desde los 500 hasta los 2500 cm de altura, por lo cual se refuerza que la reproducción de *C. polylophus* está relacionada con la altura, como lo señalaron Arroyo-Cosultchi *et al.*, (2016) y como se ha visto en otras cactáceas, como *Mammillaria crucigera* (Contreras y Valverde, 2002), *C. macrocephalus* (Esparza-Olguín *et al.*, 2002), *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007) y *Ariocarpus fissuratus* (Mancilla, 2012). En los periodos estudiados bajo IPM, la fecundidad fue mínima, por lo que el *kernel* no mostró su presencia y en la matriz se pudo ubicar en la primera fila, en las categorías reproductivas, a los potenciales reclutas.

El reclutamiento en cactáceas es un evento esporádico y variable que contribuye a la sobrevivencia de la población. El reclutamiento se resalta en innumerables publicaciones de cactáceas como ausente o en pequeñas cantidades. En algunas poblaciones como la de *C. polylophus*, la contribución del reclutamiento resulta vital para la sobrevivencia de la especie, es por ello que uno de los esfuerzos para la conservación debe enfocarse en éste (Rae y Ebert, 2002; Ruiz 2012; Arroyo- Cosultchi *et al.*, 2016; Arroyo- Cosultchi *et al.*, en prensa).

En los cuatro periodos evaluados se registró reclutamiento, las alturas de los reclutas se visualizaron por medio del IPM, estos se desarrollaron entre los 1 y 14 cm de altura. Así mismo se muestra que el reclutamiento ocurre en picos (periodos donde el reclutamiento es masivo) y depresiones (periodos donde hay nulo reclutamiento o el reclutamiento es poco), como lo describen Drezner y Lazarus (2008), lo cual estuvo relacionado con la presencia del Niño, es decir, los periodos 2012-2013, 2014-2015 y 2015-2016 presentaron una depresión en el reclutamiento, mientras que el periodo 2013-2014 que presentó el fenómeno de la Niña débil, fue el periodo donde se encontró el mayor número de reclutas (140), es decir un pico. Si bien este pico se relacionó con La Niña en modalidad débil, los picos también pueden asociarse a huracanes u otros eventos azarosos que incrementen la humedad (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2016).

El bajo reclutamiento de individuos en poblaciones de cactus columnares, principalmente de los que se desarrollan en ambientes áridos y semiáridos, resulta común y se debe a una serie de efectos concatenados dependientes de cada especie (abióticos, bióticos e intrínsecos) (Turnbull *et al.*, 2000; Arroyo-Cosultchi, 2016). Las consecuencias de estos efectos se han identificado en diferentes estudios como uno de los principales cuellos de botella con los que cuentan las poblaciones de cactáceas (Valiente y Ezcurra, 1991; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Ríos, 2009; Arroyo-Cosultchi, 2016; Aranda, 2017).

El ciclo de vida de *Cephalocereus polylophus* muestra que esta cactácea columnar es una especie que ha desarrollado adaptaciones para sobreponerse a las condiciones extremas de los climas donde se distribuye, ya que la temperatura y precipitación son factores abióticos que se relacionan con la dinámica de la población, es así que cuando las condiciones ambientales son favorables, los individuos de la especie pasan de una categoría a otra por medio del crecimiento, pueden subsistir en su categoría bajo el proceso de permanencia o presentar retrogresiones, es decir, retroceder a categorías anteriores debido a la muerte de ramas o del meristemo apical, como lo reportó Arroyo-Cosultchi (2016) o por parasitismo, caída del individuo debido a la talla, viento o erosión del suelo como lo reportó Cruz (2019) para otra especie columnar (*C. macrocephalus*).

De forma general, en cactáceas podemos encontrar poblaciones estables y poblaciones decrecientes. Para conocer el estado de una población es preciso estimar el valor de λ (Silvertown *et al.*, 1993; Easterling *et al.*, 2000). Evaluando a la población por medio del PPM se hallaron en todos los periodos valores por encima de 1, lo que indica que la población de *C. polylophus* presentó tendencia al crecimiento en todos los periodos estudiados, variando ligeramente el porcentaje de crecimiento anual (Esparza-Olguín *et al.*, 2005). Sin embargo, también se puede señalar que este incremento en cada periodo va a la baja.

Los valores de λ obtenidos para los primeros dos periodos no coinciden con los valores obtenidos por Arroyo-Cosultchi *et al.*, (2016), ya que su investigación muestra un valor de $\lambda=0.9921$ (0.9906-0.9929) para el periodo 2012-2013 y un valor de $\lambda= 1.0216$ (1.011-1.0280) para el periodo 2013-2014. Sin embargo, ambos resultados se encuentran en tendencia con los aquí reportados y coinciden al mostrar el valor de λ correspondiente al periodo 2013-2014 como el más sobresaliente en este modelo demográfico.

Por otro lado, los valores de λ bajo el IPM, a excepción del periodo 2015-2016, indican que como en el PPM, la población presentó un crecimiento poblacional muy bajo que entre cada periodo disminuye. En 2015-2016, se evidenció que la población presentó una tendencia evidente al descenso ($\lambda=0.734$ (0.413-0.929)), lo que pudo estar motivado por la presencia del Niño en una modalidad muy severa y características específicas para su desarrollo, como pueden ser la especificidad al sustrato, una nula cantidad de especies nodrizas en la zona de estudio, un nulo o bajo reclutamiento y/o establecimiento que se manifiesta en bajas densidades poblacionales (Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Ortiz-Martínez *et al.*, en prensa).

Ambos modelos reflejaron la relación de los valores de λ de *C. polylophus* con el fenómeno ENOS (cuadro 22), en el PPM sobresalió el periodo 2013-2014 con el valor más alto ante la presencia de La Niña débil ya que tuvo efectos inmediatos en la población al generar un valor de $\lambda= 1.084$ (1.071-1.088); de igual forma, en el IPM sobresalió este periodo como el de mayor valor de λ (1.183 (1.140-1.220)). En contraste, en el periodo 2015-2016 que contó con el Niño muy severo, ambos modelos mostraron los más bajos valores de λ y

reflejaron así el drástico efecto y la relación de las condiciones ambientales con la población de *C. polylophus*.

Como se puede apreciar, aunque no tan distantes, existe una ligera variación en los valores de λ de la dinámica poblacional de *C. polylophus* pese a que fueron calculados con las mismas bases de datos. Esto puede ser resultado principalmente de los supuestos que rigen cada uno de los modelos estudiados. El PPM se realizó mediante una categorización de la población, misma que tiende a ser criticada porque puede restar veracidad al cálculo de λ sobrestimándola en especies donde no es evidente el cambio de estado (Enright *et al.*, 1995; Ramula y Lehtila, 2005). Por tal motivo, Zudeima y colaboradores (2010) recomiendan utilizar el PPM solo para las especies donde las etapas de desarrollo son evidentes, ya que al categorizar se da por hecho que los individuos de cierta categoría están bajo el mismo proceso y presentan las mismas características, supuesto que no siempre es aplicable y puede presentar una pérdida de información valiosa. En el mismo sentido, Doak *et al.*, (2021) destacan la importancia e impacto del número de clases en el cálculo de λ , ya que el cálculo erróneo del número de clases puede repercutir en la precisión de λ .

En este caso, al tratarse de una especie columnar cuya reproducción se relaciona directamente con la altura, para *C. polylophus* no es difícil determinar el estado en el que se encuentra. Sin embargo, se sugiere la implementación del IPM para el estudio de esta población debido a que el IPM resulta más robusto para el estudio de las plantas perennes de larga vida y lento crecimiento como son los cactus (Jongejans y de Kroon, 2012; González *et al.*, 2012; González *et al.*, 2016; Larios *et al.*, 2020). Además de que como se pudo observar, en el último periodo, el PPM no logró cuantificar inmediatamente en λ el efecto del cambio de n , así como tampoco el cambio en las condiciones ambientales derivadas del establecimiento del Niño muy severo, ya que su valor se mantuvo ligeramente arriba de 1, mientras que el IPM logró cuantificar inmediatamente el efecto sobre λ . Esta característica resulta esencial para conocer el impacto real inmediato de las fluctuaciones ambientales, así como el estatus de la población, razón por la cual se apoya el supuesto del uso del IPM para las poblaciones cuyas bases de datos no son muy robustas, para poblaciones de especies invasoras y para poblaciones en peligro de extinción como sugieren Ramula *et al.*, (2009). Adicionalmente, la evaluación de ambos modelos, por medio de χ^2 mostró un valor de $P=1.00$ para todos los periodos evaluados con IPM, lo que indica que la estimación por medio de IPM es más confiable.

Por su parte, el análisis de sensibilidad bajo el PPM indicó que la sensibilidad estuvo orientada hacia las categorías de plántula y las reproductivas, mientras que el IPM también mostró que los individuos reproductivos fueron los más sensibles, como encontraron Ferrer-Cervantes y colaboradores (2012) para *Mammillaria gaumeri*. Además, ambos modelos lograron resaltar en todos los periodos que los reclutas, también son sensibles a las presiones

de selección. Lo anterior muestra que el éxito de la población de *C. polylophus* está orientado a la conservación y permanencia de los individuos adultos reproductivos, ya que estos, cuando logran reproducirse y se presentan las condiciones abióticas favorables, pueden aumentar la población por pulsos de reclutamiento. De igual forma resalta lo importante que es el establecimiento exitoso de las primeras alturas para la conservación de la especie (Arroyo-Cosultchi *et al.*, *en prensa*).

Los análisis de elasticidad en el PPM y en el IPM indicaron que, en los cuatro periodos estudiados, el proceso demográfico más importante, como lo señaló Arroyo-Cosultchi *et al.*, (2016), para λ es la permanencia, seguida del crecimiento. Esta característica ha sido reportada en diferentes especies de plantas de larga vida como suculentas, cactáceas y algunos árboles donde se establece que la permanencia de los individuos es el proceso más importante para el éxito de la población (Silvertown *et al.*, 1993; Enright *et al.*, 1995; Godínez *et al.*, 2003; Franco y Silvertown, 2004; Ferrer-Cervantes *et al.*, 2012; Arroyo, 2016; Fernández, 2017).

Los procesos demográficos mostraron relación con el fenómeno ENOS ya que el periodo donde se contó con la Niña débil (2013-2014), el crecimiento le secundó en importancia a la permanencia. También en este periodo se registró el valor de fecundidad más alto de los periodos estudiados. Para el siguiente periodo (2014-2015), la permanencia continuó dominando al tiempo que el crecimiento y fecundidad comenzaron a descender, por efecto del establecimiento del Niño débil. En el último periodo (2015-2016), donde se instaló el Niño muy severo, se muestra un decremento en todos los procesos y se muestra la más alta retrogresión de los individuos registrada.

IX. CONCLUSIONES

- La demografía de *C. polylophus* en los cuatro periodos estudiados mostró una relación con el fenómeno ENOS. Es así como la presencia de La Niña (modalidad débil) en el periodo 2013-2014 contribuyó al establecimiento del mayor número de reclutas, así como la mayor contribución a λ . Por este motivo, los esfuerzos de conservación deben estar enfocados principalmente al óptimo desarrollo de los individuos reproductivos y al establecimiento de las plántulas.

Los valores de λ se mostraron próximos en ambos modelos demográficos. En el PPM los valores mostraron una población con tendencia al crecimiento, con diferentes porcentajes entre periodos. Por su parte, el IPM mostró también un comportamiento creciente, a excepción del periodo 2015-2016 donde se reflejó inmediatamente el efecto de la presencia del Niño en una modalidad muy severa. La variación entre los valores de λ para ambos modelos, pese a que se construyeron con la misma base de datos, se debe a los supuestos que rigen a cada uno.

- El proceso demográfico más importante para la población, registrado por medio de la elasticidad, muestra que, al igual que en otras poblaciones de plantas cuyo ciclo de vida es largo, como las cactáceas, es la permanencia. El segundo proceso importante fue el crecimiento que tuvo un incremento debido al aumento en la precipitación, resultado del establecimiento del fenómeno ENOS de La Niña (2013-2014). En todos los periodos, la fecundidad fue el proceso que menos contribuyó a λ .
- El IPM posee características positivas que lo hacen recomendable para la evaluación de especies de largos ciclos de vida como árboles y cactáceas. Su uso se recomienda para conocer la demografía de *C. polylophus* y otras cactáceas columnares ya que por medio de los valores de χ^2 se evidenció que el cálculo con este modelo se apegó más a los datos de campo y a los objetivos de esta investigación.
- Se recomienda realizar ciclos de vidas de la especie incorporando un banco de semillas transitorio (categoría discreta) e incorporarlos a ambos modelos PPM y IPM para conocer el impacto del banco de semillas en la especie y realizar un seguimiento a las poblaciones a mediano y largo plazo.

X. LITERATURA CITADA

Anderson E.F. (2001). The Cactus Family. *Timber Press*, Portland.

Álvarez Londoño J. C., Ocampo, I y Molina, J. (2013). Population dynamics of *Ceroxylon quindiuense* (H.Karst.) H.Wendl. (Arecaceae) from Leslie matrix as a conservation tool. Salento, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical*, 3, 42-52.

Antonini, Y., Dirzo, R., y Quitete-Portela, R. C. (2020). Are protected populations of two globular cactus species facing a demographic explosion or just a “bonanza” year? *Journal of Arid Environments*, 179.104192.

Aranda, J.A. (2015). Establecimiento de plántulas de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango, México. *Tesis de licenciatura*. Universidad Autónoma de México. Ciudad de México.

Aranda, J.A. (2017). Efecto de la supervivencia de plántulas y del banco de semillas en la dinámica poblacional de una cactácea endémica del desierto chihuahuense. *Tesis de Maestría*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

Arias, S. y Terrazas, T. (2006). Análisis cladístico del género *Pachycereus* (Cactaceae) con caracteres morfológicos. *Brittonia*, 58: 197-216.

Arias S, Gama-López S, Guzmán-Cruz U y Vázquez-Benítez B. (2012). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Cactaceae. *Instituto de Biología*, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

Arroyo-Cosultchi G., Terrazas T., Arias S. y López-Mata L. (2007). Morfología de la semilla de *Neobuxbaumia* (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81:17–25.

Arroyo-Cosultchi, G, Terrazas, T, Arias, S, y López-Mata, L. (2010). Delimitation of *Neobuxbaumia mezcalaensis* and *N. multiareolata* (Cactaceae) based on multivariate analyses. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 86:53-64.

Arroyo-C, G. (2016). Las causas y efectos del reclutamiento en la dinámica de poblaciones de cactáceas columnares. *Tesis de Doctorado en Ciencias biológicas y de la salud*. Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México.

Arroyo-Cosultchi, G., Golubov, J. y Mandujano, M. C. (2016). Pulse seedling recruitment on the population dynamics of a columnar cactus: Effect of an extreme rainfall event. *Acta Oecologica*, 71: 52-60.

Arroyo-Cosultchi, G., Mandujano, M. C., Salguero-Gómez, R., Martínez A. J., y J, Golubov (2021). What are the demographic consequences of a seed bank stage for columnar cacti? *Population Ecology* (en prensa).

Ashman, T.-L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., ... Wilson, W. G. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85: 2408–2421.

Avendaño, T. (2007). Dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff. en el valle de Cuicatlán, Oaxaca, México. *Tesis de Maestría en Ciencias*. Instituto Politécnico Nacional.

Begon, M., Harper J., y Townsend C. (2006). Ecology: from individuals to ecosystems. Ed. *Blacwell Science*. Cuarta edición. EUA.

Benítez, H. y P. Dávila. (2002). Las cactáceas mexicanas en el contexto de las CITES. CONABIO. *Biodiversitas*, 40: 8-11.

Benton, T. G., y Grant, A. (1999). Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 467-471.

Bravo-Hollis, H. y Sánchez Mejorada R.H. (1978). Las cactáceas de México. Vol II. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Burns, J. H., Blomberg, S. P., Crone, E., Ehrlen, J., Knight, T., Pichancourt, J.-B., Ramula, S., Wardle, G. M., y Buckley, Y. (2010). Empirical tests of life-history evolutionary theory using phylogenetic analysis of plant demography. *Journal of Ecology*, 98:334–344.

Carrillo, I. (2011). Efecto de la estructura clonal sobre la dinámica poblacional y la reproducción de *Opuntia microdasys*. Tesis de Doctorado en Ciencias. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

Caswell, H., (1989). Matrix Population Models: construction, analysis and interpretation. *Sinauer*, Sunderland, MA. USA. 328.

Caswell, H. (2001). Matrix Population Models. Construction, analysis and interpretation. *Sinauer Associates, Inc.*, Sunderland Massachusetts EUA.

Chiu, J. (2017). Demografía de *Lophophora diffusa* en el municipio de Peñamiller en la Reserva de la Biosfera de la Sierra gorda de Querétaro. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Estado de México.

Clark-Tapia, R. y Molina-Freaner F. (2004). Reproductive ecology of the rare clonal cactus, *Stenocereus eruca*, in the Sonoran Desert. *Plant Systematics and Evolution*, 247:155-164.

Clark-Tapia, R., Mandujano, M.C., Valverde, T., Mendoza, A., y Molina- Freaner, F. (2005). How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species?: The case of the narrow endemic cactus *Stenocereus eruca*, in Baja California, México. *Biological conservation*, 124:123-132.

CONABIO (2003). Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, México. CONANP, Ciudad de México, México.

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.

Coulson, T., Tuljapurkar, S., y Childs, D. Z. (2010). Using evolutionary demography to link life history theory, quantitative genetics and population ecology. *Journal of Animal Ecology*, 79: 1226-1240.

Coulson, T. (2012). Integral projections models, their construction and use in posing hypotheses in ecology. *Oikos*, 121:1337-1350.

Crowley, P. (1992). Resampling methods for computation-intensive data analysis in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 405-447.

- Cruz, P. E., y Pavón, N. P. (2013). Reproductive phenology of *Isolatocereus dumortieri* (Cactaceae) in semiarid scrub in central Mexico: Effect of rain during the dry season. *Journal of Arid Environments*, 92:53–58.
- Cruz J. D. (2019). Crecimiento, mortalidad y longevidad de la cactácea columnar *Neobuxbaumia macrocephala* en Tehuacán, Puebla. *Tesis de Licenciatura Universidad Nacional Autónoma de México*; Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Estado de México.
- Czachura, K., y Miller, T. E. X. (2020). Demographic back-casting reveals that subtle dimensions of climate change have strong effects on population viability. *Journal of Ecology*, 1-14.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J. y Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth. *Ecology*, 67:1427-1431.
- Deméneghi, A., Navarro, M.C., y Saldívar, S. (2013). Dinámica poblacional de *Mammillaria pectinifera*, en el municipio de Santa Clara Huitziltepec, Puebla. México. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas*, 59: 68-81.
- Díaz, O. (2013). Dinámica poblacional de *Lepophora diffusa* “peyote” (Cactaceae) en una localidad del Estado de Querétaro. *Tesis de Maestría en Biología*. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, Ciudad de México.
- Drezner, T. D., y Lazarus, B. L. (2008). The Population Dynamics of Columnar and Other Cacti: A Review. *Geography Compass*, 2:1-29
- Doak, D., Louthan, A., Chardon, N., Shriver, R., Waddle, E., Langendorf, R., Chardon, N.I., Dibner, R., Keinath, D., Lombardi, E., Steenbock, C., Linares, C., Begoña, M., Funk, W., Fitzpatrick, S., Morris, W., y Peterson M. (2021). Critical comparison of integral projection and matrix projection models for demographic analysis. *Ecological Monographs*. 1-35.
- Easterling, M.R., Ellner, S.P. y Dixon, P.M. (2000). Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology*, 81:694-708.
- Eguiarte, L. y Scheinvar, E. , Jimenez-Sierra C y Matias Palafox L. (2008). Ecología, Genética y Biología de la Conservación de las poblaciones del género *Agave* de la Reserva de la Biosfera de la Barranca de Metztlán, Hidalgo. Versión preliminar.
- Ellner, S. y Rees, M. (2006). Integral projection models for species with complex demography. *American Naturalist*, 167:410–428.
- Enright, N. J., Franco, M., y Silvertown, J. (1995). Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia*, 104:79–84.
- Esparza-Olguin L. Valverde, T., y Vilchis, E. (2002). Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México. *Biological conservation*, 103: 349-359.
- Esparza-Olguin 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.

- Enright N., Franco, M., y Silvertown J. (1995). Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life stages. *Oecologia*, 104:79–84.
- Ferrer-Cervantes, M. E., Méndez González., Dorantes, A., Dzib, G., y Durán R. (2011). Dinámica poblacional de genets y ramets de *M. gaumeri* cactácea endémica de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 89: 83-105.
- Ferrer-Cervantes, M. E., Méndez González, M. E., Quintana Ascencio, P.F., Dorantes, A., Dzib, G. y Durán, R. (2012). Population dynamics of the cactus *Mammillaria gaumeri*: an integral projection model approach. *Population Ecology*, 54:321-334.
- Fernández, T. (2017). Dinámica poblacional y evaluación del estado de conservación de un cactus endémico del desierto Chihuahuense. *Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas*. Universidad Nacional Autónoma de México; Instituto de Ecología. Ciudad de México.
- Flores-Martínez, A., (2008). Estudio poblacional de *Mammillaria Huitzilopochtli* D-R. Hunt en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca, México. *Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas*. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco. Ciudad de México.
- Flores-Martínez, A., Manzanero, G., Golubov, J., Montaña, C y Mandujano, M.C. (2010). Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecology*, 210: 53-66.
- Franco, M., y Silvertown, J. (2004). A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*, 85: 531-538.
- García N. O. de la H, A. (2004). Estructura poblacional, sitios de establecimiento y clonalidad de *Lophophora williamsii* (Lem ex. Salm-Dyck) J. M. Coult. en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. *Tesis de licenciatura*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- García, N., Galeano, G., y Bernal, R. (2017). Demography of *Astrocaryum malybo* H.Karst. (ARECACEAE) in Colombia. Recommendations for its management and conservation. *Colombia Forestal*, 20: 107-117.
- Gibson, A. C., y Horak, K. E. (1978). Systematic Anatomy and Phylogeny of Mexican Columnar Cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 65: 999.
- Gibson, A. y P. Nobel. (1986). The cactus primer. *Harvard Universit Press, Cambridge, Massachusetts* 286 pp.
- Godínez Á, H., Valiente, y Valiente-Banuet, A. (1999). Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in te Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany*, 77:203-208.
- Godínez-Álvarez. H., Valiente-Banuet A., y Rojas A., (2002). The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*, 83: 2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde-Banuet. A, y Ortega-Baes P. (2003). Demographic trends in Cactaceae. *The Botanical Review*, 69:173-203.
- Godínez Á., H., y Valiente-Banuet, A. (2004). Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology*, 174: 109–118.

Goettsch, B., Hilton-Taylor, C., Cruz-Piñón, G., Duffy, J. P., Frances, A., Hernández, H. M., ... Superina, M. (2015). High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants*, 1-6.

Golden Gate Weather services. (2020). El Niño and La Niña Years and Intensities Based on Oceanic Niño Index (ONI). <https://ggweather.com/enso/oni.htm>

González, E. (2008). Modelación de la dinámica poblacional de cactáceas endémicas del Valle de Tehuacán a lo largo de un gradiente de disturbio antropogénico crónico. *Tesis de maestría en Ciencias Biológicas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

González, E. J., Rees, M., y Martorell, C. (2012). Identifying the demographic processes relevant for species conservation in human-impacted areas: does the model matter? *Oecologia*, 171:347-356.

González, E. J., y Martorell, C. (2013). Reconstructing shifts in vital rates driven by long-term environmental change: a new demographic method based on readily available data. *Ecology and Evolution*, 3: 2273–2284.

González, E. J., Martorell, C., y Bolker, B. M. (2016). Inverse estimation of integral projection model parameters using time series of population-level data. *Methods in Ecology and Evolution*, 7:147–156.

Gotelli N.J. (1995). A primer of Ecology. *Sinauer associates Inc*. Sunderland, Massachusetts. USA. 206 pp.

Gurevitch J., Scheiner, S., y Fox, G. (2006). The ecology of plants. *Sinauer Associates Inc*, USA.

Guzmán, U., Arias, S., y Dávila, P. (2003). Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México- Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.

Haridas C.V, Keeler, K., y Tenhumberg, B. (2015). Variation in the local population dynamics of the short-lived *Opuntia macrorhiza* (Cactaceae). *Ecology*. 96: 800-807.

Harper, J. L. (1977). Population biology of Plants. *Academic press*. Londres, Inglaterra.

Hegland, S. J., Jorgejans, E., y Rydgren, H. (2010). Investigating the interaction between ungulate grazing and resource effects on *Vaccinium myrtillus* populations whit ontegral projection models. *Oecologia*, 163: 695-706.

Hernández, H., y Godínez-Álvarez H. (1994). Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, 26: 33-52.

Horvitz, C. C., Schemske, D. W. y Caswell, H. (1997). The "importance" of life history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. En *Structured population models in marine, terrestrial, and freshwater systems* (eds. Tuljapurkar, S. y Caswell, H.), pp. 247-272, Chapman and Hall, New York.

Hubell S., y P. Werner. (1979). On measuring the intrinsic Rate of Increase of Populations with Heterogeneous Life Histories. *The University of Chicago Press*, 133: 277-293.

Hunt, D. (1999). C.I.T.E.S. Cactaceae checklist. Ed. 2. *Royal Botanic Gardens & International Organization for Succulent Plant Study*, Kew, England.

IUCN., (2020). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020.1. www.iucnredlist.org.

Jacquemyn, H., Brys, R., y Jongejans, E. (2010). Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid. *Journal of Ecology*, 98:1204-1215.

Jiménez-Sierra, C., Mandujano, M. C., y Eguiarte, L. E. (2007). Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation*, 135:278–292.

Jiménez-Sierra, C. (2011). Las cactáceas mexicanas y los riesgos que presentan. *Revista Digital Universitaria*, 12:1-20.

Jordan, P.W. y Nobel, P.S. (1979). Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (*Agavaceae*) in the northwestern desert. *American Journal of Botany*, 66: 1079-1084.

Jones, O.R, Scheuerlein, A., Salguero-Gómez, R., Camarda, C., Schaible, R., Casper, B.B., Dahlgren, J., Ehrlén, J., García, M., Menges, E., Quintana-Ascencio, P., Caswell, H., Baudisch, A., y Vaupel, J. (2013). Diversity of ageing across the tree of life. *Nature*, 505:169–173.

Jongejans E., de Kroon, H. (2012). Matrix models. *Encyclopedia of Theoretical Ecology*. University of California, 415-423.

Keeler, K., y Tenhumberg, B. (2011). Population dynamics of the western prickly pear, *Opuntia macrorhiza* (*Cactaceae*). *The southwestern Naturalist*, 56: 147-153.

Kuss, P., Rees, M., AEgisdóttir, H. H., Ellner, S. P., y Stöcklin, J. (2008). Evolutionary demography of long-lived monocarpic perennials: a time-lagged integral projection model. *Journal of Ecology*, 96: 821-832.

Larios, E., González, E. J., Rosen, P. C., Pate, A., y Holm, P. (2020). Population projections of an endangered cactus suggest little impact of climate change. *Oecologia*, 1-10.

Lee, D.E., Abraham, C.L., Warzybok, P.M., Bradley, R.W y Sydeman, W.J. (2008). Age-specific survival, breeding success and recruitment in common murre (Uria aalge) of the California current system. *The Auk*, 125: 316-325.

Lefkovich, L. P. (1965). The study of Population Growth in Organisms Grouped by Stages. *Biometrics*, 1-18.

Lemos, J., Rojas R. y Zúñiga, J. (2005). Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Leslie, P. H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33:183-212.

López, D., y Navarro, M. (2009). Estudio demográfico de *Stenocactus crispatus* (*Cactaceae*) en los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cactáceas y suculentas mexicana*, 54: 100.

- López, F.D. (2012). Demografía de *Astrophytum myriostigma* Lem. (Cactaceae). Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental). Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Loza-Cornejo, S., y Terrazas, T. (2011). Morfo-Anatomía de plántulas en especies de *Pachycereae*: ¿Hasta cuándo son plántulas? *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 88: 1-13.
- Mancilla R. M. Rosa. (2012). Dinámica poblacional de *Ariocarpus fissuratus* en poblaciones que difieren en su densidad. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., y Eguiarte, L.E. (1997). Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert; Why re sexually derived recruits so rare? *American Journal of Botany*, 83: 63-70.
- Mandujano, M. C., Montana, C., Franco, M., Golubov, J., y Flores-Martinez, A. (2001). Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*, 82: 344-359.
- Mandujano, M. C., Golubov, J., y Huenneke, L. F. (2007). Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology*, 49:141–153.
- Mandujano, M.C., Verhulst, J., Carrillo, I y Golubov, J. (2007). Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris bodeker* (Cactaceae): Evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plants Sciences*, 168: 1035-1044.
- Mandujano, M. C., Bravo, Y., Verhulst, J., Carrillo-Angeles, I., y Golubov, J. (2015). The population dynamics of an endemic collectible cactus. *Acta Oecologica*, 63:1–7.
- Matías, M. L. (2007). Estructura poblacional y biología reproductiva de *Turbincarpus horripilus* (Lem.) Vác. John & Riha (Cactaceae). Tesis de Maestría en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Ciudad de México.
- Martínez J. G., Golubov. J, Mandujano M.C., y Jurado, E. (2007). Causes of individuality mortality in the endangered star cactus herbivores and disease in Mexican populations. *Journal of arid environments*, 71: 250-258.
- Martínez-Ramos. M., Arroyo Cosultchi. G, Mandujano M.C y Golubov. J. (2016). Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* una cactácea endémica de Hidalgo, México. *Botanical Sciences*, 94: 199-208.
- Martins, C., Oliveira, R., Filho, C. V. M., Lopes, L. T., Silveira, R. A., de Silva, J. A. P., ... Antonini, Y. (2016). Reproductive biology of *Cipocereus minensis* (Cactaceae)—A columnar cactus endemic to rupestrian fields of a Neotropical savannah. *Flora- Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 218:62–67.
- Martorell, C., Garcillán, P. P., y Casillas, F. (2012). Ruderality in extreme-desert cacti? Population effects of chronic anthropogenic disturbance on *Echinocereus lindsayi*. *Population Ecology*, 54:335-346.
- Merow, C., Dahlgren, J. P., Metcalf, C. J. E., Childs, D. Z., Evans, M. E. K., Jongejans, E., Record, S., Rees, M., Salguero-Gómez, R., y McMahon, S. M. (2014). Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 5:99-110.

- Méndez, M., Durán, R., Olmsted, I., y Oyama, K. (2004). Population Dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a Rare and Endemic Columnar Cactus of Mexico. *BIOTROPICA*,36: 492-504.
- Metcalf, C. J. E., y Pavard, S. (2007). Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends in Ecology & Evolution*, 22:205–212.
- Metcalf, C. J. E., McMahon, S. M., Salguero-Gómez, R., y Jongejans, E. (2012). IPMPack: an R package for integral projection models. *Methods in Ecology and Evolution*,4:195-200.
- Miller, T., Louda, S., Rose, K., y Eckberg, J. (2009). Impacts of insect herbivory on cactus population dynamics: experimental demography across an environmental gradient. *Ecological Monographs*,79: 155-172.
- Moloney, K. (1986). A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia*,69: 176-180.
- Molowny Horas, R., y Espelta, J.M. (2013). Modelos integrales de proyección como instrumentos para la gestión medioambiental forestal. Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales. *Barcelona: Omnia Science*,125-140.
- Morales-Romero, D., Godínez-Álvarez, H., Campo-Alves, J., y Molina-Freaner, F. (2012). Effects of land conversion on the regeneration of *Pachycereus pecten-aboriginum* and its consequences on the population dynamics in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments*,77:123–129.
- Nobel P. (2002). Cacti biology and uses. *University of California Press*. EUA.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT. Diario Oficial de la Federación. Diciembre 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.
- Olvera, J. (2018). Evaluación a mediano plazo del comportamiento demográfico de una población de *Neobuxbaumia macrocephala* (Cactacea) en Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Tesis de Licenciatura*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Ortega, P., (2001). Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. *Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Ortega-Baes, P., y Godínez-Alvarez, H. (2006). Global Diversity and Conservation Priorities in the Cactaceae. *Biodiversity and Conservation*,15:817–827.
- Ortiz-Martínez E., Golubov J., Mandujano M.C y Arroyo-Cosultchi G. (en prensa 2020). Factors affecting germination and establishment success of the endemic cactus of the Chihuahuan Desert. *Plant Ecology*..
- Ortiz., I. (2015). Aumento poblacional de una palma tropical y sus consecuencias sobre la comunidad arbórea: Exploración de factores causales usando modelos integrales de proyección. *Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Peralta, C., Sánchez, M.A., Orozco, A., Orozco, S., y Pisanty, I. (2016). Germination of gour ripian species in a disturbed semi- arid ecosystem. *South African Journal of Botany*, 106: 110-118.

- Peters, E. M., Martorell, C., y Ezcurra, E. (2010). The effects of serotiny and rainfall-cued dispersal on fitness: bet-hedging in the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Population Ecology*, 53:383–392.
- Picó, F.X. (2002). Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la biología de conservación. *Ecosistemas*, 11 (3).
- Picó, F. X., Rodrigo, A., y Renata, J. (2008). Plant Demography. *Encyclopedia of Ecology*, 2811-2817.
- Portilla R. (2007). Estudio demográfico de tres poblaciones de *Coryphantha werdermannii* (Cactaceae) en condiciones contrastantes de disturbio. *Tesis de Licenciatura*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Portilla-Alonso, R. M., y Martorell, C. (2011). Demographic consequences of chronic anthropogenic disturbance on three populations of the endangered globose cactus *Coryphantha werdermannii*. *Journal of Arid Environments*, 75:509–515.
- Quintana-Ascencio, P. F., Koontz, S. M., Smith, S. A., Sclater, V. L., David, A. S., & Menges, E. S. (2018). Predicting landscape-level distribution and abundance: Integrating demography, fire, elevation and landscape habitat configuration. *Journal of Ecology*, 1-11
- Quintana-Ascencio, P. F., Koontz, S. M., Ochocki, B., Sclater, V. L., López-Borghesi, F., Li, H., y Menges, E. S. (2019). Assessing the roles of seed bank, seed dispersal and historical disturbances for metapopulation persistence of a pyrogenic herb. *Journal of Ecology*, 1-9.
- R Development Core Team. (2019). R: a Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*.
- Ramula, S., Lehtila, K. (2005). Matrix dimensionality in demographic analyses of plants: when to use smaller matrices? *Oikos*, 111:563–573.
- Ramula, S., Rees, M., y Buckley, Y. M. (2009). Integral projection models perform better for small demographic data sets than matrix population models: a case study of two perennial herbs. *Journal of Applied Ecology*, 46:1048–1053.
- Rae, J., y Ebert, T. (2002). Demography of the endangered fragrant prickly apple cactus, *Harrisia fragrans*. *International Journal of Plant Sciences*, 163: 631-640.
- Ramos, A. (2007). Estudio poblacional de *Mammillaria dixanthocentron* Backeb. ex Mottram en el valle de Cuicatlán, Oaxaca. *Tesis de Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de los Recursos Naturales (Biodiversidad del Neotrópico)*. Instituto Politécnico Nacional.
- Rees M., y S. Ellner. (2009). Integral Projection Models for Populations in Temporally Varying Environments. *Ecological Monographs by the Ecological Society of America*, 79: 575-594.
- Rees, M., Childs, D. Z., y Ellner, S. P. (2014). Building integral projection models: a user's guide. *Journal of Animal Ecology*, 83: 528-545.
- Ríos M. M. (2009). Limitaciones en el reclutamiento de *Neobuxbaumia macrocephala*: un análisis de las interacciones a través de su ciclo reproductivo. *Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas*, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México

- Rojas-Aréchiga, M., y Vázquez-Yanes, C. (2000). Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*,44:85–104.
- Rojas-Aréchiga, M. y A. Batis. (2001). Las semillas de Cactáceas ¿forman bancos en el suelo? *Cactaceas y Suculentas Mexicanas*,46: 76-82.
- Rojas-Sandoval, J., y Meléndez-Ackerman, E. (2013). Population dynamics of a threatened cactus species: general assessment and effects of matrix dimensionality. *Population Ecology*, 55:479-491.
- Ruíz G, S. (2012). Características demográficas de historia de vida de *Echinomasius unguis pinus*, un cactus raro del norte de México. *Tesis de licenciatura*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Salguero-Gómez, R., Siewert, W., Casper B.B., y Tielborger, K. (2012). A demographic approach to study effects of climate change in desert plants. *Philosophical Transactions: Biological sciences*,367, 3100–3114.
- Saldívar, S., Navarro C. (2012). Estudio demográfico de *Mammillaria mystax* en Cañada Morelos, Puebla, México. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas*,57: 47-63.
- Scopus. (2020). Scopus. <https://www.scopus.com/home.uri>
- Shryock, D. F., Esque, T. C., y Lee Hughes. (2014). Population viability of *Pediocactus bradyi* (Cactaceae) in a changing climate. *American Journal of Botany*,101: 1944–1953.
- Silvertown, J. (1982). Introduction to plant population ecology. 1° ed. *Longma*. EUA.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., y Mendoza, A. (1993). Comparative plant demography—relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*,81:465–476.
- Silvertown, J. y Charlesworth D. (2006). Plant Population Biology. *Blackwell publishing*, 347.
- Schmalzer, R., Reichenbacher, F., y Rutman, S. (1995). Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in Southeastern Arizona. *Madroño*,42: 32-348.
- Steenbergh, W. F., y Lowe, C. H. (1969). Critical Factors During the First Years of Life of the Saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*,50: 825-834.
- Stevens H. (2009). A Primer of Ecology with R. *Springer*. Department of Botany, Miami University, USA.
- Stubben, C., Milligan, B., y Nantel, P. (2019). Package “popbio”. Disponible en <https://cran.r-project.org/web/packages/popbio/popbio.pdf>.
- Tapia, H. J., Bárcenas-Argüello, M. L., Terrazas, T., y Arias, S. (2017). Phylogeny and Circumscription of *Cephalocereus* (Cactaceae) Based on Molecular and Morphological Evidence. *Systematic Botany*,42: 709-723.
- Thomas, P. A. (2005). Mortality over 16 years of cacti in a burnt desert grassland. *Plant Ecology*, 183:9-17.
- Tinoco-Ojanguren, C. y E Molina-Freaner. (2000). Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. Canada. *Journal Botany*, 78: 1489-1494.

- Turnbull, L., Crawley, M., y Rees, M., (2000). Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, 88: 225-238.
- Ureta C., y Martorell, C. (2009). Identifying the impacts of chronic anthropogenic disturbance on two threatened cacti to provide guidelines for population-dynamics restoration. *Biological Conservation*, 142: 992–2001.
- Ureta, C., Martorell, C., Hortal, J., y Fornoni, J. (2012). Assessing extinction risks under the combined effects of climate change and human disturbance through the analysis of life-history plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14:93–401.
- Ureta, C., Martorell, C., Cuervo-Robayo, Á. P., Mandujano, M. C., y Martínez-Meyer, E. (2018). Inferring space from time: On the relationship between demography and environmental suitability in the desert plant *O. rastrera*. *PLOS ONE*, 13: 2-15.
- Valiente B, 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 Tehuacán Valley, México". *Journal Ecology*, 79:961-971.
- Valiente B., A y Godínez Álvarez, G. (2002). Population and Community Ecology Cacti: Biology and Uses. University of California, 91-108.
- 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.
- Vandermeer, J. (1978). Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia*, 32: 79–84.
- Vázquez- Cuevas, G. M., Roldán Aragón, I. E. (2010). Evaluación de los cambios de cobertura del suelo en la reserva de la biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México (1973-2006). *Papeles De Geografía*, (51-52):307-316.
- Vite González, F. y J. A. Zavala Hurtado. (1998). Estatus ecológicos de *Mammillaria pectinifera* Weber y *Pachycereus fulviceps* Weber en el Valle de Zapotitlán, Puebla. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. División de Ciencias Biológicas y de la Salud. Informe final SNIB CONABIO proyecto No. G022. México D. F.
- Woodhouse, C. A. (1997). Winter climate and atmospheric circulation patterns in the Sonoran Desert Region, USA. *International Journal of Climatology*, 17:859–873.
- Zepeda, V., (2010). Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protégido de *Astrophytum ornatum* (D.C) F.A.C Weber ex Britton & Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Zepeda-Martínez, V., Mandujano, M. C., Mandujano, F. J., y Golubov, J. K. (2013). What can the demography of *Astrophytum ornatum* tell us of its endangered status? *Journal of Arid Environments*, 88:244-249.
- Zuidema, P. A., Jongejans, E., Chien, P. D., During, H. J., y Schieving, F. (2010). Integral Projection Models for trees: a new parameterization method and a validation of model output. *Journal of Ecology*, 98:345-355.

XI. ANEXO I.

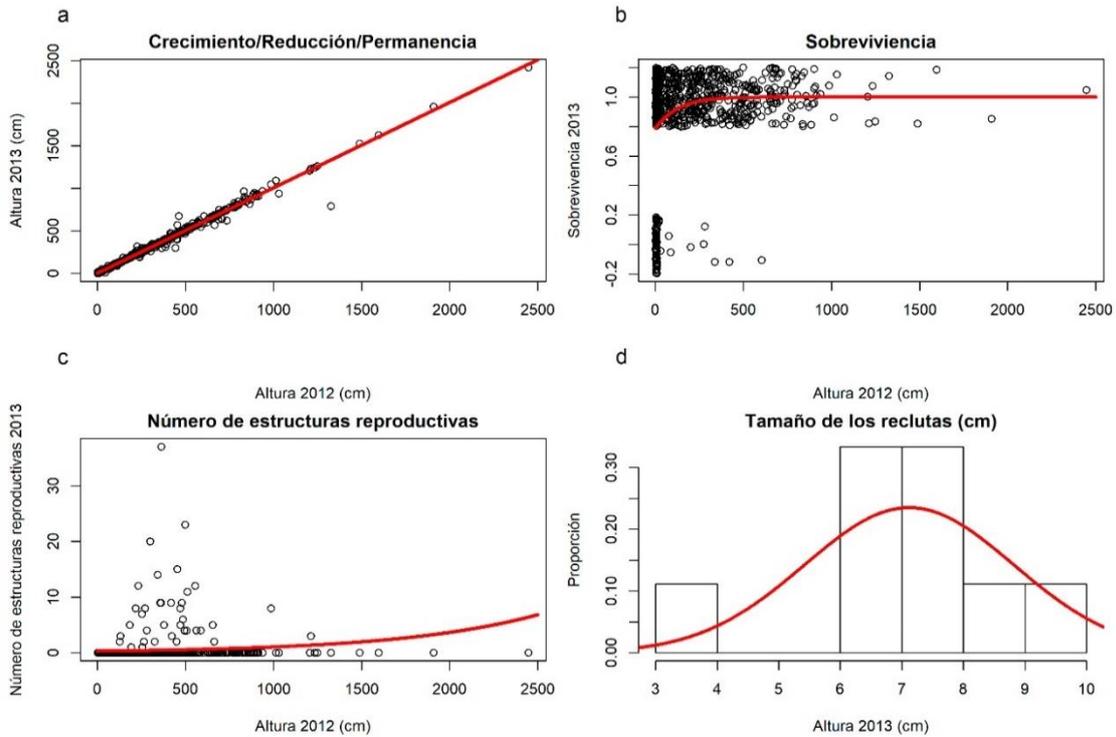


Figura 11. a) Procesos demográficos de *C. polylophus* para el periodo 2012-2013. b) Sobrevivencia 2012-2013. c) Número de estructuras reproductivas 2012-2013. d) Histograma de reclutas en 2013.

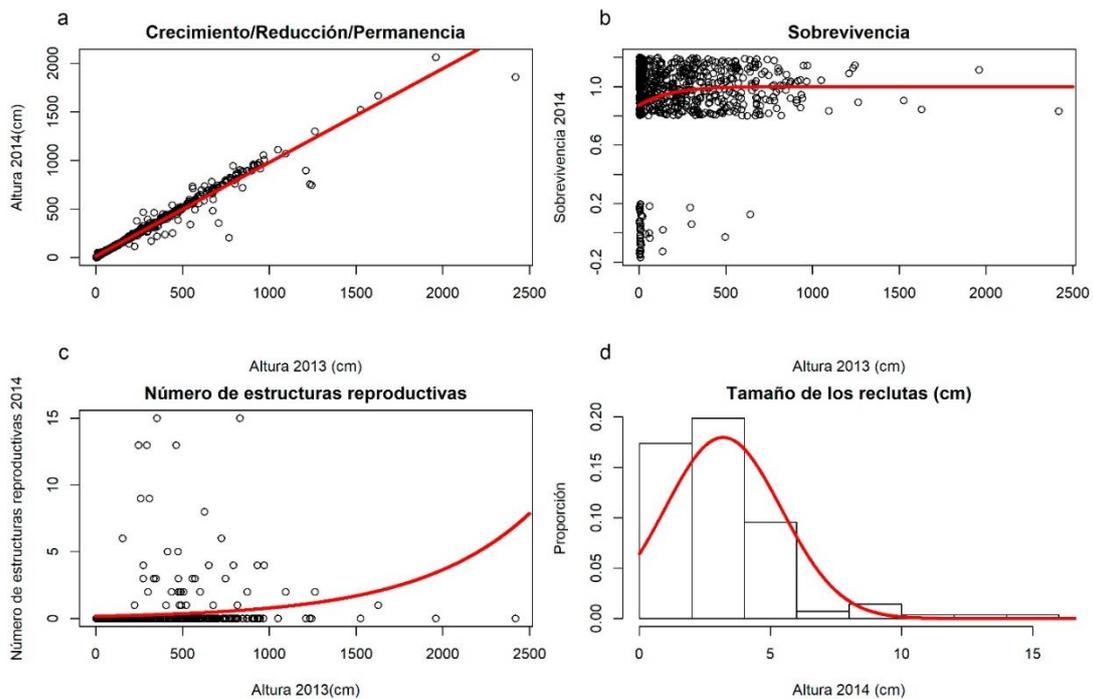


Figura 12. a) Procesos demográficos de *C. polylophus* para el periodo 2013-2014. b) Sobrevivencia 2013-2014. c) Número de estructuras reproductivas 2013-2014. d) Histograma de reclutas en 2014.

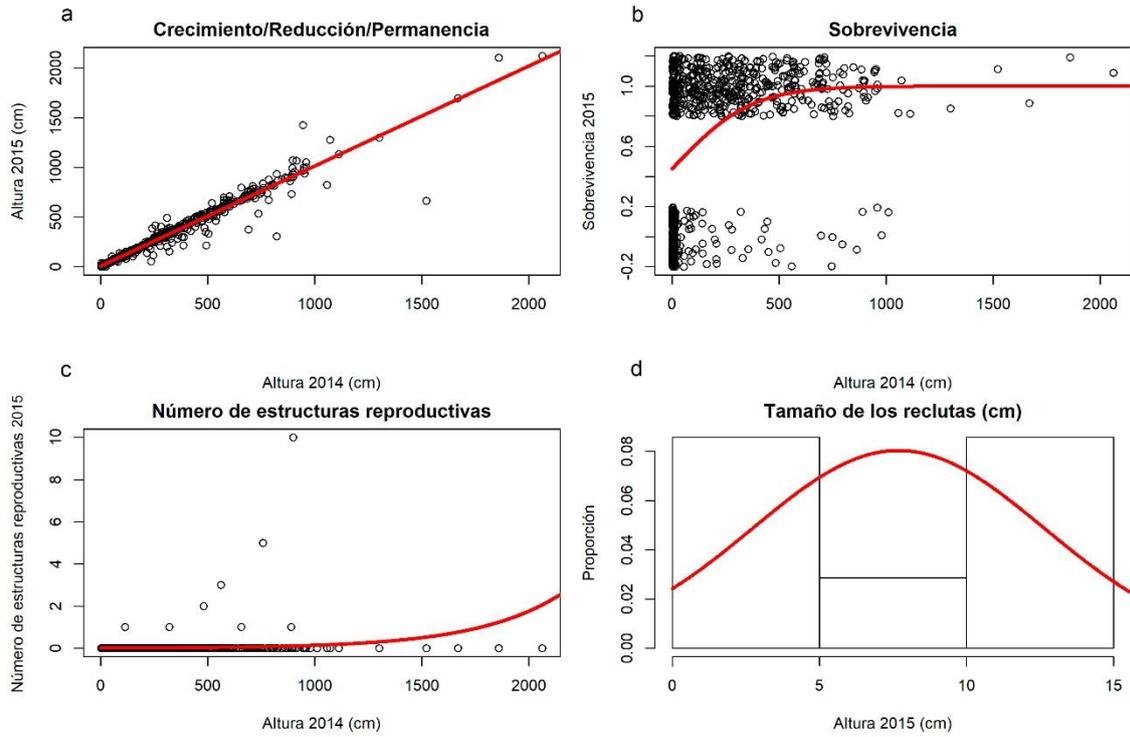


Figura 13. a) Procesos demográficos de *C. polylophus* para el periodo 2014-2015. b) Supervivencia 2014-2015. c) Número de estructuras reproductivas 2014-2015. d) Histograma de reclutas en 2015.

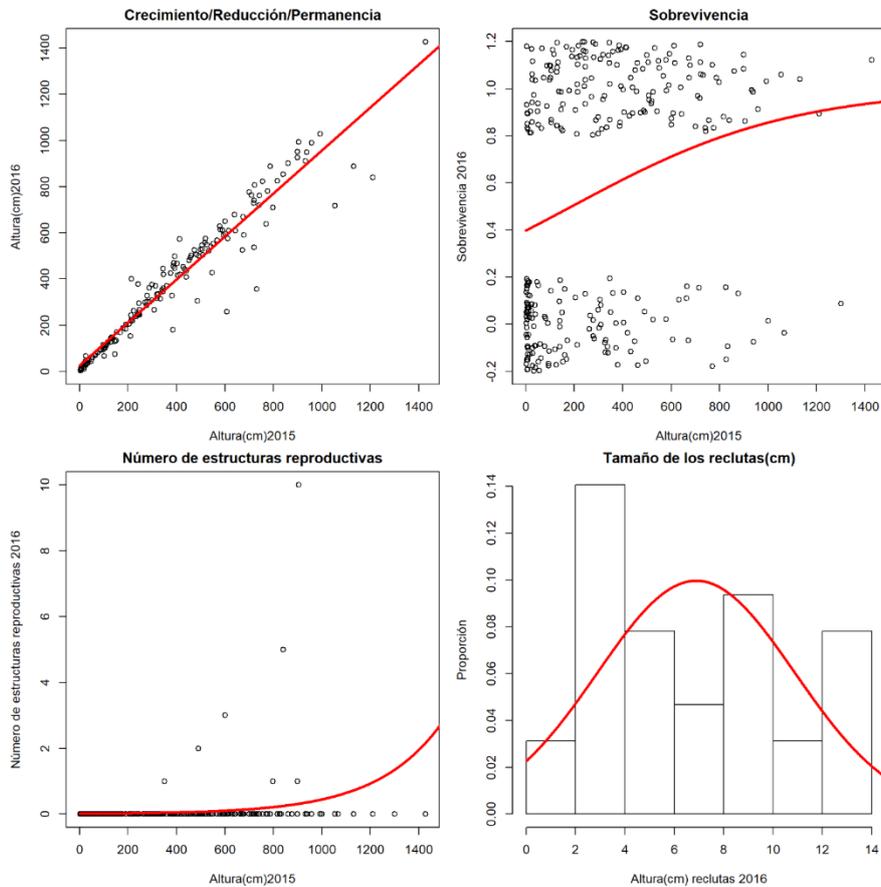


Figura 14. a) Procesos demográficos de *C. polylophus* para el periodo 2015-2016. b) Supervivencia 2015-2016. c) Número de estructuras reproductivas 2015-2016. d) Histograma de reclutas en 2016.

XII. ANEXO II.

A continuación, se presenta un scrip utilizado en el presente trabajo para la evaluación de *C. polylophus* en la Reserva de la Biosfera, Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México bajo el Modelo de Proyección Matricial (PPM).

```
##Llamar al paquete popbio##  
install.packages("popbio")  
library(popbio)
```

```
##Crear variable 'censo' que va a contener los datos de nuestro archivo. Cargamos la base  
de datos  
censo<-read.csv(file.choose(), header=T)
```

```
##CATEGORÍAS. Evalúa y agrupa.  
censo$clase9<-ifelse(censo$size > 800,9,0)  
censo$clase8<-ifelse(censo$size <= 800 & censo$size > 600,8,0)  
censo$clase7<-ifelse(censo$size <= 600 & censo$size > 450,7,0)  
censo$clase6<-ifelse(censo$size <= 450 & censo$size > 300,6,0)  
censo$clase5<-ifelse(censo$size<= 300 & censo$size > 180,5,0)  
censo$clase4<-ifelse(censo$size <= 180 & censo$size > 120,4,0)  
censo$clase3<-ifelse(censo$size <= 120 & censo$size > 45,3,0)  
censo$clase2<-ifelse(censo$size <= 45 & censo$size > 8.8,2,0)  
censo$clase1<-ifelse(censo$size <= 8.8 & censo$size > 0.01,1,0)
```

```
##Todas las categorías se juntan en una nueva columna (m16) dentro de la variable censo  
censo$size <- with(censo,clase1+clase2+clase3+clase4+clase5+clase6+clase7+clase8+  
clase9)  
censo$size
```

```
##Para saber cuantos individuos hay en cada categoría podemos hacer una nueva variable  
que se llame str2012##  
str2012<-c(table(censo$size))  
str2012
```

```
##Se hace el mismo proceso para las tallas de los individuos de 2012  
censo$clase9.1<-ifelse(censo$sizeNext > 800,9,0)  
censo$clase8.1<-ifelse(censo$sizeNext <= 800 & censo$sizeNext > 600,8,0)  
censo$clase7.1<-ifelse(censo$sizeNext <= 600 & censo$sizeNext > 450,7,0)  
censo$clase6.1<-ifelse(censo$sizeNext <= 450 & censo$sizeNext > 300,6,0)  
censo$clase5.1<-ifelse(censo$sizeNext<= 300 & censo$sizeNext > 180,5,0)  
censo$clase4.1<-ifelse(censo$sizeNext <= 180 & censo$sizeNext > 120,4,0)  
censo$clase3.1<-ifelse(censo$sizeNext <= 120 & censo$sizeNext > 45,3,0)  
censo$clase2.1<-ifelse(censo$sizeNext <= 45 & censo$sizeNext > 8.8,2,0)  
censo$clase1.1<-ifelse(censo$sizeNext <= 8.8 & censo$sizeNext > 0.01,1,0)
```

```
censo$sizeNext <- with(censo, clase1.1+clase2.1+clase3.1+clase4.1+clase5.1+clase6.1+  
clase7.1+clase8.1+clase9.1)  
censo$sizeNext  
table(censo$sizeNext)
```

```
str2013<-c(table(censo$sizeNext))  
str2013
```

```

##histograma de frecuencias= estructura de tamaños de ese año##
hist(censo$size)
hist(censo$sizeNext)

##Matriz de frecuencias##
table(censo$size, censo$sizeNext)

##Crear otra variable 'datos.matriz' con las columnas que nos interesan
str(censo)
datos.matriz <- as.data.frame(cbind(censo$size,censo$sizeNext,censo$fec2))
str(datos.matriz)
##Renombrar las columnas de la variable que acabamos de crear
colnames(datos.matriz)[1] <- c("size2012")
colnames(datos.matriz)[2] <- c("sizeNext2013")
colnames(datos.matriz)[3] <- c("fecundidad")

##ARMADO DE MATRIZ##
datos.matriz$size <- as.character(datos.matriz$size2012)##Cambia el tipo de datos de numérico a
caracter
datos.matriz$sizeNext<- as.character(datos.matriz$sizeNext2013)
##stages=número de categorías de nuestra población
stages <- c("1", "2", "3", "4", "5", "6", "7", "8", "9")

En este caso la matriz se llama 'matriz1213'
matriz1213<- projection.matrix(datos.matriz,size,sizeNext,fecundidad,sort =stages)
matriz1213

##Análisis de la matriz##
analisis<-eigen.analysis(matriz1213)
analisis$lambda1
analisis

##Elasticity
elas2012 <- elasticity(matriz1213)
elas2012
image2(elas2012, cex=0.4, round=3, text.cex=1,border="gray70")
title (main="Matriz de elasticidad de"
      ~italic("C.polilophus"),cex.main=1,line=2.5)

elasticities2012<-elas2012
elasticities_fecundidad2012<-sum(elasticities2012[1,2:9])
elasticities_fecundidad2012

elasticities_retrogression2012<-
sum(elasticities2012[2,3:9],elasticities2012[3,4:9],elasticities2012[4,5:9],elasticities2012[5,6:9],elasticities2012[6,7:9],elasticities2012[7,8:9],elasticities2012[8,9])
elasticities_retrogression2012

elasticities_stasis2012<-
sum(elasticities2012[1,1],elasticities2012[2,2],elasticities2012[3,3],elasticities2012[4,4],elasticities2012[5,5],elasticities2012[6,6],elasticities2012[7,7],elasticities2012[8,8],elasticities2012[9,9])
elasticities_stasis2012

```

```

elasticities_growth2012<-
sum(elasticities2012[2:9,1],elasticities2012[3:9,2],elasticities2012[4:9,3],elasticities2012[5:9,4],elasticities2012[6:9,5],elasticities2012[7:9,6],elasticities2012[8:9,7],elasticities2012[9,8])
elasticities_growth2012

```

```

elasticidades_por_proceso2012<-
cbind(elasticities_fecundidad2012,elasticities_retrogression2012,elasticities_stasis2012,elasticities_growth2012)
elasticidades_por_proceso2012

```

```

###barplot process
colnames(elasticidades_por_proceso2012)[1]<-c("Fecundidad")
colnames(elasticidades_por_proceso2012)[2]<-c("Retrogresion")
colnames(elasticidades_por_proceso2012)[3]<-c("Permanencia")
colnames(elasticidades_por_proceso2012)[4]<-c("Crecimiento")
barplot(elasticidades_por_proceso2012,ylab="Elasticidad",cex.axis=1,ylim=c(0,1), main=("Elasticidad por proceso demográfico C.polylophus"))

```

```

#las elasticidades por categoría 2012_13
elasticities2012<-elas2012
sum_elasticity_C0<-sum(elasticities2012[,1])
sum_elasticity_C0
sum_elasticity_C1<-sum(elasticities2012[,2])
sum_elasticity_C1
sum_elasticity_C2<-sum(elasticities2012[,3])
sum_elasticity_C2
sum_elasticity_C3<-sum(elasticities2012[,4])
sum_elasticity_C3
sum_elasticity_C4<-sum(elasticities2012[,5])
sum_elasticity_C4
sum_elasticity_C5<-sum(elasticities2012[,6])
sum_elasticity_C5
sum_elasticity_C6<-sum(elasticities2012[,7])
sum_elasticity_C6
sum_elasticity_C7<-sum(elasticities2012[,8])
sum_elasticity_C7
sum_elasticity_C8<-sum(elasticities2012[,9])
sum_elasticity_C8
suma_check<-sum(sum_elasticity_elasticity_c8)
suma_check

```

```

elasticidades_por_categoriaNP<cbind(sum_elasticity_C0,sum_elasticity_C1,sum_elasticity_C2,sum_elasticity_C3,sum_elasticity_C4,sum_elasticity_C5,sum_elasticity_C6,sum_elasticity_C7,sum_elasticity_C8)
elasticidades_por_categoriaNP

```

```

colnames(elasticidades_por_categoriaNP)[1]<-c("P")
colnames(elasticidades_por_categoriaNP)[2]<-c("J1")
colnames(elasticidades_por_categoriaNP)[3]<-c("J2")
colnames(elasticidades_por_categoriaNP)[4]<-c("A1")
colnames(elasticidades_por_categoriaNP)[5]<-c("A2")

```

```

colnames(elasticidades_por_categoriaNP)[6]<-c("A3")
colnames(elasticidades_por_categoriaNP)[7]<-c("A4")
colnames(elasticidades_por_categoriaNP)[8]<-c("A5")
colnames(elasticidades_por_categoriaNP)[9]<-c("A6")

barplot (elasticidades_por_categoriaNP,ylab="Elasticidad",cex.axis=1,ylim=c(0,0.3),
main=("Elasticidades por categoría 2012-2013"))
head(datos.matriz)

bootstrap1213 <- NULL
for (i in 1:10000)
{
  bt1213<-matrix(0,ncol=9,nrow=1)
  n1213<-nrow(datos.matriz)
  kk1213<-sample(n1213,replace=TRUE)
  bt1213<-datos.matriz[kk1213,]
  bt1213<-rbind(bt1213)
  bt1213
  table(datos.matriz$sizeNext2013,datos.matriz$size2012)
  pm1213<-projection.matrix(bt1213,size2012,sizeNext2013,fecundidad,sort=stages,TF=FALSE)
  x1213<-eigen.analysis(pm1213)
  lambda1213<-x1213$lambda1
  bootstrap1213[i]<-lambda1213
}
summary(bootstrap1213)

##Calcular los percentiles a 2.5% y 97.5%
quantile(bootstrap1213, probs = 0.975)
quantile(bootstrap1213, probs = 0.025)
##Calcular el intervalo como la media +- el error estándar##
confidence_interval <- function(bootstrap1213, interval)
{
  # desviacion estandar
  vec_sd <- sd(bootstrap1213)
  # tamaño del vector
  n <- length(bootstrap1213)
  # media del vector
  vec_mean <- mean(bootstrap1213)
  #error estandar
  error <- qnorm((0.975)*vec_sd/sqrt(n))
  # intervalo de confianza como un vector
  result <- c("lower" = vec_mean - error, "upper" = vec_mean + error)
  return(result)
}
confidence_interval(bootstrap1213, 0.95)

```

XIII. ANEXO III

A continuación, se presentan un scrip utilizado en el presente trabajo para la evaluación de *C. polylophus* en la Reserva de la Biosfera, Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México bajo el Modelo de Proyección Integral (IPM).

```
#####
##### Demografía de #####
##### -- Cephalocereus polylophus #####
#####

##### (i) Cargar el conjunto de datos #####
#Limpiar la memoria
rm(list=ls(all=TRUE))
#Cargar librerías:
library(Matrix)
library(nlme)
library(MASS)
library(IPMpack)
#Cargar los datos desde el IPMpack

qo<- read.csv("C.polylophus_IPM2012-2013.csv", header = TRUE, sep=",")

min(qo$size, na.rm=T) #0
max(qo$size, na.rm=T) #6.37
as.data.frame(qo, na.rm=T)
#Cambiar la dirección de los datos
d0<-qo
#View(d)
d0
dim(d0)

tutilam<-c(0)

for (repe in 1:1000) {
#repe<-1
print(repe)

# repite el remuestreo hasta que
# en el subconjunto remuestreado haya
# al menos dos reclutas
dife<-0
while (dife<2) {
dx<-d0
v0<-sample(x=1:nrow(dx),size=nrow(dx),replace = TRUE)
v0

d<-dx[v0,]
d

d$size
# largo original
length(dx$size)
# largo sin reclutas
NOreclut<-na.omit(d$size)
length(NOreclut)
dife<-length(d$size)-length(NOreclut)
}
}
}
```

```

}
d

#ee<-data.frame(1:nrow(dx),sort(v0))

#####
#####
#####
# PERIODO: ANUAL mayo2012 - mayo2013

year <- 12
yr <- year

###para intervalos habilitar
#d1 <- subset(d, d$year==12)

###para obtener lambda habilitar
d1 <- subset(d0, d0$year==12)

d1 <- d1[,c("surv", "size", "sizeNext", "fec0", "fec1")]

d1$stageNext <- d1$stage <- "continuous"
d1$stage[is.na(d1$size)] <- NA

d1$stageNext[d1$surv==0] <- "dead"

d1$stage <- as.factor(d1$stage)
d1$stageNext <- as.factor(d1$stageNext)

#Fecundidad
#d1$fec2 <- d1$fec1*0.1
d1
as.data.frame(d1)

#dev.off()

#####Exploracion
#par(mfrow=c(2,2),mar=c(4,4,2,1))
#plot(d$size,jitter(d$surv),main='Supervivencia',
#  xlab = 'Talla', ylab='Variaci?n de supervivencia')
#plot(d$size,d$sizeNext,main='Crecimiento/Retrogresiones/Permanencia',
#  xlab = 'Talla', ylab='Talla +1')
#plot(d$size,d$fec2,main='Individuos reproductivos',
#  xlab = 'Fecundidad', ylab='Talla')
#hist(d$sizeNext[is.na(d$size)],main='Talla de las reclutas',
#  xlab = 'Talla de reclutas', ylab='Frecuencia')

# par(mfrow=c(1,2))

# ~~~~~ Comparaci?n de modelos de supervivencia ~~~~~ ###
soComparison <- survModelComp(d1,expVars = c(surv~1, surv~size, surv~size + size2),
  testType = "AIC", makePlot = T)

so <- makeSurvObj(d1, Formula = surv~size+ size2) #
#picSurv(d1, so)

```

```

# ~~~~~ Comparaci?n de modelos de crecimiento ~~~~~ ###
goComparison <- growthModelComp(d1,expVars = c(sizeNext~1, sizeNext~size,
      sizeNext~size + size2),
      testType="AIC",makePlot=T)
# ~~~~~ Elecci?n del modelo de crecimiento ~~~~~ ###
go <- makeGrowthObj(d1, Formula=sizeNext~size) #
#picGrow(d1, go)
#abline(a=0, b=1, lty=2, col="white")

d1

# ~~~~~ Modelo de fecundidad ~~~~~ ###
fo <- makeFecObj(d1, Formula = list(fec0~size, fec1~size),
      Family = c("binomial", "poisson"),
      Transform = c("none", "none"))

#fo <- makeFecObj(d1, Formula = list(fec0~size, fec2~size),
#Family = c("binomial", "gaussian"),
#Transform = c("none", "none"))

#par(mfrow=c(1,1))
##### (i) Creaci?n de la matriz P #####
Pmatrix <- makeIPMPmatrix(growObj=go, survObj=so, minSize=1.2,
      maxSize = 2248,
      nBigMatrix=100,correction="constant")
PmatrixContinuousOnly <- makeIPMPmatrix(growObj=go, survObj=so, minSize=1.2,
      maxSize=2248,
      nBigMatrix=100,correction="constant")

#diagnosticsPmatrix(PmatrixContinuousOnly, growObj=go,
#      survObj=so, dff=d1, correction="constant")

#####(ii) Creaci?n de la matriz F #####
Fmatrix <- makeIPMFmatrix(fecObj=fo, nBigMatrix=(100),
      minSize = 1.2, maxSize = 2248,
      correction = "discretizeExtremes" ) #, minSize=-1, #maxSize=1500,

#Fmatrix <- makeIPMFmatrix(fecObj=fo,
#      minSize=0, maxSize=110,
#      nBigMatrix=60, correction="constant")

min.size=1.2
max.size=2448
n=100
b=min.size+c(0:n)*(max.size-min.size)/n
# mesh points (midpoints of the cells)
y=0.5*(b[1:n]+b[2:(n+1)])
# width of the cells
h=y[2]-y[1]

#nBigMatrix=(1500), correction="constant")
IPM <- Pmatrix + Fmatrix #Sin F porque no hay reclutamiento en este mes

#write.table(IPM,paste("IPM castanea - ", yr, ".csv", sep=""),sep="," ,row.names=F,col.names=F)

```

```

#####          M?dulo 4: An?lisis b?sicos          #####
lam=Re(eigen(IPM)$values[1])
lam #
str(lam)
w.eigen=Re(eigen(IPM)$vectors[,1])
stable.dist=w.eigen/sum(w.eigen)
v.eigen=Re(eigen(t(IPM))$vectors[,1])
repro.val=v.eigen/v.eigen[1]
lam

v.dot.w=sum(stable.dist*repro.val)*h
sens=outer(repro.val,stable.dist)/v.dot.w
elas=matrix(as.vector(sens)*as.vector(IPM)/lam,nrow=n)

tutilam<-c(tutilam,lam)

} # for (repe in 1:1000)

hist(tutilam,col="gray")
lamord<-sort(tutilam)
lamord[25]
lamord[975]

par(mfrow=c(2,3))
image(y,y,t(IPM), xlab="Altura (cm) 2012",ylab="Altura (cm) 2013",col=topo.colors(100),
      main="Kernel")
contour(y,y,t(IPM), add = TRUE, drawlabels = TRUE)
plot(y,stable.dist,xlab="Altura(cm) 2012",type="l",main="Estructura estable de tama?o")
plot(y,repro.val,xlab="Altura (cm) 2012",type="l",main="Valor reproductivo")
image(y,y,t(elas),xlab="Altura (cm) 2012",ylab="Altura (cm)2016",main="Elasticidad")
image(y,y,t(sens),xlab="Altura (cm) 2012",ylab="Altura (cm)2016", main="Sensibilidad")

```